



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS DA MATEMÁTICA E DA NATUREZA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOGRAFIA – PPGG/UFRJ

**FUNCIONAMENTO E PROPRIEDADES ECOSSISTÊMICAS DA
VEGETAÇÃO E DOS SOLOS NA FLORESTA TROPICAL
AMAZÔNICA.**

FERNANDO VIEIRA CESÁRIO

Orientadores
André de Souza Avelar
Fabiano de Carvalho Balieiro

**Rio de Janeiro
2018/1**

FUNCIONAMENTO E PROPRIEDADES ECOSSISTÊMICAS DA VEGETAÇÃO E DOS SOLOS NA FLORESTA TROPICAL AMAZÔNICA.

Fernando Vieira Cesário

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geografia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciência (Geografia).

Orientador: André de Souza Avelar
Coorientador: Fabiano de Carvalho Balieiro

**Rio de Janeiro
2018/1**

Ficha Catalográfica

Cesário, Fernando Vieira

Funcionamento e propriedades ecossistêmicas da vegetação e dos solos na floresta tropical Amazônica / Fernando Vieira Cesário - 2018

Tese (Doutorado em Geografia – Planejamento e Gestão Ambiental) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geografia, 2018

Orientador: André de Souza Avelar

129. P

1. Diversidade 2. Mudanças Climáticas 3. Equações estruturais

Fernando Vieira Cesário

Funcionamento e propriedades ecossistêmicas da vegetação e dos solos na floresta tropical Amazônica

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geografia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciência (Geografia).

Aprovada em

Dr. André de Souza Avelar – Orientador (UFRJ)

Dr. Fabiano de Carvalho Balieiro – Orientador (Embrapa – Solos)

Dr. Irene Gonzales Garay – (UFRJ)

Dr. Ana Luiza Coelho Neto - (UFRJ)

Dr. Maria Naise de Oliveira Peixoto - (UFRJ)

Dr. Achilles Chirol - (UFRJ)

O mal é o que sai pela boca do homem....

Alexandre José Marins Cesário in memoriam

Agradecimentos

Gostaria de agradecer primeiro ao meu pai Oxalá por permitir minha existência e sempre me guiar nesse processo de encarnação e também e meus guias

Um agradecimento especial para minha Irmã Izaura Vieira Cesário que divido um amor imenso e sem a qual nada na minha vida faria sentido. Sua força, caráter e visão de mundo me torna todo dia uma pessoa melhor.

Agradeço a minha mãe, Lúcia, pela sabedoria e maestria com que leva a vida, assim como a minha avó Georgina pela incrível mulher.

Gostaria de agradecer em especial ao meu orientador Fabiano por toda essa imensa história de boa ciência e profissionalismo. Assim como meu orientador André por todo apoio e confiança no processo.

Gostaria de agradecer ao pesquisador Ademir da Embrapa Solos por toda ajuda e companheirismo durante essa caminhada.

Também gostaria de agradecer a todos as diferentes pessoas envolvidas e a instituição Embrapa-Solos onde dediquei 10 anos da minha vida e onde aprendi muito.

Gostaria de agradecer aos pesquisadores da Embrapa CPATU Lucas e Ademir por todo apoio e discussões de campo.

Também gostaria de agradecer a professora Irene Garay por todo apoio e discussão de ideias que foram fundamentais na minha construção científica

Por fim, mas não menos importante gostaria de agradecer aos meus diversos amigos importantes nessa caminhada, que ouviram meus lamentos e reclamações e os que me levaram para distrair nos momentos mais difíceis.

Sumário

1. Introdução.....	5
1.1 Biodiversidade e mudanças climáticas globais.....	5
1.2 Estrutura e funcionamento de florestas tropicais frente as mudanças globais: perspectivas da Amazônia.....	6
2. Referencial teórico.....	11
2.1 Atributos da vegetação no funcionamento florestal.....	11
2.1.1 Diversidade de espécies.....	11
2.1.2 Traços funcionais (Functional traits).....	13
2.1.3 Biomassa epígea – Aboveground biomass.....	15
2.2 Atributos do perfil serapilheira-solo no funcionamento florestal.....	16
2.2.1 Formas de húmus.....	16
2.2.2 Atividade enzimática do solo.....	20
2.2.3 Matéria orgânica do solo.....	21
3. Questões e hipóteses.....	24
4. Operacionalização da pesquisa.....	26
4.1 Área de estudo.....	26
4.2 Desenho experimental.....	30
4.3 Características ambientais das áreas de estudo.....	33
4.3.1 Clima.....	33
4.3.2 Geomorfologia.....	35
4.3.3 Geologia.....	38
4.3.4 Solos.....	39
4.3.5 Hidrografia e hidrologia.....	42
4.3.6 Vegetação.....	42
4.4 Atributos da vegetação.....	45
4.4.1 Índices de diversidade.....	45
4.4.2 Biomassa epígea.....	46
4.4.3 Traços funcionais.....	47
4.5 Atributos da serapilheira-solo.....	49
4.5.1 Formas de húmus.....	49
4.5.2 Características físico-químicas do solo.....	53
4.5.3 Atividade enzimática.....	54
4.6 Análise estatística.....	55
5. Efeito da exploração de madeira na dinâmica florestal.....	57
5.1 Introdução.....	57
5.2 Resultados.....	59
5.2.1 Atributos da vegetação.....	59
5.2.2 Atributos da serapilheira-solo.....	64
5.3 Discussão.....	67
5.3.1 Efeito da exploração florestal na diversidade de espécies.....	67
5.3.2 Dinâmica da biomassa epígea nas áreas exploradas.....	68
5.3.3 Efeito da exploração florestal nos atributos da serapilheira-solo.....	69
6. Associação entre propriedades da vegetação e perfil serapilheira-solo.....	71
6.1 Introdução.....	71
6.2 Resultados.....	80
6.3 Discussão.....	84
6.3.1 Efeitos da vegetação através do perfil serapilheira-solo no estoque de carbono.....	84
7. O perfil das formas de húmus e o estoque de carbono no solo.....	89
7.1 Introdução.....	89

