

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**Papel de espécies-chave na fixação de Nitrogênio na transição
Amazônia – Cerrado**

Silvio Gonçalves Longhi

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso – *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr. Ben Hur Marimon Junior

Coorientador: Dra. Sarah Anne Batterman

Nova Xavantina–MT

Agosto de 2018

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**Papel de espécies-chave na fixação de Nitrogênio na transição
Amazônia – Cerrado**

Silvio Gonçalves Longhi

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso – *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Dr. Ben Hur Marimon Junior

Coorientador: Dra. Sarah Anne Batterman

Nova Xavantina–MT

Agosto de 2018

L854p LONGHI, Silvio Gonçalves .
Papel de Espécies-Chave na Fixação de Nitrogênio na
Transição Amazônia - Cerrado / Silvio Gonçalves Longhi - Nova
Xavantina, 2018.
28 f.; 30 cm.(ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso
(Dissertação/Mestrado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu
(Mestrado Acadêmico) Ecologia e Conservação, Faculdade de
Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de
Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2018.
Orientador: Ben Hur Marimon Junior
Coorientador: Sarah Anne Batterman

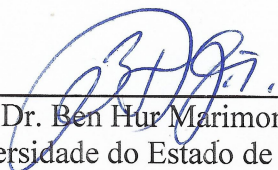
1. Fixação de Nitrogênio. 2. Transição Amazônia-Cerrado.
3. Sucessão Ecológica. 4. Tachigali Vulgaris. 5. Rhizobial. I.
Silvio Gonçalves Longhi. II. Papel de Espécies-Chave na Fixação
de Nitrogênio na Transição Amazônia - Cerrado: .
CDU 502.31

PAPÉL DE ESPÉCIES-CHAVE NA FIXAÇÃO DE NITROGÊNIO NA TRANSIÇÃO AMAZÔNIA – CERRADO

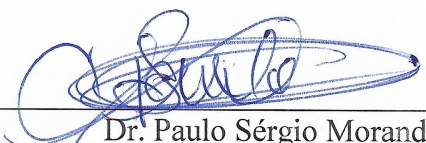
SILVIO GONÇALVES LONGHI

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO DO TÍTULO DE “MESTRE”.

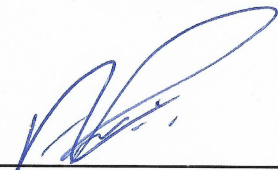
APROVADA EM 12 DE SETEMBRO DE 2018, PELA BANCA EXAMINADORA:



Dr. Ben Hur Marimon Junior
Universidade do Estado de Mato Grosso
Orientador



Dr. Paulo Sérgio Morandi
Universidade do Mato Grosso
Membro Titular



Dr. Fabiano André Petter
Universidade Federal do Mato Grosso
Membro Titular

*Dedico aos meus pais, Idalina Gonçalves
e Rosembergue Longhi*

Agradecimentos

Agradeço a todos da minha família, em especial a Idalina Gonçalves, por todo apoio e incentivo, e ao meu padrasto Gonçalves por todo apoio.

Agradeço aos Professores Ben Hur, pela orientação e os ensinamentos que me foram passados em suas aulas e nos cafés ecológicos, a Beatriz, pela oportunidade de fazer parte do LABEV e pelas sugestões me passadas nessa caminhada.

Ao Estevão pela parceria nas trocas de ideia e pela paciência em tentar me ensinar a trabalhar com R. Ao Paulo pelas contribuições na banca de qualificação, pelos ensinamentos durante os inventários e por estar sempre disposto em ajudar. Ao Prof. Silvio pelas arguições na banca de qualificação.

Agradeço ao Wesley pela ajuda em campo e no desenvolver trabalho, a Naiane pela ajuda na triagem do material e toda parceria e suporte que me forneceu durante o mestrado, a Halina pelos bons conselhos e discussões sobre meu trabalho que tivemos.

A todos do laboratório de ecologia vegetal, pela amizade e os momentos de alegria durante esses anos.

Aos amigos que fiz no mestrado: Fernando, André, Daielle, Paulo, Paola, Lorryne, Karen, Cleide, Betânia, Helen, Loana e Roosvelth, por toda ajuda nas disciplinas e pelos bons momentos durante esses anos.

SUMÁRIO

Resumo	vi
Abstract	vii
Introdução.....	08
Materiais e Métodos.....	11
Resultados.....	15
Discussão.....	19
Conclusão.....	24
Referências bibliográficas.....	24

Resumo

A transição Amazônia-Cerrado é uma confluência entre estes dois biomas, onde ambos se interconectam, com invasão de florestas sobre o cerrado e vice-versa. Esta zona de transição carece de estudos sobre a o papel das espécies de plantas fixadoras de nitrogênio na manutenção, conversão e recuperação da estrutura da vegetação, frente ao estresse hídrico e eventos de queimadas, ambos cada vez mais comuns na região. Nosso trabalho visa elucidar a contribuição das espécies fixadoras na manutenção da vegetação da transição Amazônia-Cerrado. O estudo foi realizado no Parque Municipal do Bacaba em Nova Xavantina-MT. Foram coletadas amostras de solos sobre a projeção da copa de espécies nodulantes, em três áreas, um cerradão (formação florestal), um cerrado típico em adensamento e um cerrado típico recém queimado. Estimamos a fixação biológica de N, área basal dos indivíduos e o estoque de carbono. Encontramos uma produção de 3,4 - 7,6 kg N ha⁻¹ ano⁻¹ para o cerradão, 3,1 - 7,1 N ha⁻¹ ano⁻¹ para o cerrado em adensamento e 2,2 - 5,0 N ha⁻¹ ano⁻¹ para o cerrado queimado. Verificamos que a taxa de nodulação é semelhante entre as áreas, mas com maior produtividade durante o período chuvoso. Contudo, nossos resultados evidenciaram a importância das espécies fixadoras de N para a manutenção, avanço da floresta sobre o cerrado e na recuperação de áreas queimadas.

Palavras chaves: fixação de nitrogênio, transição Amazônia-Cerrado, sucessão ecológica, *Tachigali vulgaris*, rhizobial,

Abstrat

The Amazon-Cerrado transition is a confluence between these two biomes, where both interconnect, with invasion of forests on the cerrado and vice versa. This transition zone needs studies on the role of nitrogen fixing plant species in the maintenance, conversion and recovery of vegetation structure, in the face of water stress and burn events, both increasingly common in the region. Our work aims to elucidate the contribution of the N-fixing species in the maintenance of vegetation of the Amazonia-Cerrado transition. The study was carried out in the Municipal Park of Bacaba in Nova Xavantina-MT. Soil samples were collected on the projection of the canopy of nodulating species, in three areas, a cerradão (forest formation), a typical cerrado in encroachment and a typical recently burnt cerrado. We estimated the biological fixation of N, basal area of individuals and carbon stock. We found a yield of 3.4-7.6 kg N ha⁻¹ **year**⁻¹ for the cerradão, 3.1-7.1 N ha⁻¹ year⁻¹ for the cerrado in densification and 2.2-5.0 N ha⁻¹ year⁻¹ for the cerrado cerrado. We found that the nodulation rate is similar between areas, but with higher productivity during the rainy season. However, our results evidenced the importance of N fixing species for the maintenance, forest advance over the cerrado and recovery of burned areas.

Key words: nitrogen fixation, Amazonia-Cerrado transition, ecological succession, *Tachigali vulgaris*, rhizobial

1 - Introdução

A transição Amazônia-Cerrado é uma confluência de mais de 4000 km de extensão entre os dois maiores biomas brasileiros, formando uma zona de tenção ecológica (ZTE) onde ambas as floras se interconectam (Marques et al. *no prelo*; Marimon et al., 2014). Normalmente as formações de floresta ecotonal (cerradões) penetram rapidamente nos domínios das savanas (Marimon et al. 2006) através de mecanismos específicos de sucessão ecológica em solos distróficos (Morandi et al. 2016, Passos et al. 2018). De acordo com os mesmo autores, áreas de cerrado típico na transição entre o Cerrado e a Amazônia, por exemplo, podem se converter em formações tipicamente florestais através de estratégias sucessionais onde espécies-chave, como *Tachigali vulgaris*, podem atuar como facilitadoras para o avanço da vegetação florestal sobre o cerrado, realizando assim um papel determinante na ciclagem de nutrientes dos solos distróficos (Oliveira et al. 2017) e, conseqüentemente, na dinâmica de biomassa das formações florestais na fronteira sul-Amazônica (Franczark et al., 2011; Morandi et al., 2015).