7.2 Resultados.....	93
7.3 Discussão.....	102
7.3.1 Relações entre qualidade das formas de húmus e atividade enzimática sobre o estoque de carbono.....	102
7.3.2 Associação entre as camadas das formas de húmus e o estoque de carbono do solo.....	104
7.3.3 Mecanismos da mineralização de nutrientes e o efeito da textura no estoque de carbono do solo.....	105
8. Conclusão geral.....	107
8.1 Importância das florestas tropicais no tempo e no espaço.....	107
8.2 Desmatamento e degradação florestal: os sistemas resilientes de longo prazo e as mudanças climáticas.....	108
8.3 Funcionamento de florestas tropicais a longo prazo.....	109
8.4 Atributos da vegetação e do perfil serapilheira-solo na estabilidade do carbono em florestas tropicais.....	111
8.5 Os futuros caminhos da geografia das florestas tropicais.....	112
9. Referências bibliográficas.....	113

Lista de Figuras

Figura 1: Modelo conceitual do ciclo florestal do carbono (setas grandes sólidas) e fatores externos (caixas e setas pontilhadas).....	10
Figura 2: Localização da FLONA Tapajós e unidades de preservação próximas.....	28
Figura 3: Bases de pesquisa estudadas e rede hidrográfica local.....	29
Figura 4: Desenho esquemático da parcela de estudo.....	33
Figura 5: Médias mensais para o período de 1988 a 2003 registrada na estação climatológica de Belterra, PA. Fonte: (IBAMA, 2004).....	34
Figura 6: Evapotranspiração (mm) média mensal no período de 1998 a 2003, Belterra, PA. Fonte: (IBAMA, 2004).....	35
Figura 7: Precipitação média mensal, período de 1988-2003, Belterra, PA.....	36
Figura 8: Mapa geomorfológico.....	37
Figura 9: Quadro descritivo das feições geomorfológicas da FLONA Tapajós.....	38
Figura 10: Mapa de solos.....	40
Figura 11: Mapa de vegetação da FLONA Tapajós.....	44
Figura 12: Comparação entre os dados de Nleaf (Leaf Nitrogen) e Pleaf (Leaf Phosphorous) coletados em campo (Field measurement) e baixados do site TRY.....	49
Figura 13: Separação das camadas das formas de húmus.....	53
Figura 14: Ordenamento multidimensional da diversidade de espécies.....	59
Figura 15: Valores médios da biomassa epígea entre os tratamentos.....	62
Figura 16: Ordenamento multidimensional das formas de húmus e do solo.....	66
Figura 17: Modelo conceitual das equações estruturais.....	75
Figura 18: Efeito do modelo integrado no estoque de carbono do solo e suas principais vias.....	81
Figura 19: Relações bivariadas de correlação entre as variáveis compostas.....	83
Figura 20: Modelo conceitual do efeito das formas de húmus no carbono.....	90
Figura 21: Efeitos das características das formas de húmus, fertilidade e textura do solo sobre o carbono do solo.....	99
Figura 22: Modelo integrado das formas de húmus sobre o estoque de carbono do solo.....	101
Figura 23: Dispersão entre os resíduos do modelo da glucosidase e o alumínio do solo.....	103

Lista de Tabelas

Tabela 1: Síntese do desenho experimental.....	31
Tabela 2: Valores médios e desvio dos atributos da vegetação, serapilheira e solo.....	63
Tabela 3: Proposta de interpretação dos efeitos entre as variáveis do modelo conceitual.....	76
Tabela 4: Descrição das variáveis compostas e suas respectivas variáveis observadas.....	78
Tabela 5: Estatística da criação das variáveis compostas.....	79
Tabela 6: Modelos da vegetação, serapilheira-solo e integrado testados usando SEM.....	82
Tabela 7: Efeito das camadas das formas de húmus, solo e atividade enzimática no estoque de carbono, nitrogênio e fósforo.....	93
Tabela 8: Características das variáveis das formas de húmus, solo e atividade enzimática.....	97

Resumo

Os efeitos no clima mundial já estão sendo mensurados em escalas globais, fruto da ação humana na Terra. Muitos desses efeitos tem influência em diversos ecossistemas terrestres, principalmente em florestas tropicais que guardam grandes quantidades de carbono e uma biodiversidade de espécies ainda não mensurada totalmente. A principal causa dos efeitos no clima está relacionada as emissões de gás carbônico (CO₂), que tem efeitos diretos e indiretos nos ecossistemas terrestres. O fenômeno da mudança climática e perda da biodiversidade ao longo dos anos atraiu a preocupação internacional e culminou em diversos tratados, programas e acordos que tem como intenção entender e refrear as emissões de CO₂ e a proteção da biodiversidade visando o uso sustentável dos recursos naturais. Nesse sentido encontros e programas como a Conferência das Partes (COP) da Convenção das Nações Unidas sobre Mudanças Climáticas (UNFCCC), a conferência mundial ECO-92 e a conferência RIO+20, assim como a Conferência da Diversidade Biológica (CDB) e programas de incentivo a diminuição do desmatamento como o REDD+ colocaram em foco os estoques de carbono e a biodiversidade mundial. As florestas tropicais desempenham um importante papel nesse cenário pois preservam grande parte da biodiversidade mundial e apresentam um grande potencial para a emissão ou sequestro de carbono. Isso porque as florestas tropicais acumulam carbono na biomassa epígea, mas também emitem carbono para a atmosfera através da decomposição do material depositado no piso florestal, majoritariamente folhas e pequenos galhos. Contudo as florestas tropicais sofrem, e ainda sofrerão muita pressão por desmatamento devido a expansão agrícola e urbana no âmbito do modelo atual de exploração. Por isso pesquisas sobre o ciclo de carbono em florestas tropicais e técnicas para o manejo sustentável são importantes para garantir os objetivos ratificados pelo Brasil frente as mudanças climáticas. Dentre diversas técnicas utilizadas para o manejo de florestas tropicais, o manejo de baixo impacto oferece uma alternativa para explorar madeira comercialmente mantendo a qualidade florestal. Esse manejo foi aplicado em diferentes parcelas e os resultados mostram que após 30 anos da exploração o manejo de impacto reduzido não impactou a diversidade de espécies, porém a biomassa epígea das áreas exploradas se recuperou em

comparação com as áreas que não foram exploradas. Adicionalmente o manejo de impacto reduzido não afetou o ciclo de nutrientes via deposição decídua e tampouco o estoque de carbono da camada superficial do solo. Além das técnicas utilizadas para o manejo madeireiro, o próprio funcionamento do ecossistema, isto é, as trocas de fluxos entre a parte da vegetação, serapilheira e solo também podem influenciar e serem influenciadas pelas mudanças climáticas. Ao longo desta tese foi avaliado esse processo sistêmico de ciclagem de nutrientes. Os resultados mostram que dentre as propriedades da vegetação avaliadas, a diversidade de espécies tem um papel fundamental na manutenção dos ciclos influenciando nos estoques de carbono. Como se não bastasse, outro atributo da vegetação que foi importante em influenciar os processos ecossistêmicos que pode desencadear emissões de CO₂ foi os traços funcionais. Os resultados mostram que as concentrações de nutrientes nas folhas das árvores dominantes influi na qualidade e conseqüentemente na decomposição da serapilheira. Por fim, porém não menos importante o perfil serapilheira-solo foi o componente do ecossistema florestal que mais influenciou nos estoques de carbono evidenciando uma dinâmica intensa capaz de emitir grandes proporções de CO₂ para a atmosfera. Finalmente se conclui que os sistemas florestais apresentam um potencial natural para o sequestro de carbono da atmosfera. Além disso, técnicas de manejo que realizam o impacto reduzido são recomendáveis para ciclos de 30 anos por não apresentarem efeito na diversidade nem nos ciclos de nutrientes dentro da floresta. O perfil serapilheira-solo por estar mais intimamente ligado com o ciclo do carbono foi o compartimento que mais afetou o estoque de carbono no solo. Assim tanto o manejo reduzido quanto o entendimento do processo ecossistêmico florestal são vetores de conhecimento importante para conservar, estocar carbono e manter a diversidade de florestas tropicais.

Abstract

The effects of the climate change are already being measured on global scales resulting from human activities on Earth. Many of these effects have an influence on diverse terrestrial ecosystems, mainly in rainforests that can store large amounts of carbon and where species diversity are not yet fully measured. The main cause of climate effects is related to carbon dioxide (CO₂) emissions, which have direct and indirect effects on terrestrial ecosystems. The phenomenon of climate change and loss of biodiversity over the years has attracted international concern and culminated in several treaties, programs, and agreements aimed at understanding and curbing CO₂ emissions and protecting biodiversity for the sustainable use of natural resources. To this end, meetings and programs such as the Conference of the Parties (COP) of the United Nations Convention on Climate Change (UNFCCC), the ECO-92 world conference and the RIO + 20 conference, as well as the Conference on Biological Diversity (CBD) and the REDD + to reduce deforestation have focused on carbon stocks and global biodiversity. Tropical forests play an important role in this scenario because they preserve much of the world's biodiversity and have great potential for carbon emissions or sequestration. This is because tropical forests accumulate carbon in the aboveground biomass, but also emit carbon into the atmosphere through the decomposition of the material deposited on the forest surface, mostly dominated by leaves and small branches. However, tropical forests are straining, and will still be under pressure for deforestation due to agricultural and urban expansion under the current model of exploitation. Therefore, research on the carbon cycle in tropical forests and techniques for sustainable management are important to guarantee the objectives ratified by Brazil in the face of climate change. Among several techniques used for the management of tropical forests, the reduced impact logging offers an alternative to explore wood commercially maintaining forest quality status. This management was applied in different plots and the results show that after 30 years of exploration the reduced impact logging did not affect the species diversity, but the aboveground biomass of the exploited areas did not recovered in comparison to the areas that were not explored. In addition, reduced impact logging did not affect the nutrient cycle of litter fall and, carbon stock of the soil litter layer. Additionally to the techniques used for logging, the ecosystem's own functioning, that is, the exchange of

flows between vegetation, litter, and soil can also influence and be influenced by climate change. Throughout this thesis was evaluated this systemic process of nutrient cycling. The results show that among the vegetation properties evaluated, the species diversity plays a fundamental role in maintaining the cycles influencing the carbon stocks. As if that were not enough, another attribute of the vegetation that was important in influencing the ecosystem processes that could trigger CO₂ emissions was the functional traits. The results show that nutrient concentrations in the leaves of dominant trees influence the quality and consequently the decomposition of litter. Last but not least, the litter-soil profile was the component of the forest ecosystem that most influenced carbon stocks, showing intense dynamics capable of emitting large proportions of CO₂ into the atmosphere. Finally, it is concluded that forest systems have a natural potential for carbon sequestration from the atmosphere. Management techniques that perform the reduced impact logging are recommended for 30-year cycles because they have no effect on diversity or nutrient cycles within the forest. The litter-soil profile because it was more closely connected with the carbon cycle was the compartment that most affected the soil carbon stock. Thus both reduced impact logging and understanding of the forest ecosystem process are important knowledge vectors to conserve, store carbon and maintain the diversity in tropical forests.