As vegetações de cerrado típico e cerradões geralmente se desenvolvem sob solo distrófico, com elevado nível de Al (Haridasan, 2000; Marimon Junior and Haridasan, 2005) e baixa concentração de bases trocáveis. Essa condição de baixa saturação por bases resulta em baixa fertilidade ativa. Neste caso, as fixadoras de nitrogênio podem contribuir de forma indireta para a fertilidade destes solos, uma vez que desempenham um papel importante para o equilíbrio biogeoquímico do ecossistema, incluindo estoques de carbono (Batterman et al., 2013a; Hedin et al., 2009). Além disso as fixadoras são importantes para a produção primária líquida e conseqüente incorporação de matéria orgânica no solo através da deposição de serapilheira, resultando no aumento de fertilidade (Chaer et al., 2011).

As espécies que desenvolvem estas atividades de reposição de N para o sistema podem desempenhar um papel-chave também nos processos de sucessão ecológica, favorecendo o avanço da floresta sobre o cerrado, onde as árvores formam um dossel contínuo nos ambientes com exclusão do fogo, suprimindo assim o estrato rasteiro (Silva et al., 2013). As fixadoras de N são também de grande importância durante o processo de sucessão de florestas secundárias (Batterman et al., 2013a; Gehring et al., 2005; Gei et al., 2018). Contudo, pouco se sabe sobre o papel das fixadoras de N na recuperação de áreas degradadas (e.g. queimadas) e na sucessão de savana para floresta, fenômeno comum na ZTE Amazônia-Cerrado.

A conversão do cerrado em floresta, desde que protegido do fogo, pode gerar um aumento na absorção de carbono. Nesse processo, o estoque de C e N tende a aumentar concomitantemente, acompanhando o gradiente de sucessão ecológica cerrado-floresta, onde a vegetação apresenta grandes e crescentes diferenças de biomassa entre savana, vegetação transicional e floresta (Pellegrini et al., 2014). O cerradão é uma fitofisionomia florestal (Ribeiro & Walter 1998) típica da transição Amazônia-Cerrado (Marimon et al., 2014), que apresenta uma hiperciclagem de nutrientes como o principal mecanismo para a sua manutenção em solos distróficos (Oliveira et al., 2017). A principal questão, porém, é que esses mecanismos de entrada dos nutrientes no ecossistema, especialmente N, ainda não estão devidamente elucidados.

Há uma grande lacuna de conhecimento referente à sucessão ecológica natural na transição Amazônia-Cerrado, a qual depende das funções ecossistêmicas que as espécies-chave desempenham no ambiente (Chaer et al., 2011). Neste caso, a fixação simbiótica de nitrogênio por nódulos radiculares pode ser uma das mais importantes funções-chave do ecossistema, podendo ser considerada como um dos principais mecanismos facilitadores do avanço de formações florestais sobre áreas de savana na ZTE Amazônia-Cerrado (Morandi et al. 2016). Além disso, são mecanismos de suporte fundamental aos ciclos biogeoquímicos e que garantem o suprimento de N em condições distróficas.

As leguminosas fixadoras de N_2 são grandes prestadoras de serviços ecossistêmicos, contribuindo com a entrada de N atmosférico no ecossistema, garantindo a produtividade dos sistemas e a manutenção do ciclo de carbono (Zaehle and Dalmonech, 2011). O estudo da ocorrência e o papel das plantas fixadoras em diferentes comunidades, assim como as respostas destas ao estresse ambiental, se faz imprescindível em florestas tropicais, onde as espécies fixadoras nativas são pouco estudadas (Sprent, 1999), apesar da sua importância para a manutenção das fitofisionomias florestais em solos distróficos. Além disso, é escassa a informação de como se dá a estratégia de fixação de N_2 em árvores tropicais e como esta varia no espaço e no tempo (Hedin et al., 2009). Algumas espécies se destacam entre as fixadoras por apresentarem maior abundância em um determinado local, podendo ser consideradas surperfixadoras (Wurzburger and Hedin, 2016) e assim desempenhar um papel-chave na manutenção nutricional dos ecossistemas.

A fixação simbiótica de N_2 (FBN) é vantajosa por fornecer maior resistência das plantas aos ambientes extremos e por facilitar o crescimento após eventos de seca (Minucci et al., 2017). Esta condição contribui para garantir o sucesso ecológico dessas espécies em florestas sazonais, onde os eventos de seca são constantes e/ou ocorrem

eventos climáticos ocasionais e intensos, como o El Niño. Esse sucesso foi constatado por Gei et al. (2018) em estudo sobre leguminosas em gradiente de sucessão ecológica e pluviosidade em florestas sob diferentes estágios de recuperação pós-distúrbio. Os autores observaram maior abundância de leguminosas em ambientes em estágios iniciais de sucessão e com escassez de água, sucesso atribuído ao tamanho reduzido das folhas e à capacidade de fixar N₂. No entanto, alguns estudos relatam a diminuição da atividade de fixação de N₂ durante eventos de seca em espécies cultivadas (Gordon et al., 1997; Marino et al., 2007; Valentine et al., 2010).

Em um mundo em transição devido às mudanças climáticas (e.g. aumento de temperatura), estamos registrando um forte aumento na frequência e intensidade de eventos de seca (e.g. El Niño) e fogo em vegetações tropicais (Carnicer et al., 2011; Feldpausch et al., 2016), com uma tendência para o aumento do período de estiagem, principalmente na parte sul da Amazônia (Boisier et al., 2015). Esses eventos podem ocasionar estresse hídrico e aumento na ocorrência de incêndios, causando várias impactos sobre o ciclo biogeoquímico das florestas (Schlesinger et al., 2016). Entretanto, estudos tem demonstrado que após a passagem do fogo as leguminosas podem contribuir na reposição do N perdido e contribuir para a recuperação da vegetação (Casals et al., 2005).

Diante da importância das espécies fixadoras de N neste cenário de mudanças climáticas, especialmente na confluência de grandes biomas, investigamos a atuação de espécies-chave do ecossistema e que também são fixadoras de N na ZTE Amazônia-Cerrado. Nosso objetivo foi elucidar a contribuição das espécies-chave *Tachigali vulgaris* em cerradão (floresta) e *Tachigali aurea* em cerrado (savana) na manutenção nutricional desses ecossistemas. Trabalhamos com as seguintes hipóteses: i) O cerradão (CD) possui maior taxa de nodulação em comparação com o cerrado adensado (CA) e cerrado queimado (CQ), devido à sua maior exigência nutricional em função da hiperdinâmica de carbono (Valadão et al., 2016), biomassa aérea (Marimon et al., 2014) e nutrientes (Oliveira et al., 2016); ii) A contribuição das espécies nodulantes na área basal e no estoque de carbono, tende a aumentar ao longo da sucessão CQ – CA – CD, pois o estoque de C e N tende a acompanhar o gradiente de sucessão cerrado-floresta, tendo a vegetação como provável responsável por estas mudanças (Pellegrini et al., 2014); iii) A nodulação é menor nos períodos de seca na ZTE, considerando a desvantagem em manter a fixação de N₂ sob estresse hídrico, devido ao alto custo envolvido (Valentine et al., 2010) e a capacidade facultativa de alguns hospedeiros sobre a nodulação (Barron et al., 2011;

Batterman et al., 2013b); iv) As fixadoras de N₂ exercem papel importante na fixação de N₂ em ambientes estressados, como após eventos de queimada, pois pelo menos no curto período após a passagem do fogo elas tendem a apresentar altas taxas de fixação de N₂ (Casals et al., 2005).

2 - Material e métodos

2.1 - Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Municipal do Bacaba em Nova Xavantina, Mato Grosso, uma área de aproximadamente 500 ha na zona de transição Amazônia-Cerrado (Marimon et al., 2014) (Figura 1). A área possui clima Aw, de acordo com a classificação de Köppen (Kottek et al., 2006), com dois períodos bem definidos, um chuvoso e um seco, com precipitação anual média entre 1300 a 1500 mm e temperatura média de 25 °C (Marimon et al., 2010).

Selecionamos três áreas para avaliação da taxa de nodulação, sendo uma área de cerradão (formação florestal) (CD), um cerrado típico queimado em 12/08/2016 (CQ) e um cerrado em processo de intenso e rápido adensamento (CA). A classificação das fitofisionomias foi realizada com base em Ribeiro e Walter (2008).

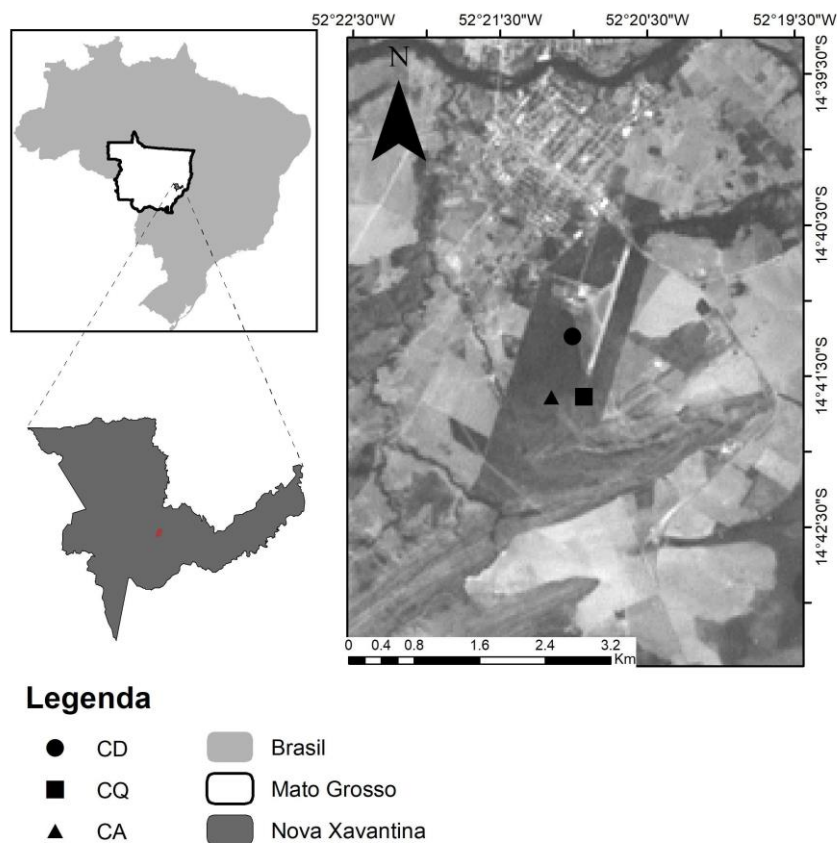


Figura 1. Área de estudo com as parcelas de cerradão (CD), cerrado típico queimado (CQ) e cerrado em processo de adensamento (CA) no Parque Municipal do Bacaba em Nova Xavantina, Mato Grosso.

2.2 - Coleta de dados

Selecionamos 10 árvores para coleta dos nódulos em cada área, sendo 10 indivíduos de *Tachigali vulgaris* L.G. Silva & H.C. Lima no Cerradão e 10 indivíduos de *Tachigali aurea* Tul., em cada uma das outras duas áreas estudadas. As coletas foram feitas em 2017 no período de janeiro a março na estação chuvosa (precipitação média de 216 mm) e novamente amostrados no período de julho a setembro no período de seca (precipitação média de 8 mm).

Coletamos 12 amostras de solo por árvore em cada período (chuva e seca), com o auxílio de um trado caneco de 8 cm de diâmetro. Cada árvore foi dividida em 4 quadrantes de 2 m de raio cada, partindo da base da árvore para duas coletas na primeira metade do quadrante e uma coleta na segunda metade de cada quadrante (Figura 2). Para cada amostra foram coletados os primeiros 10 cm de solo.

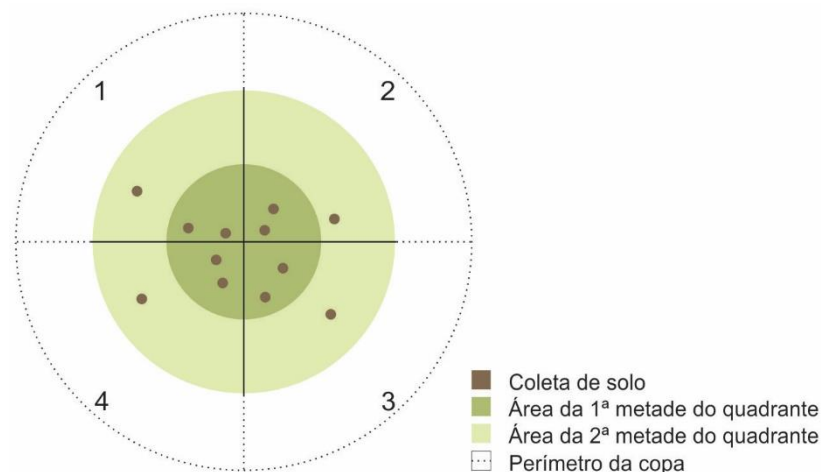


Figura 2. Desenho esquemático da coleta de solo para a quantificação de nodulação.

Os nódulos foram removidos e verificados quanto a sua atividade em microscópio, onde consideramos como ativo os que apresentaram tons do amarelado ao avermelhado em seu interior (Gehlot et al., 2012) (Figura 3). Posteriormente foram armazenados em

sacos de papel, identificados e depositados em estufa a 60 °C por 72 horas, para obtenção da massa seca.

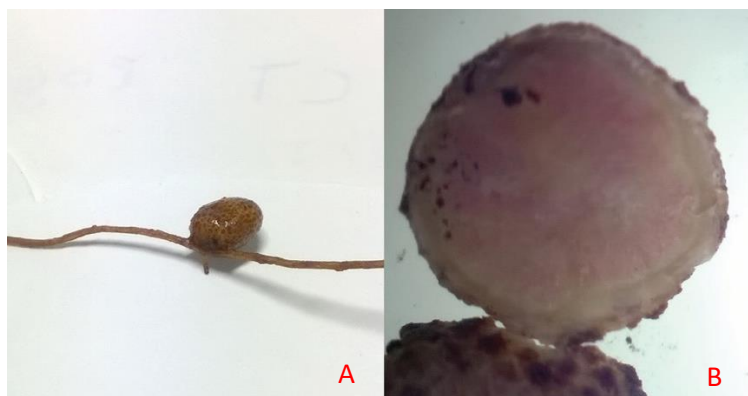


Figura 3. Nódulos radiculares encontrados no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina – MT. (A) imagem de um nódulo radicular, e (B) foto de um nódulo considerado ativo (capturada em microscópio ótico com aumento de 10 vezes).

2.3 - Levantamento das espécies fixadoras de N

Com dados dos inventários disponíveis no FlorestPlots (www.forestplots.net), e com base na literatura (Menge et al., 2017; Sprent, 2009), classificamos as espécies com potencial de nodulação e fixação de nitrogênio nas áreas de estudo, calculamos a contribuição destas no estoque de carbono e área basal, para cada área do estudo. Para o cálculo do estoque de carbono no cerrado utilizamos a equação desenvolvida por Scolforo et al., (2008):

$$C = -10,8771683824 + 2,6359736325 * Dap + 0,0878059946 * Ht$$

Para as vegetações de cerrado típico queimado e cerrado adensado (CQ e CA) utilizamos a equação proposta por Rezende et al., (2006):

$$C = 0,01441 * Db^2 * Ht$$

Onde:

C = estoque de carbono;

Dap = diâmetro medido à 1,30 m de altura do solo;

Ht = altura total da árvore;

Db = diâmetro tomado a 0,30 m do nível do solo.

No cálculo da área basal das árvores, utilizamos a seguinte equação: $Ab = \pi * r^2$, onde: Ab = área basal; π = valor de π ; r = metade do diâmetro.

2.4 - Estimativa de fixação biológica de nitrogênio (FBN)

Para estimarmos a fixação biológica de nitrogênio, calculamos a quantidade média aproximada de massa seca de nódulos ativos em g/m^2 , com a seguinte equação:

$$M_{sn}/((\pi * r^2)*N_a)$$

onde: M_{sn} = massa seca de nódulos; π = valor de π ; r = raio do coletor; N_a = número de amostras coletadas.

Posteriormente, calculamos a área da copa das árvores com a fórmula proposta por Muller-Landau et al. (2006), $Ac = D^{1.39}$; onde Ac = área da copa; D = diâmetro da árvore. Assumindo que a área da raiz é a mesma da copa, estimamos a área de raiz das fixadoras e multiplicamos pelo valor médio de massa seca de nódulos (g/m^2), obtendo a quantidade de massa seca de nódulos ativos (em g) de cada fixadora, possibilitando estimá-la para as comunidades estudadas. Para estimar a quantidade de nitrogênio fixado, multiplicamos o total de massa seca dos nódulos em (g) por 4.4 e 10, obtendo assim a quantidade de nitrogênio fixado em $g N ha^{-1} ano^{-1}$, valores estes de conversão utilizados por estarem dentro da amplitude dos valores encontrados por Batterman et al. (2013a) em florestas tropicais no Panamá.