1. Introdução

1.1 Biodiversidade e mudanças climáticas globais

A ação humana no planeta Terra tem crescido rapidamente nos últimos séculos (IPCC, 2013), tanto em escala de intensidade como em escala espacial (MATYSSEK et al., 2013). As ações mais ameaçadoras no planeta Terra causadas pelo homem estão relacionadas, sem dúvida, à perda da biodiversidade (MYERS et al., 2000; ZACHOS; HABEL, 2011) e às mudanças climáticas (CHRISTENSEN et al., 2013). Ainda sim os efeitos de inter-relação entre as mudanças climáticas e a perda da biodiversidade, principalmente em florestas tropicais, são iminentes (NORMAH; CHIN; REED, 2012) e esses efeitos devem ser priorizados se desejamos a preservação da vida nas sociedades futuras (DIAMOND, 2006).

Os efeitos das mudanças climáticas já são mensurados e estimados em escala global (IPCC, 2013) e para manter esses efeitos dentro das expectativas de preservação e sustentabilidade da biodiversidade e das mudanças do clima em nível global (CHRISTENSEN et al., 2013), líderes mundiais têm discutido alternativas para mitigação do clima e preservação da biodiversidade.

No âmbito da preservação do clima, as alternativas incluem tanto a redução de emissões quanto estratégias para o sequestro de gás carbônico (CO₂) (FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al., 2017). Um passo importante foi dado durante a Conferência das Partes (COP) da Convenção das Nações Unidas sobre Mudanças Climáticas (UNFCCC), em dezembro de 2015, em Paris. Nessa convenção, 196 países chegaram a um acordo para tentar reduzir as emissões de gases de efeito estufa e remover CO₂ da atmosfera, com o objetivo final de controlar o aumento da temperatura, a fim de que não haja temperaturas superiores a 2° C da atual temperatura no horizonte de 2050 (ROGELJ et al., 2016).

Já no contexto da preservação da biodiversidade, outras iniciativas têm sido idealizadas para conter a redução de habitats e a consecutiva perda de biodiversidade. Iniciada na conferência mundial ECO-92 e ratificada na conferência RIO+20 (OTTO-ZIMMERMANN, 2012) a avaliação do status da biodiversidade tem tomado as pautas das discussões sobre sustentabilidade e sobre o valor dos serviços ambientais

(GRACE et al., 2009). Os desafios nos estudos da biodiversidade estão, no geral, relacionados às discussões sobre a avaliação, a recuperação, a conservação e o uso sustentável do meio ambiente. Nesta perspectiva, segundo Garay e Dias (2001), a avaliação da diversidade biológica, nos diferentes níveis hierárquicos que esta pode assumir, está sempre atrelada a um contexto político e socioeconômico. Desta maneira, questões relativas ao valor econômico do levantamento exaustivo da biodiversidade implicam questionar: o quê avaliar, onde avaliar e como avaliar a biodiversidade. No geral o objetivo das estratégias para avaliação do status da biodiversidade é inventariar o maior número de habitats possíveis e desenvolver estratégias de uso sustentável, como uma forma de preservação futura.

Contudo, as ações relacionadas à mudança climática podem afetar a biodiversidade, assim como alterações na biodiversidade podem afetar o clima (SOLOMON; SHUGART, 2012), isto é, o clima e a biodiversidade apresentam uma inter-relação (feedback). Por exemplo, efeitos negativos no clima podem afetar a capacidade de resistência e resiliência dos habitats, assim como, a perda de grandes habitats pode influenciar o clima através de mudança no balanço de energia, água e dióxido de carbono (TOLEDO et al., 2011). Essa inter-relação entre a biodiversidade e o clima pode ser estudada tendo o ciclo do carbono como pano de fundo, isto porque o ciclo do carbono está atrelado a processos ecológicos relacionados aos habitats e a biodiversidade assim como a processos atmosféricos que promovem mudanças quanto à emissão ou sequestro de carbono (HOUGHTON et al., 2013). Nesse sentido, estratégias de pesquisa que visem uma avaliação integrada entre biodiversidade e mudanças climáticas utilizando o ciclo do carbono como forma de avaliação devem ser priorizadas.

1.2 Estrutura e funcionamento de florestas tropicais frente as mudanças globais: perspectivas da Amazônia

A estrutura e o funcionamento de um ecossistema florestal estão relacionados aos atributos que conduzem sua dinâmica e estabilidade. Dentre os atributos de um ecossistema florestal podemos destacar: (i) os atributos da vegetação, como a diversidade de espécies, as características funcionais da história evolutiva local e os estoques de biomassa epígea; (ii) os atributos da serapilheira, como a massa total de

serapilheira em um determinado momento e as características químicas da serapilheira; (iii) os atributos do solo, como a textura, as características químicas, a atividade de microrganismos e o estoque de carbono no solo.

As florestas tropicais contêm cerca de 25% do todo carbono da biosfera terrestre (BONAN, 2008), o restante do carbono está dividido entre as florestas temperadas, boreais e as peatlands, assim como no fundo do oceano. O carbono contido nas florestas tropicais está dividido nos diferentes atributos de uma floresta como a biomassa epígea, serapilheira e solo (GRACE; MITCHARD; GLOOR, 2014). Nesses atributos, mesmo a liberação de pequena proporção de carbono, devido ao uso e manejo, pode causar variações importantes nas concentrações atmosféricas de gases de efeito estufa (LEHMANN; KLEBER, 2015).

Por isso, o ciclo do carbono em florestas tropicais desempenha um papel importante em relação à mudança climática com impacto no balanço global de carbono (CROWTHER et al., 2016; MALHI, 2012). Além disso, as florestas tropicais desempenham um papel fundamental em promover vários serviços ecossistêmicos, econômicos, sociais e de bem-estar humano (SMITH et al., 2015), e ainda podem colaborar em programas globais voltados para a Redução das Emissões Relacionadas a Degradação e o Desmatamento (REDD+).