2.5 - Análises estatísticas

Para testarmos possíveis diferenças na nodulação entre as áreas estudadas CD (cerradão), CQ (cerrado queimado) e CA (cerrado adensado) realizamos um teste de Kruskal-Wallis. Para verificar se há diferença na área basal das nodulantes entre as áreas utilizamos Kruskal-Wallis com teste de Dunn a post-hoc. Para a verificação da influência da sazonalidade na nodulação utilizamos o teste t dependente para dados não-paramétrico de Wilcoxon. Todas as análises foram realizadas em ambiente R Development Core Team (2011) adotando $\alpha = 0,05$.

3 - Resultados

A massa seca de nódulos foi de 0.115g no CD, 0.135g no CA e 0.349g no CQ (Figura 4). Não encontramos diferença significativa na massa seca dos nódulos entre as áreas estudadas com base no teste de Kruskal-Wallis ($p= 0.905$, $H = 0.1934$). A taxa de nodulação média foi de 0.09 g/m² no CD; 0.11 g/m² no CA e 0.29 g/m² no CQ (Figura 5), com estimativas de fixação de nitrogênio entre 3,4 - 7,6 kg ha⁻¹ ano⁻¹ para o CD; 3,1 - 7,1 kg ha⁻¹ ano⁻¹ para o CA e 2,2 - 5,0 kg ha⁻¹ ano⁻¹ para o CQ.

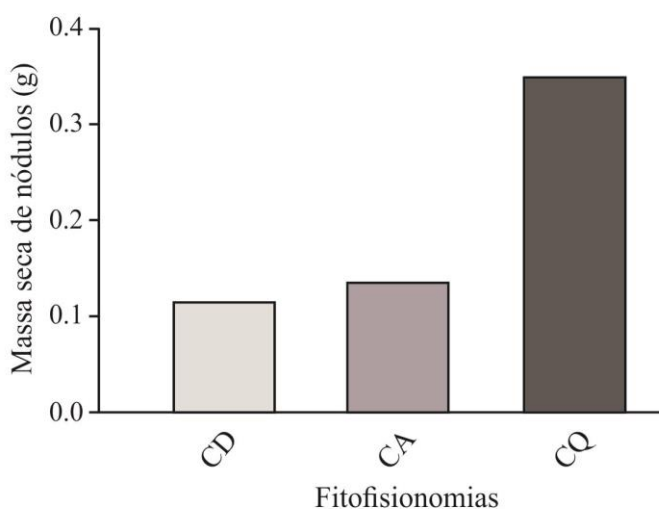


Figura 4. Massa seca dos nódulos radiculares encontrada em áreas de cerradão (CD), cerrado típico em adensamento (CA) e cerrado típico queimado em 2016 (CQ).

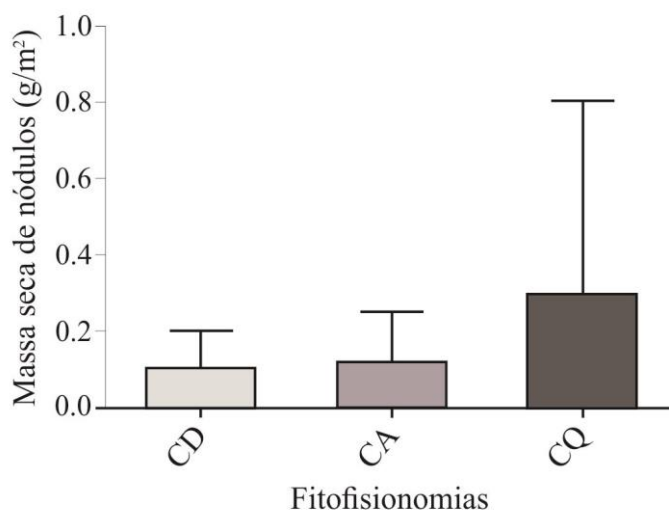


Figura 5. Taxa de nodulação média, encontrada no de cerradão (CD), cerrado adensado (CA) e cerrado típico queimado em 2016 (CQ).

Ao compararmos a área basal dos indivíduos nodulantes entre as áreas estudadas, encontramos diferença significativa com base no teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$), com as áreas diferindo entre si pelo post-hoc de Dunn (CD-CQ $p < 0,05$; CD – CA $p < 0,05$; CQ-CA $p < 0,05$). O cerradão (CD), com 6 espécies, foi a área que apresentou maior participação das nodulantes na área basal, 19,13% (5,29 m²) dentre os 27,63 m² ha⁻¹ total da comunidade. No cerrado típico em processo de adensamento (CA), com 10 espécies nodulantes, a participação na área basal do povoamento foi de 8,31% (2,12 m²) dos 25,53 m² ha⁻¹ da comunidade. Já no cerrado típico queimado (CQ), com 10 espécies nodulantes, a participação na área basal do povoamento foi de 4,57% (0,51 m²) dos 11,08 m².ha⁻¹ da comunidade (Tabela 1).

As áreas também diferiram no estoque de carbono dos nodulantes, com base no teste de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$), seguido de diferença significativa pelo teste post-hoc de Dunn (CD-CQ $p < 0,05$; CD – CA $p < 0,05$; CQ-CA $p < 0,05$). No cerradão (CD), o estoque de carbono das nodulantes contribuíram com 14,57% (5111,71 Kg) dos 35078,87 kg de C do CD. No cerrado típico em processo de adensamento (CA), a contribuição no estoque de carbono foi de 9,33% (2497,72 Kg) dentre os 26.783,8 Kg total. No cerrado típico queimado (CQ) as nodulantes acumulam 4,84% (430,41 kg) dos 8.886 kg do estoque de carbono.

Tabela 1. Contribuição em área basal e estoque de carbono das espécies arbóreas nodulantes no cerradão (CD), cerrado típico (CQ) e cerrado típico (CA).

Fitofisionomia / espécies	Área basal (m ²)	Contribuição em área basal (%)	Estoque de C (Kg)	Contribuição em estoque de C (%)
Cerradão (CD)	27,63		35078,87	
Fabaceae	6,89	24,92	6635,83	18,92
Guilda das nodulantes	5,29	19,13	5111,71	14,57
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	5,02	18,16	4821,42	13,74
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0,11	0,40	149,35	0,43
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	0,10	0,36	83,43	0,24
<i>Mimosa laticifera</i> Rizzini & A.Mattos	0,03	0,11	9,36	0,03
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0,02	0,09	38,28	0,11
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	0,00	0,02	9,89	0,03
Cerrado típico (CA)	25,53		26783,84	
Fabaceae	3,14	12,31	3732,25	13,93
Guilda das nodulantes	2,12	8,31	2497,72	9,33

<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima	0,63	2,48	908,35	3,39
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	0,39	1,52	393,36	1,47
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	0,37	1,46	335,01	1,25
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0,36	1,40	481,10	1,80
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0,13	0,52	133,88	0,50
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	0,11	0,45	140,59	0,52
<i>Mimosa laticífera</i> Rizzini & A.Mattos	0,09	0,35	72,63	0,27
<i>Andira cujabensis</i> Benth.	0,02	0,06	16,02	0,06
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	0,01	0,04	9,06	0,03
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	0,01	0,03	7,73	0,03
Cerrado típico (CQ)	11,08		8886,00	
Fabaceae	1,05	9,48	1094,94	12,32
Guilda das nodulantes	0,51	4,57	430,41	4,84
<i>Tachigali aurea</i> Tul.	0,15	1,39	147,24	1,66
<i>Mimosa laticífera</i> Rizzini & A.Mattos	0,12	1,11	87,22	0,98
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0,10	0,92	105,57	1,19
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	0,05	0,43	31,09	0,35
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	0,04	0,36	32,77	0,37
<i>Andira cujabensis</i> Benth.	0,02	0,14	7,43	0,08
<i>Stryphnodendron rotundifolium</i> Mart.	0,01	0,09	10,11	0,11
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0,01	0,06	3,95	0,04
<i>Dalbergia miscolobium</i> Benth.	0,00	0,04	2,65	0,03
<i>Enterolobium gummiferum</i> (Mart.) J.F.Macbr.	0,00	0,04	2,38	0,03