As florestas tropicais contribuem para a mitigação das mudanças climáticas de três maneiras: primeiro, porque as florestas tropicais são responsáveis por 33% de toda produção primária líquida (PPL) terrestre (BONAN, 2008), assim a prevenção ao desmatamento e a degradação florestal podem tanto reduzir as emissões de CO₂ quanto estocar carbono. Em segundo, as florestas tropicais são “dissipadoras” de CO₂, o que significa que podem eliminar o CO₂ líquido da atmosfera usando a fotossíntese para produzir adicionais de biomassa epígea e hipógea (BRIENEN et al., 2015; POORTER et al., 2015). Hoje se estima que as florestas tropicais tenham um ganho líquido de biomassa epígea de 400 g m² ano⁻¹ (BONAN, 2008). Em terceiro lugar, as florestas tropicais reduzem as temperaturas globais devido às elevadas taxas de evapotranspiração (DA ROCHA; MANZI; SHUTTLEWORTH, 2013), notadamente a Amazônia (COX et al., 2004). A alta evapotranspiração tem efeito direto sobre temperaturas através do resfriamento evaporativo da atmosfera e um efeito indireto através do aumento de formação de nuvens, chuva e reflexão da luz

solar que, por sua vez, combinados reduzem as temperaturas em escalas regionais e globais (DA ROCHA; MANZI; SHUTTLEWORTH, 2013).

Dentre as florestas tropicais do planeta Terra, a floresta Amazônica pode ser considerada como uma das florestas prioritárias para a mitigação das mudanças climáticas, sustentabilidade da diversidade e manutenção dos estoques de carbono (HOUGHTON et al., 2013). Isto porque as estimativas, na profundidade de 1 metro, dos estoques de carbono no solo da Amazônia variam entre 41 a 47 Pg (1 Pg = 10^{15} g) de carbono, considerando os 500 Milhões de hectares da Amazônia brasileira (TRUMBORE; BARBOSA DE CAMARGO, 2013). Contudo, aproximadamente 44% a 67% do carbono do solo estocado em 1 m de camada de solo se encontra no intervalo superior de 0 – 30 cm de profundidade (BERNOUX et al., 1998), e ainda que a Amazônia brasileira apresente diferentes classes de solo, estas exibem estoques de carbono com pequenas variações, devido à variação local decorrente de fatores como a topografia e uso da terra e, em escala regional, como o material parental e a geologia subjacente (TRUMBORE; BARBOSA DE CAMARGO, 2013).

A maior parte da área da Bacia Amazônica brasileira (~ 50% a 70%) é representada por duas ordens de solos: os Argissolos e os Latossolos segundo a taxonomia brasileira (CERRI et al., 2007). Esses solos apresentam na camada superior (30 cm), em média, estoques de 44 Mg C ha⁻¹ e 55 Mg C ha⁻¹, respectivamente. As razões carbono: nitrogênio na profundidade de 0 – 30 cm são de ~10 e 13, nos Argissolos e Latossolos respectivamente (BERNOUX et al., 1998; CERRI et al., 2007).

As estimativas publicadas de estoques de C do solo geralmente não incluem a serapilheira. Os inventários de serapilheira indicam estoques, apesar da sua variação sazonal, em média de 3 a 7 Mg C ha⁻¹ em florestas primárias (DANTAS; PHILLIPSON, 1989), porém os estoques de serapilheira podem ser maiores em florestas de crescimento secundário, e em geral são muito menores em agroflorestas e pastagens (BARLOW et al., 2007; RUBINSTEIN; VASCONCELOS, 2005).

Por outro lado, as estimativas de biomassa epígea da floresta Amazônica são numerosas, principalmente após a difusão de técnicas de sensoriamento remoto (LU, 2005). Estimativas utilizando inventários florestais (SILVA; DE CARVALHO; LOPES, 1985), em campo, mostram uma biomassa epígea média entre 300 – 350 Mg

C ha⁻¹ para florestas não manejadas com mais de 60 anos (SIST; FERREIRA, 2007). No que diz respeito a florestas em regeneração, o ganho de biomassa epígea para florestas com 20 anos de regeneração é de 122 Mg C ha⁻¹, o que corresponde a um ganho líquido de carbono de 3.05 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹ (POORTER et al., 2016). Poorter et al., (2016) estimam um tempo médio de 66 anos para uma floresta em regeneração recuperar 90% da biomassa epígea equivalente de uma floresta natural (i.e. uma floresta antiga sem registros de corte há pelo menos 80 anos). Por outro lado, Mazzei et al. (2010) mostram que florestas manejadas com técnicas de impacto reduzido (SIST; FERREIRA, 2007) podem recuperar a biomassa epígea extraída em até 15 anos. Mas, ainda assim, a mortalidade de árvores pode reduzir substancialmente o ganho de biomassa epígea pela regeneração e promover um declínio no balanço de carbono da Amazônia a longo prazo (BRIENEN et al., 2015).

A exploração de madeira florestal pode alterar significativamente os estoques de carbono tanto da biomassa epígea florestal quando do solo (MAZZEI et al., 2010; SISTI et al., 2004; VAN DER SANDE et al., 2017). O Brasil, e notadamente a Amazônia, é hoje um grande exportador e consumidor interno de madeira explorada de floresta natural (SABOGAL et al., 2006). Essa exploração tem utilizado técnicas de impacto reduzido (em inglês *reduced impact logging* – RIL), que proporcionam um controle maior na exploração com o intuito de perturbar o mínimo possível o ecossistema florestal manejado (PEÑA-CLAROS et al., 2008; SESSIONS, 2007). O RIL consiste em um planejamento detalhado da área de exploração, práticas de controle de derrubada de árvores e redução de danos em árvores adjacentes e no solo, além de estabelecer um limite máximo de volume de madeira e diâmetro a ser explorado (MAZZEI et al., 2010; SIST; FERREIRA, 2007; SISTI et al., 2004). Com essas técnicas o RIL se apresenta como uma alternativa de exploração que visa garantir a sustentabilidade florestal. Contudo, ainda são poucos os estudos de longo prazo que avaliam a dinâmica florestal das áreas exploradas (MAZZEI et al., 2010; NAVARRETE et al., 2011; PYLE et al., 2008; VAN DER SANDE et al., 2016).

Pelo exposto, a capacidade das florestas tropicais de sequestrar ou emitir carbono vai depender de dois fatores: (i) do efeito do tipo de exploração e do manejo florestal sobre a estrutura e no funcionamento florestal; (ii) na capacidade floresta em recuperar ou manter sua estrutura e funcionamento através dos seus atributos (e.g.,

atributos da vegetação, serapilheira e solo). Esses dois fatores desempenham um papel fundamental frente ao balanço de carbono e as mudanças climáticas e incluem processos relacionados à diversidade de espécies, limitação abiótica, característica fenológica e morfológica da vegetação, PPL, ciclagem de nutrientes na serapilheira e estabilização de carbono no solo. Isso porque o ciclo do carbono é determinado por processos ecológicos, como a PPL, decomposição (Decomp) e respiração (Res). As mudanças na biodiversidade (também referido como atributos da vegetação) e no uso do solo afetam a PPL diretamente e têm efeito no sequestro de carbono através de mudanças em processos que facilitam a decomposição de matéria orgânica (Figura 1).

No entanto, ainda existe muita incerteza sobre como a estrutura e o funcionamento relacionados aos atributos da vegetação e aos atributos perfil de serapilheira-solo modelam a estabilização do carbono do solo em florestas tropicais.

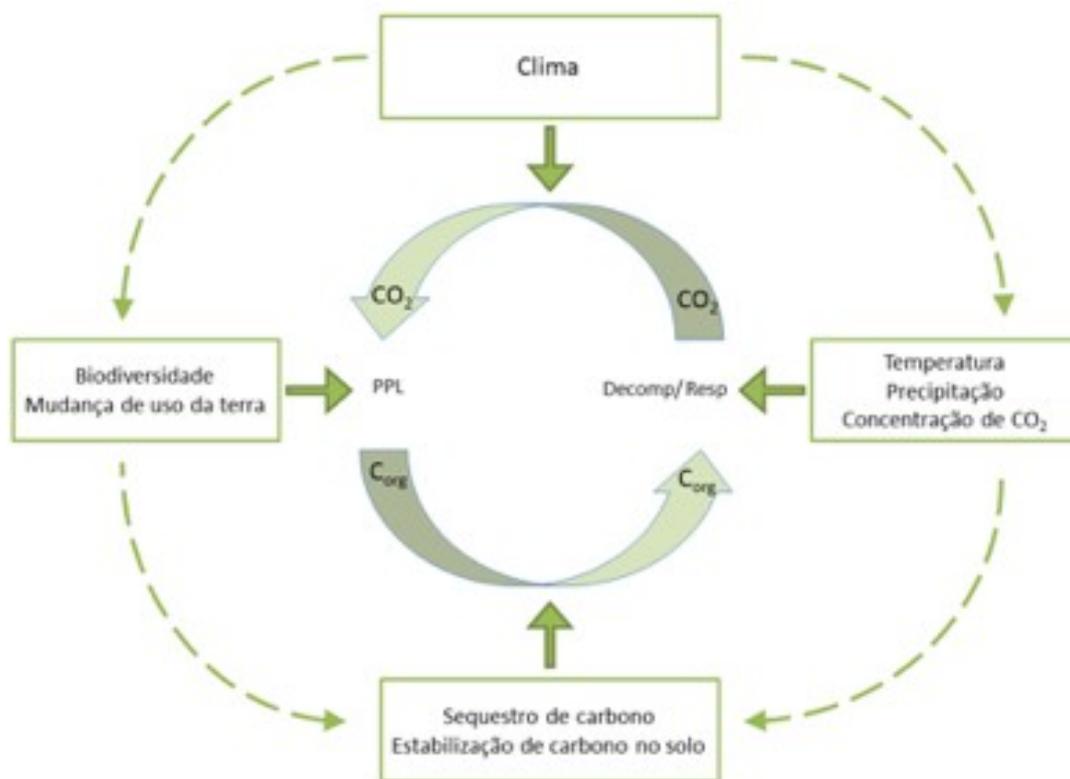


Figura 1: Modelo conceitual do ciclo florestal do carbono (setas grandes sólidas) e fatores externos (caixas e setas pontilhadas).

2. Referencial teórico

2.1 Atributos da vegetação no funcionamento florestal

2.1.1 Diversidade de espécies

A diversidade de espécies de um determinado local também é definida como a riqueza de espécies e é baseada no número de espécies por uma determinada área (PLA; CASANOVES; RIENZO, 2011), sendo muito utilizada para medir a diversidade de um local. Entretanto, autores e trabalhos mostram certas limitações na utilização da riqueza de espécies como um índice de diversidade, isto porque esta depende do tamanho amostral e da área que será amostrada, além disso, a riqueza de espécies considera espécies raras com o mesmo peso que espécies abundantes (CARSON; SCHNITZER, 2011).

Por esse motivo, outras formas de calcular a diversidade também vêm sendo usadas em florestas tropicais. Além da riqueza de espécies, foram desenvolvidas várias outras medidas para a diversidade de espécies que levam em conta a abundância, a área amostral e as espécies raras, tais como: o índice de Shannon-Wiener e o índice de rarefação (rarefied richness). A riqueza de espécies e os índices de Shannon e rarefação são os índices mais usados globalmente para os estudos de diversidade (CARDINALE et al., 2011; CASTRI, 1995; FINEGAN et al., 2015; FRASER et al., 2015; LOHBECK et al., 2013; NEWBOLD et al., 2015; PETCHEY; HECTOR; GASTON, 2004; RUIZ-BENITO et al., 2014), por isso foram escolhidos para essa tese, pois possibilitam a comparação de dados.