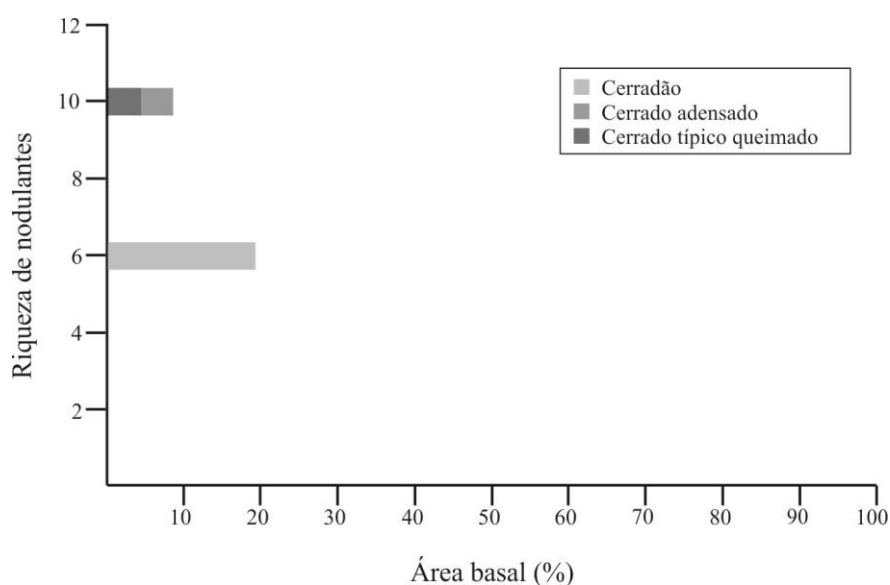


Figura 6. Riqueza de nodulantes por percentual de área basal.

Efeito da sazonalidade na ZTE

Não encontramos diferença significativa quando comparamos a massa seca de nódulos entre os períodos de chuva ($p=0.4726$) e seca ($p=0.913$), em cada fitofisionomia. No entanto, quando combinamos os dados das três comunidades e comparamos entre os períodos, a diferença foi significativa ($p=0.01733$), sendo o período chuvoso o que apresentou maior massa seca de nódulos (0.3972 g - 360 amostras) (Figura 7), com uma média por indivíduo de 0.013 g (Figura 8).

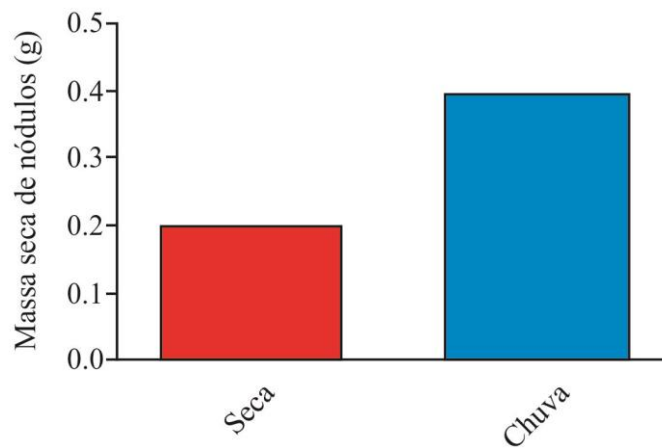


Figura 7. Massa seca de nódulos nos períodos de chuva e seca para três áreas CD, CQ e CA.

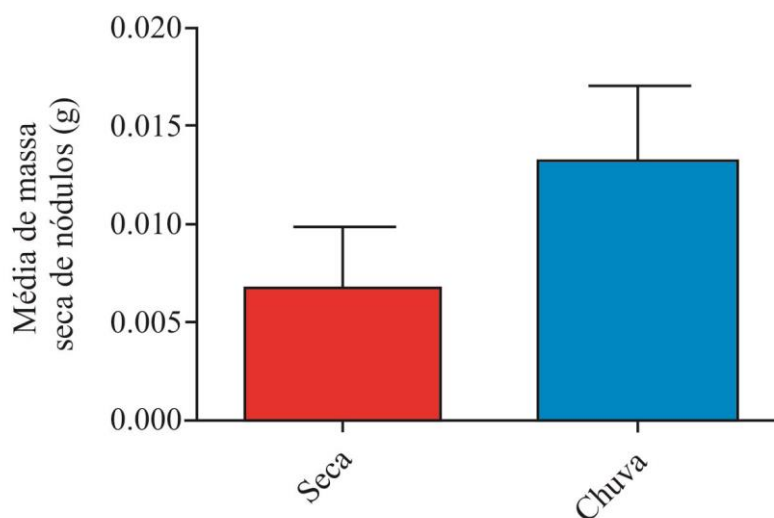


Figura 8. Média de Massa seca de nódulos nos períodos de chuva e seca para três áreas CD, CQ e CA.

4 - Discussão

Os nossos dados demonstram similaridade na taxa de nodulação entre as áreas estudadas e mesmo avaliando duas espécies distintas, a quantidade de nódulos não diferiu, não corroborando com a hipótese (i) de maior taxa de nodulação no cerradão. Contudo, a nossa estimativa da quantidade de nitrogênio fixada variou entre as áreas. Estas estimativas estão dentro da faixa de fixação estimada por Pons et al., (2006) de 4 - 7 kg ha⁻¹ ano⁻¹ e dos 3 kg ha⁻¹ ano⁻¹ estimados por Nardoto et al. (2014), ambas estimativas para florestas tropicais chuvosas pelo método de isótopos ¹⁵N. A estimativa de N₂ fixada para o CA e CD nos evidencia que o CD já está em um estado de equilíbrio nutricional, onde a sua hiperciclagem de nutrientes lhe confere a maior parte dos nutrientes necessários para sua manutenção (Oliveira et al., 2017) e que a fixação de N₂ atua como provedor de N no sistema e como repositor das perdas por lixiviação e desnitrificação, com destaque para o *T. vulgaris* como principal responsável por este processo de auto-manutenção.

As áreas do estudo apresentam solos distróficos e possuem fertilidade semelhante (Marimon-Junior and Haridasan, 2005). Entretanto, já foi constatado que a biomassa e o aporte de serapilheira difere entre as áreas, sendo o cerradão a vegetação que apresenta os maiores valores para estes parâmetros e, conseqüentemente, maior produção primária líquida (Valadão et al., 2016). Dessa forma, assumimos que a ciclagem de nutrientes é mais robusta no cerradão, o qual apresenta entrada via serapilheira de 102,82 kg ha⁻¹ ano⁻¹ de N, contra 48,25 kg ha⁻¹ ano⁻¹ no cerrado típico (Oliveira et al 2017). Essa grande quantidade de N reciclado no cerradão contribui para explicar a sua manutenção e revela um possível grande facilitador de seu avanço sobre o cerrado típico. Este processo de intensa reciclagem de nutrientes foi primeiramente descrito por Oliveira et al. (2017) e recebeu a denominação de hiperciclagem. Com base neste processo, mesmo não havendo diferença na taxa de nodulação entre as áreas, há uma clara diferença no ciclo de N entre ambas (Oliveira et al., 2017; Valadão et al., 2016). Essa diferença, em parte, pode ser explicada pela abundância de espécies fixadoras de nitrogênio, com até quatro vezes mais área basal ocupada no cerradão em comparação com cerrado típico.

Ao avaliarmos a riqueza de espécies arbóreas fixadoras, o CD, apesar de ter maior área basal ocupada por fixadoras, possui menor riqueza de espécies (Figura 6) em comparação com CQ e CA, havendo uma dominância na guilda das fixadoras por *T.*

vulgaris no CD. Essa espécie é citada como abundante na ZTE nos cerradões de *Hirtella glandulosa* (Ratter et al., 1973) e vem se destacando pelo alto índice de valor de importância (IVI) nas áreas de cerrado da borda sul da Amazônia (Franczark et al., 2011; Marimon et al., 2006; 2014.), bem como em áreas de avanço da floresta sobre a savana (Morandi et al., 2016; Passos et al. 2018). Já no CQ e CA, com maior riqueza de espécies fixadoras, não observamos dominância de nenhuma espécie em particular na guilda das fixadoras, como acontece com *T. vulgaris* no cerrado.