O índice de Shannon é amplamente utilizado e é muito útil em situações em que a comunidade inteira não pode ser inventariada. Este índice representa o número de espécies que seria esperado de se encontrar na comunidade se todas as espécies tivessem a mesma abundância, sendo sensível a quantidade de espécies raras e a abundância das espécies (HURLBERT, 1971). O índice de rarefação também é largamente utilizado e corresponde a uma amostragem aleatória dos indivíduos das áreas estudadas, a amostragem aleatória é realizada com um número mínimo de indivíduos, geralmente utilizando o número de indivíduos amostrados na menor área de estudo. Assim se elimina o fator do tamanho da área amostral e o peso de espécies

raras (PLA; CASANOVES; RIENZO, 2011). Daqui em diante, iremos nos referir à diversidade tendo como medida os três índices citados, sempre nos referindo à diversidade de espécies florestais.

A diversidade é um atributo da vegetação muito utilizado nos estudos ecológicos de ambientes tropicais. Nas últimas décadas a diversidade florestal tem sido associada tanto com outros atributos da vegetação quanto com a serapilheira-solo, em geral a diversidade tem sido associada ao aumento ou redução do ciclo do carbono na floresta (MOUJAHID et al., 2017; PYLE et al., 2008; WARDLE et al., 2004). Acredita-se que a redução da diversidade com a perda de espécies seja um dos principais impulsionadores das mudanças nas propriedades do ecossistema (CARDINALE et al., 2011), isso porque algumas teorias têm proposto que a diversidade afeta direta ou indiretamente o funcionamento ecossistêmico. A teoria da complementariedade de nichos prevê que uma alta diversidade de espécies deve aumentar a eficiência na utilização dos recursos pela comunidade de plantas, tendo como resultado um alto estoque de biomassa epígea e de sequestro de carbono (TILMAN, 1999). Complementarmente, a teoria da seguridade ecossistêmica (ou teoria temporal da complementariedade de nichos) prevê que a alta diversidade aumenta a assincronia da resposta das espécies às condições ambientais, que tem como resultado o aumento da estabilidade do funcionamento ecossistêmico em longo prazo (YACHI; LOREAU, 1999).

Diversas evidências têm sido publicadas mostrando o efeito da diversidade no funcionamento e propriedades ecossistêmicas. Por exemplo, a de que o aumento da diversidade aumenta significativamente a dinâmica microbiana do solo conforme estudo realizado por Lange et al., (2015) esses autores, utilizando um experimento de longo prazo em pastagem (i.e. grassland) mostrou que quando se aumenta a diversidade de espécies promove-se um aumento significativo na biomassa microbiana e na atividade de enzimas do solo, o aumento da diversidade de espécies também promoveu um “turnover” de raízes três vezes maior do que a área controle (i.e. área com apenas uma espécie). Lange et al. (2015) ainda mostraram que o aumento na biomassa microbiana e na atividade enzimática promoveu incremento de carbono no solo, quando comparado com área controle.

O efeito do aumento da diversidade não se dá apenas no solo. Poorter et al. (2015) mostraram que a diversidade tem efeito positivo significativo na biomassa epígea e estoque de carbono das plantas. Estudando mais de 2000 parcelas florestais, de 0.1 e 1ha, em 59 áreas distribuídas pela América central e Amazônia, os autores mostraram que o índice de diversidade rarefação foi o que melhor se correlacionou (73%) positivamente com a biomassa epígea. Entretanto, o efeito da diversidade e dos atributos estruturais na biomassa foram maiores nas parcelas espacialmente menores (0.1ha), as parcelas de 1ha não apresentaram a mesma associação para todas as variáveis (POORTER et al., 2015). Esse resultado foi corroborado por Grace et al. (2016) que estudaram modelos integrativos, de experimentos pelo globo, para associar o efeito da diversidade na a PPL. A diversidade de espécies apresentou um efeito positivo na produtividade primária, ou seja, o aumento da diversidade aumenta a biomassa epígea, entretanto, esse efeito só foi significativo em parcelas pequenas (0.1ha) e também apresentou associação com fatores abióticos como precipitação e fertilidade do solo (GRACE et al., 2016).

2.1.2 Traços funcionais (Functional traits)

Os traços funcionais são o segundo atributo da vegetação avaliado nessa tese. Os traços funcionais são características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas que são medidas no nível dos indivíduos de uma população (e.g. concentração de nitrogênio e fósforo da folha da árvore, tamanho da folha, peso da folha, dureza do tronco entre outros), essas características representam uma estratégia da espécie em adquirir e utilizar os recursos do meio ambiente a sua volta para o crescimento, sobrevivência e reprodução (VIOLLE et al., 2007). O traço funcional é uma característica mensurável da espécie vegetal que corresponde a uma resposta ao meio ambiente, por exemplo, a área específica foliar (i.e. área da folha dividida pela massa da folha) e a concentração de nitrogênio na folha são traços funcionais importantes para a absorção de luz e a capacidade fotossintética (PANDEY et al., 2015; WRIGHT et al., 2010). Existe hoje uma quantidade enorme de traços funcionais que podem ser utilizados (CHATURVEDI; RAGHUBANSHI; SINGH, 2011), cada um desses traços ou um conjunto deles se refere a uma determinada estratégia da espécie vegetal com seu ambiente.

Normalmente os traços funcionais são medidos no nível da espécie, porém, podem ser extrapolados para o nível da comunidade usando a abundância das espécies ou a área basal de uma determinada área (VIOLLE et al., 2007). Isso porque segundo Pla et al., (2011) as funções de um ecossistema são determinadas pelas características das espécies mais abundantes, já Grime (1998) postula que as espécies dominantes, que contribuem com 80% de toda a área basal da comunidade são as espécies que determinam as funções de um ecossistema. Assim quando os traços funcionais no nível da espécie são extrapolados para uma área (i.e., utilizando as espécies dominantes ou a área basal) para representar toda a comunidade, dizemos que os traços funcionais representam um peso médio da comunidade (community weight mean trait - CWM), e passamos então a utilizar os valores de CWM para as análises. Por exemplo, podemos medir no nível da espécie a dureza do tronco das espécies dominantes ou das espécies que somam 80% da área basal de uma determinada área (PLA; CASANOVES; RIENZO, 2011), em seguida extrapolar os valores para toda a comunidade estudada, e então, associar a dureza do tronco, agora extrapolada para toda a área, com a precipitação da área para ter uma ideia da tolerância à seca da comunidade em questão.