Considerando que *T. vulgaris* foi a espécie fixadora de N com maior área basal (2.48% dos 8.31%) no cerrado adensado, destacando o seu papel como fixadora-chave no local, o que sugere uma possível dominância dessa espécie durante o processo de sucessão ecológica natural de transformação de cerrado típico em cerrado em áreas adjacentes aos cerradões distróficos na transição Amazônia-Cerrado. Dessa forma, podemos considerá-la como uma espécie superfixadora de N nesta área, segundo os critérios de Wurzburger and Hedin (2016). Esta condição confere com a característica de hiperdinâmica de biomassa (Marimon et al 2014), hiperfluxo de biomassa (Valadão et al. 2016) e hiperciclagem de nutrientes (Oliveira et al. 2017) na transição Amazônia-Cerrado.

Há uma tendência de maior abundância de fixadora de N nos estágios primários de sucessão durante a recuperação de distúrbios em florestas, com uma marcante diminuição ao longo do tempo (Batterman et al., 2013a; Gei et al., 2018). De fato, encontramos um aumento da participação das fixadoras na área basal e no estoque de carbono do CQ para o CA e deste para o CD (Tabela 1), na cronosequência do cerrado para a floresta. Este aumento gradual provavelmente está associado à maior demanda nutricional das formações florestais devido a sua maior biomassa (Valadão et al., 2016). Esta condição corrobora a hipótese (ii) de que a contribuição de espécies nodulantes para a área basal e estoque de carbono, tende a aumentar ao longo da sucessão CQ – CA – CD.

Nas três áreas avaliadas neste estudo, a disponibilidade de P é baixa, o que pode afetar a nutrição das plantas com N (Oliveira et al., 2017). Esta baixa disponibilidade de P está sendo atenuada pela hiperciclagem de nutrientes, pela alta eficiência do uso de nutrientes das espécies dominantes (Oliveira et al., 2017) e ainda possivelmente por micorrização. Um outro fator é a vantagem das fixadoras de N na aquisição de fósforo por meio da secreção de compostos ricos em N, os quais favorecem a fosfatase extracelular e assim enriquecem a rizosfera destas plantas com doses consideráveis de P disponível (Houlton et al., 2008). Acreditamos que estes atenuantes e a possível facultatividade na nodulação (descarte dos nódulos quando desnecessários) (Sheffer et

al., 2015) compensem uma possível limitação na fixação de N devido à baixa disponibilidade de P (Batterman et al., 2013b). Desta forma, as espécies fixadoras pioneiras, como *T. vulgaris*, conseguem facilmente invadir e se estabelecer no cerrado, auxiliando na conversão deste em floresta, conforme demonstrado por Morandi et al., (2016) e Passos et al. (2018), respectivamente na mesma área de estudos e na transição Amazônia/Cerrado em Ribeirão Cascalheira-MT.

A nodulação tem importante papel durante a sucessão e recuperação de florestas secundárias (Gehring et al., 2005; Gei et al., 2018), fornecendo um mecanismo eficaz para superar as restrições de N causadas por perturbações e assim conferindo uma retroalimentação que atenua sobremaneira as perdas de N (Batterman et al., 2013a). As leguminosas fixadoras possuem ainda a vantagem de se estabelecer em locais desfavoráveis, como no caso dos sítios degradados por mineração (Chaer et al., 2011). Estas vantagens podem fornecer as condições necessárias para que, nas atuais condições climáticas, espécies florestais fixadoras ocupem e se estabeleçam naturalmente em sítios degradados ou áreas de vegetação nativa mais aberta, como o cerrado típico.

Os solos distróficos de ambientes savânicos e florestais, como no caso dos cerrados típicos e cerradões, apresentam baixa fertilidade natural (Haridasan, 2000; Marimon Junior and Haridasan, 2005), o que poderia limitar os cerradões aos seus locais já estabelecidos, onde sua hiperciclagem de nutrientes (Oliveira et al., 2017) atuaria para a sua manutenção exclusiva naquele local. Porém, têm sido identificados vários casos de avanço de formações florestais sobre as savânicas na transição Amazônia/Cerrado (Franczark et al., 2011; Morandi et al., 2016; Passos et al., 2018; Pellegrini et al., 2014; Silva et al., 2013). Nestes casos, o aumento na abundância das fixadoras no gradiente CQ – CA – CD, como no caso de *T. vulgaris* (Morandi et al., 2016), exemplifica a importância das nodulantes durante a sucessão através da maximização da entrada de N e consequente contribuição para hiperciclagem de nutrientes e aumento na biomassa ao longo do tempo (Passos et al., 2018). Dessa forma, *T. vulgaris* pode estar atuando como facilitadora-chave para entrada de outras espécies nas comunidades em sucessão (Morandi et al., 2016). Por esse motivo, é possível que o CA esteja em um processo de maior aquisição de N para suportar o seu crescente adensamento e aumento no estoque de C, pois no presente estudo o CA apresenta fixação de N compatíveis com de uma formação florestal (3,1 - 7,1 kg ha⁻¹ ano⁻¹), incluindo o cerradão do presente estudo (3,4 - 7,6 kg ha⁻¹ ano⁻¹).

É importante ressaltar que o processo transitório da sucessão ecológica, onde grupos de plantas se sucedem no tempo, ocasiona um aumento no estoque de C e N,

devido ao armazenamento desses elementos na biomassa e acúmulo no solo. Contudo, estes estoques podem ser comprometidos devido a limitação de N causada por perturbações como incêndios (Pellegrini et al., 2014) ou mesmo secas extremas (Freitag et al. em revisão). Nesse sentido, o aumento do estoque de biomassa e C seria garantido pelas fixadoras de N, que representam um importante meio de entrada do elemento no ecossistema. Porém, estressores ambientais diversos podem comprometer esta importante prestação de serviço ecossistêmico de fixação de N, sendo o principal deles a seca (Valentine et al., 2010), já que as mudanças climáticas são resultados de aumentos de temperatura que levam ao comprometimento do balanço hídrico. O déficit hídrico no ecossistema pode ocasionar um retardo ou até mesmo a inviabilização da sucessão ecológica, interferindo no avanço da floresta sobre a savana, ou até mesmo provocando a degradação das florestas ecotonais na transição Amazônia-Cerrado e revertendo o avanço para um processo de savanização. Esta degradação pode criar um progressivo efeito de borda por retroalimentação negativa.

Ao analisarmos o nosso conjunto de dados verificamos uma resposta na taxa de nodulação em relação aos períodos de seca e chuva, havendo maior nodulação durante o período chuvoso. Esta condição corrobora nossa hipótese (iii) de menor nodulação durante o período de seca, o que pode ser facilmente constatado devido ao fato de muitos indivíduos não apresentarem nodulação durante o período de estresse hídrico. Uma questão importante nesse sentido foi demonstrada por Bueno et al. (2010) em estudo sobre a nodulação no grupo Mimossoideae das fabaceae. Os autores não encontraram nódulos em três espécies, fato esse atribuído ao período de seca em que foi realizada a coleta. Vale ressaltar que no nosso caso um mesmo indivíduo que apresentou nodulação no período da chuva não apresentou nodulação na seca, o que corrobora a teoria da nodulação facultativa (Sheffer et al., 2015), também conhecida como regulação negativa. Neste caso, é possível que esteja ocorrendo um descarte dos nódulos (regulação negativa) nos períodos de seca (Valentine et al., 2010).

Alguns estudos relatam a diminuição na síntese de sacarose (SS) nos nódulos resultando em diminuição na atividade da nitrogenase em plantas sobre estresse hídrico (Gordon et al., 1997; Marino et al., 2007), o que reduz drasticamente a fixação de N. Como a produção dos nódulos requer um alto custo energético para o hospedeiro (Gutschick, 1981), a desativação do nódulo sob condição de estressores ambientais pode ser benéfica, dado o caráter não vital da nodulação para o hospedeiro (Valentine et al., 2010). O problema é que, mesmo que seja possível uma fixação compensatória pós-seca

(Minucci et al., 2017), em um cenário futuro de mudanças climáticas, com aumento dos períodos de estiagem (Boisier et al., 2015), a diminuição na taxa de nodulação, como a observada neste estudo, pode acarretar na diminuição da competitividade das espécies fixadoras frente as não fixadoras. Neste caso, é importante que se façam estudos complementares para avaliar os efeitos do clima sobre a atividade da nitrogenase e mortalidade de fixadores, principalmente em eventos atípicos de seca. Desta forma, poderemos melhor prever os efeitos futuros das mudanças climáticas na biota, especialmente no caso do fenômeno El Niño, cuja frequência vem aumentando ao longo das últimas décadas (Cai et al. 2014).

Avaliando o efeito do fogo na nodulação, não encontramos diferença entre a área queimada (CQ) e as áreas adjacentes não queimadas (CA e CD). Contudo, encontramos maior massa seca de nódulos ativos no CQ (Figura 4), o que revela resistência desta vegetação aos efeitos do fogo na nodulação. Possivelmente, a intensidade e duração do fogo não foi suficiente para aquecer o solo a ponto de prejudicar os rizóbios, uma vez que os incêndios em savanas abertas consomem rapidamente a biomassa herbácea, não causando aquecimento intenso no solo, mas sim promovendo redução da acidez e fertilização pela deposição de cinzas, com efeitos que podem persistir por até 2 anos (Pivello et al., 2010).

Os estoques de N variam com o tipo de vegetação, mas o fogo frequente tende a reduzi-los, devido ao tempo necessário para repor o N perdido durante a queimada. Mesmo que não ocorra mudança na concentração total de N no solo, o fogo reduz a quantidade de N combustível acima do solo (Wan et al., 2001). A taxa de nodulação pós-fogo pode nos ajudar a estimar o tempo necessário de pousio para recuperação de áreas manejadas com uso de fogo, mas é necessário que se faça um acompanhamento dessas áreas para aliar os efeitos das queimadas sobre a mortalidade e recrutamento das espécies fixadoras. Os nossos dados evidenciam a importância da nodulação na recuperação de distúrbios ocasionado pelo fogo, corroborando nossa hipótese (iv), pois a nodulação persiste após incêndio, mesmo havendo uma possível fertilização por deposição de cinzas. Provavelmente a demanda de N para reconstituição da copa e partes lesionadas pelo fogo compensem o investimento em nodulação pós-fogo.

5 - Conclusão

Nossos resultados auxiliam na compreensão dos processos envolvidos na manutenção e expansão das florestas na zona de tensão ecológica Amazônia-Cerrado (ZTE), demonstrando a importância da fixação biológica de nitrogênio para a manutenção do Cerradão, para a conversão do cerrado em floresta na ZTE Amazônia-Cerrado e possivelmente para recolonização espontânea de áreas degradadas.

Este estudo também traz evidências de que a nodulação é reduzida durante a estiagem, podendo contribuir para o refino de modelos que visam estimar o fluxo de N, principalmente sobre a perspectiva de aumento da frequência (Feldpausch et al., 2016) e duração dos períodos de seca (Boisier et al., 2015).

Demonstramos também a persistência da fixação de N no cerrado após ocorrência de incêndio. Esta condição revela a resiliência do cerrado típico ao fogo e demonstra sua expressiva capacidade de recomposição da ciclagem de nutrientes pós-distúrbio.

Concluimos que fixação de nitrogênio é de grande importância para a manutenção da vegetação da ZTE Amazônia-Cerrado, que apresenta caráter hiperdinâmico em relação à mortalidade e recrutamento das árvores (Marimon et al., 2014) e da ciclagem de nutrientes (Oliveira et al., 2017).

6 - Referências

- Barron, A.R., Purves, D.W., Hedin, L.O., 2011. Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. *Oecologia* 165, 511–520. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1838-3>
- Batterman, S.A., Hedin, L.O., Van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D.J., Hall, J.S., 2013a. Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502, 224–227. <https://doi.org/10.1038/nature12525>
- Batterman, S.A., Wurzburger, N., Hedin, L.O., 2013b. Nitrogen and phosphorus interact to control tropical symbiotic N₂ fixation: A test in *Inga punctata*. *J. Ecol.* 101, 1400–1408. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12138>
- Boisier, J.P., Ciais, P., Ducharne, A., Guimberteau, M., 2015. Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. *Nat. Clim. Chang.* 5, 656–660. <https://doi.org/10.1038/nclimate2658>
- Bueno, dos R.J.F., F., S.M., Eduardo, G., M., B.R., N., E.G., E., N.N., M., de F.L., P., de Q.L., Rita, S.M., Wen-Ming, C., Agneta, N., C., R.M., M., de F.S., Cyril, B., R., G.S., W., Y.J.P., I., S.J., K., J.E., 2010. Nodulation and nitrogen fixation by *Mimosa* spp. in the Cerrado and Caatinga biomes of Brazil. *New Phytol.* 186, 934–946. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03267.x>

- Cai, W.; Borlace, S., Lengaigne, M., van Rensch, P., Collins, M., Vecchi, G., Timmermann, A., Santoso, A., McPhaden, M.J., Wu, L., England, M.H., Wang, G., Guilyardi, E., Jin, F.F., 2014. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nat. Clim. Chang.* 4, 111–116. <https://doi.org/10.1038/nclimate2100>
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., Penuelas, J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 1474–1478. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010070108>
- Casals, P., Romanya, J., Vallejo, V.R., 2005. Short-term nitrogen fixation by legume seedlings and resprouts after fire in Mediterranean old-fields. *Biogeochemistry* 76, 477–501. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-8659-1>
- Chaer, G.M., Resende, A.S., Campello, E.F.C., De Faria, S.M., Boddey, R.M., Schmidt, S., 2011. Nitrogen-fixing legume tree species for the reclamation of severely degraded lands in Brazil. *Tree Physiol.* 31, 139–149. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq116>
- Feldpausch, T.R., Phillips, O.L., Brienen, R.J.W., Gloor, E., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Alarcón, A., Álvarez Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragao, L.E.O.C., Arroyo, L., Aymard C., G.A., Baker, T.R., Baraloto, C., Barroso, J., Bonal, D., Castro, W., Chama, V., Chave, J., Domingues, T.F., Fauset, S., Groot, N., Honorio Coronado, E., Laurance, S., Laurance, W.F., Lewis, S.L., Licona, J.C., Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Mendoza Bautista, C., Neill, D.A., Oliveira, E.A., Oliveira dos Santos, C., Pallqui Camacho, N.C., Pardo-Molina, G., Prieto, A., Quesada, C.A., Ramírez, F., Ramírez-Angulo, H., Réjou-Méchain, M., Rudas, A., Saiz, G., Salomão, R.P., Silva-Espejo, J.E., Silveira, M., ter Steege, H., Stropp, J., Terborgh, J., Thomas-Caesar, R., van der Heijden, G.M.F., Vásquez Martínez, R., Vilanova, E., Vos, V.A., 2016. Amazon forest response to repeated droughts. *Global Biogeochem. Cycles* 30, 964–982. <https://doi.org/10.1002/2015GB005133>
- Franczark, D.D., Marimon, S.B., Marimon-junior, B.H., Mews, H.A., Maracahipes, L., de Oliveira, E.A., 2011. Changes in the structure of a savanna forest over a six-year period in the Amazon-Cerrado transition, Mato Grosso state, Brazil. *Changes* 62, 425–436.
- Gehlot, H.S., Panwar, D., Tak, N., Tak, A., Sankhla, I.S., Poonar, N., Parihar, R., Shekhawat, N.S., Kumar, M., Tiwari, R., Ardley, J., James, E.K., Sprent, J.I., 2012. Nodulation of legumes from the Thar desert of India and molecular characterization of their rhizobia. *Plant Soil* 357, 227–243. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1143-5>
- Gehring, C., Vlek, P.L.G., De Souza, L.A.G., Denich, M., 2005. Biological nitrogen fixation in secondary regrowth and mature rainforest of central Amazonia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 111, 237–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.06.009>
- Gei, M., Rozendaal, D.M.A., Poorter, L., Bongers, F., Sprent, J.I., Garner, M.D., Aide, T.M., Andrade, J.L., Balvanera, P., Becknell, J.M., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., César, R.G., Chazdon, R.L., Cole, R.J., Colletta, G.D., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Do Espírito

- Santo, M.M., Fernandes, G.W., Nunes, Y.R.F., Finegan, B., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Junqueira, A.B., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Menge, D.N.L., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-Belmonte, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Reich, P.B., Reyes-García, C., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz, N.B., de Almeida, A.S., Almeida-Cortez, J.S., Silver, W., de Souza Moreno, V., Sullivan, B.W., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., Veloso, M.D.D.M., Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Zimmerman, J.K., Powers, J.S., 2018. Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nat. Ecol. Evol.* 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6>
- Gordon, A.J., Minchin, F.R., Skot, L., 1997. Tress-induced declines in soybean N, fixation are related to nodule sucrose synthase activity. *Plant Physiol.* 114, 937–946. <https://doi.org/114/3/937> [pii]
- Gutschick, V.P., 1981. Evolved strategies in Nitrogen acquisition by plants 118, 607–637.
- Haridasan, M., 2000. Nutricao Mineral de Plantas Nativas do Cerrado. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 12, 54–64.
- Hedin, L.O., Brookshire, E.N.J., Menge, D.N.L., Barron, A.R., 2009. The Nitrogen paradox in tropical forest ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 613–635. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110246>
- Houlton, B.Z., Wang, Y.-P., Vitousek, P.M., Field, C.B., 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* 454, 327–330. <https://doi.org/10.1038/nature07028>
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Zeitschrift* 15, 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Marimon, B.S., De, E., Duarte, T.G., Chieregatto, L.C., Ratter, J.A., 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. *Edinburgh J. Bot.* 63, 323–341. <https://doi.org/10.1017/S0960428606000576>
- Marimon, B.S., Felfili, J.M., Lima, E. de S., Duarte, W.M.G., Marimon-Júnior, B.H., 2010. Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado/Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amaz.* 40, 107–118. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672010000100014>
- Marimon, B.S., Marimon-Junior, B.H., Feldpausch, T.R., Oliveira-Santos, C., Mews, H.A., Lopez-Gonzalez, G., Lloyd, J., Franczak, D.D., de Oliveira, E.A., Maracahipes, L., Miguel, A., Lenza, E., Phillips, O.L., 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest-cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecol. Divers.* 7, 281–292. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.818072>
- Marimon Junior, B.H., Haridasan, M., 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e um cerrado sensu stricto em áreas

- adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta Bot. Brasilica* 19, 913–926. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062005000400026>
- Marino, D., Frendo, P., Ladrera, R., Zabalza, A., Puppo, A., Arrese-Igor, C., Gonzalez, E.M., 2007. Nitrogen fixation control under drought stress. localized or systemic? *Plant Physiol.* 143, 1968–1974. <https://doi.org/10.1104/pp.106.097139>
- Menge, D.N.L., Batterman, S.A., Liao, W., Taylor, B.N., Lichstein, J.W., Ángeles-Pérez, G., 2017. Nitrogen-fixing tree abundance in higher-latitude North America is not constrained by diversity. *Ecol. Lett.* 20, 842–851. <https://doi.org/10.1111/ele.12778>
- Minucci, J.M., Miniati, C.F., Teskey, R.O., Wurzbarger, N., 2017. Tolerance or avoidance: drought frequency determines the response of an N₂-fixing tree. *New Phytol.* 215, 434–442. <https://doi.org/10.1111/nph.14558>
- Morandi, P.S., Marimon-Junior, B.H., De Oliveira, E.A., Reis, S.M., Valadão, M.B.X., Forsthofer, M., Passos, F.B., Marimon, B.S., 2016. Vegetation succession in the cerrado-amazonian forest transition zone of Mato Grosso state, Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 73, 83–93. <https://doi.org/10.1017/S096042861500027X>
- Morandi, P.S., Marimon-Junior, B.H., De Oliveira, E.A., Reis, S.M., Valadão, M.B.X., Forsthofer, M., Passos, F.B., Marimon, B.S., 2015. Vegetation succession in the cerrado-amazonian forest transition zone of Mato Grosso state, Brazil. *Edinburgh J. Bot.* 73, 83–93. <https://doi.org/10.1017/S096042861500027X>
- Nardoto, G.B., Quesada, C.A., Patiño, S., Saiz, G., Baker, T.R., Schwarz, M., Schrod, F., Feldpausch, T.R., Domingues, T.F., Marimon, B.S., Marimon Junior, B.H., Vieira, I.C.G., Silveira, M., Bird, M.I., Phillips, O.L., Lloyd, J., Martinelli, L.A., 2014. Basin-wide variations in Amazon forest nitrogen-cycling characteristics as inferred from plant and soil 15N:14N measurements. *Plant Ecol. Divers.* 7, 173–187. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.807524>
- Oliveira, B., Marimon Junior, B.H., Mews, H.A., Valadão, M.B.X., Marimon, B.S., 2017. Unraveling the ecosystem functions in the Amazonia–Cerrado transition: evidence of hyperdynamic nutrient cycling. *Plant Ecol.* 218, 225–239. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0681-y>
- Passos, F.B., Marimon, B.S., Phillips, O.L., Morandi, P.S., Neves, E.C. das, Elias, F., Reis, S.M., Oliveira, B., Feldpausch, T.R., Marimon Júnior, B.H., 2018. Savanna turning into forest : concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and “ Cerrado ” biomes 0123456789. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0470-z>
- Pellegrini, A., Hoffmann, W., Franco, A., 2014. Carbon accumulation and nitrogen pool recovery during transitions from savanna to forest in central Brazil Carbon accumulation and nitrogen pool recovery during transitions from savanna to forest in central Brazil. *Ecology* 95, 342–352. <https://doi.org/10.1890/13-0290.1>
- Pons, T.L., Perreijn, K., Kessel, C. van, Werge, M.J.A., 2006. Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: 15N natural abundance measurements supported by isotopic enrichment. *New Phytol.* 173, 154–167.
- Ratter, J.A., Richards, P.W., Argent, G., Gifford, D.R., 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso: I - The woody vegetation types of the

- Xavantina-Cachimbo expedition area. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 266, 449–489. <https://doi.org/10.1098/rstb.1983.0080>
- Rezende, A. V., Vale, A.T., Sanquetta, C.R., Figueiredo Filho, A., Felfili, J.M., 2006. Comparison of mathematical models to volume, biomass and carbon stock estimation of the woody vegetation of a cerrado sensu stricto in Brasilia, DF. *Sci. For.* 71, 65–76.
- Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T., 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: Sano, S. M.; Almeida, S. P. de (Ed.). *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: EMBRAPA-CPAC. 89-166. <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/554094>
- Schlesinger, W.H., Dietze, M.C., Jackson, R.B., Phillips, R.P., Rhoades, C.C., Rustad, L.E., Vose, J.M., 2016. Forest biogeochemistry in response to drought. *Glob. Chang. Biol.* 22, 2318–2328. <https://doi.org/10.1111/gcb.13105>
- Scolforo, J.R.S., Rufini, A.L., Mello, J.M. de., Oliveira, A.D. de., Silva, C.P. de., 2008. Equações para a quantidade de carbono das fisionomias, em Minas Gerais. *Inven. Florest. Minas Gerais - Equações Vol. Peso Matéria Seca e Carbono para Difer. Fisionomias da Flora Nativ. Lavras* 198–216.
- Sheffer, E., Batterman, S.A., Levin, S.A., Hedin, L.O., 2015. Biome-scale nitrogen fixation strategies selected by climatic constraints on nitrogen cycle. *Nat. Plants* 1. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.182>
- Silva, L.C.R., Hoffmann, W.A., Rossatto, D.R., Haridasan, M., Franco, A.C., Horwath, W.R., 2013. Can savannas become forests? A coupled analysis of nutrient stocks and fire thresholds in central Brazil. *Plant Soil* 373, 829–842. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1822-x>
- Sprent, J.I., 2009. Legume Nodulation: A Global Perspective, *Legume Nodulation: A Global Perspective*. <https://doi.org/10.1002/9781444316384>
- Sprent, J.I., 1999. Nitrogen fixation and growth of non-crop legume species in diverse environments. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2, 149–162. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00068>
- Valadão, M.B.X., Junior, B.H.M., De Oliveira, B., Lúcio, N.W., Das Graças Rodrigues Souza, M., Marimon, B.S., 2016. Biomass hyperdynamics as a key modulator of forest self-maintenance in a dystrophic soil in the amazonia-cerrado transition. *Sci. For. Sci.* 44, 475–485. <https://doi.org/10.18671/scifor.v44n110.20>
- Valentine, A.J., Bedito, V.A., Kang, Y., 2010. Legume Nitrogen fixation and soil abiotic stress: From physiology to genomics and beyond, *Nitrogen Metabolism in Plants in the Post-genomic Era*. <https://doi.org/10.1002/9781444328608.ch9>
- Wurzburger, N., Hedin, L.O., 2016. Taxonomic identity determines N₂ fixation by canopy trees across lowland tropical forests. *Ecol. Lett.* 19, 62–70. <https://doi.org/10.1111/ele.12543>
- Zaehle, S., Dalmonech, D., 2011. Carbon-nitrogen interactions on land at global scales: Current understanding in modelling climate biosphere feedbacks. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 3, 311–320. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2011.08.008>