Diversos estudos mostram o efeito dos traços funcionais em diferentes atributos do ecossistema (KUNSTLER et al., 2016; LOHBECK et al., 2015; MANNING et al., 2015; PIETSCH et al., 2014). O foco da presente pesquisa está relacionado com o efeito dos traços funcionais no estoque de carbono do solo, esse efeito pode ser direto ou indireto. Por exemplo, um estudo global utilizando mais de 800 espécies em seis continentes mostrou que a taxa de decomposição da serapilheira é conduzida muito mais pelos traços funcionais das espécies do que pela variação do clima, ou seja, o grau de decomposição da serapilheira se correlacionou melhor com a percentagem de nitrogênio da folha verde do que com as características climáticas das áreas estudadas (CORNWELL et al., 2008). Entretanto, dos 66 experimentos de decomposição utilizados no estudo apenas cinco foram conduzidos nos trópicos.

É evidente a correlação entre as características químicas (carbono, nitrogênio e fósforo – C: N: P) das folhas senescentes com as características químicas da serapilheira (YUAN; CHEN, 2009). Ambientes tropicais apresentam folhas senescentes com um teor de nitrogênio maior e um teor de fósforo menor que

ambientes temperados, de maneira que essa razão (N: P) das folhas senescentes afeta as características químicas da serapilheira que por sua vez afetam a decomposição, tendo como resultado diferenças nos estoques de carbono do solo (FORNARA; TILMAN, 2008).

Os estoques de carbono também podem ser afetados indiretamente pelo uso do solo via mudança nos traços funcionais. Segundo Bakker et al. (2011) o uso do solo afeta os traços funcionais das espécies, isso porque alguns traços funcionais apresentam resposta bem rápida às mudanças ambientais, como a capacidade fotossintética que pode aumentar ou diminuir o teor de nitrogênio nas folhas e conseqüentemente pode afetar a qualidade da serapilheira quando a folha se desprende e alcança o solo (BAHAR et al., 2017; PANDEY et al., 2015).

2.1.3 Biomassa epígea – Aboveground biomass

A despeito da diversidade e dos traços funcionais, a biomassa epígea representa outro atributo da vegetação importante nas propriedades ecossistêmicas. Por exemplo, a área basal total ou a densidade de árvores em uma comunidade pode determinar fortemente o potencial de crescimento da floresta, embora de maneiras opostas. Por um lado, uma floresta densa apresenta mais indivíduos e biomassa epígea que podem contribuir para o crescimento, mas, por outro lado, uma floresta densa apresenta baixa disponibilidade de recursos, particularmente a luz, o que pode diminuir os estoques de biomassa epígea e carbono (SOLOMON; SHUGART, 2012).

A biomassa epígea é comumente estimada por árvore e em seguida somada para toda a área da parcela experimental, representando a quantidade de matéria orgânica fresca em um determinado tempo, é uma estimativa quantitativa de toda biomassa epígea adquirida pela floresta (ROSILLO-CALLE et al., 2015). Em alguns estudos se argumenta que a área foliar ou a massa foliar também devem ser incluídas nas estimativas de biomassa e que o acúmulo de biomassa epígea aumenta continuamente com a altura da árvore (STEPHENSON et al., 2014).

A biomassa epígea é particularmente importante nos estudos que contabilizam os estoques de carbono (BRIENEN et al., 2015; POORTER et al., 2015, 2016), isso porque aproximadamente metade da biomassa epígea é constituída de carbono (SOLOMON; SHUGART, 2012). Adicionalmente, a biomassa epígea tem forte

influência nas propriedades e funcionamento de um ecossistema, de acordo com Grime (1998) três grupos de espécies podem ser identificadas por contribuir para a performance da comunidade: dominantes, subordinadas e as transientes, entretanto a biomassa epígea total das espécies dominantes são as mais importantes por determinarem certas propriedades e funções do ecossistema como: produtividade sequestra de carbono, ciclo de nutrientes, qualidade da serapilheira, resistência e resiliência. Essa ideia é conhecida como a hipótese da razão de massa – mass ratio hypothesis (GRIME, 1998) e sustenta que a biomassa epígea está fortemente associada às propriedades e funções de um ecossistema.

Igualmente, a biomassa epígea apresenta um efeito no estoque de carbono do solo que é evidenciado pelo “turnover” de raízes (MATAMALA et al., 2003). Isso porque o crescimento florestal tanto em biomassa quando em altura é acompanhado por um crescimento e “turnover” de raízes. Segundo Matamala et al. (2003) a contribuição do crescimento de raízes para a produção primária líquida é entre 33 – 67% para espécies temperadas, podendo ser maior em espécies tropicais. Essa contribuição é importante para a adição direta de material orgânico abaixo do solo, mas também porque a região do solo em contato com o crescimento de raízes está associada à liberação de exsudados (WASAKI et al., 2005), colonização micorrízica (READ; PEREZ-MORENO, 2003) e atividade de diversas enzimas e microrganismos do solo (CALDWELL, 2005). Todas essas associações apresentam potencial de sequestro de carbono no solo.

2.2 Atributos do perfil serapilheira-solo no funcionamento florestal

2.2.1 Formas de húmus

Dentro de um ecossistema florestal a camada de folhas depositada na superfície do solo, chamada de serapilheira, exerce forte influência nos processos de ciclagem de nutrientes, nas funções e na estrutura do ecossistema (PONGE, 2013) e é onde vive boa parte da biota (KLINKA; WANG; CARTER, 1990). Contudo, essa camada de folhas depositadas pode ser analisada como um todo, o que não permite inferências sobre os padrões de sua estrutura, ou pode ser analisada sobre a perspectiva das formas de húmus, que em última instância permite fazer associações com diversas outras características do ecossistema (PONGE, 2003).

O conceito de formas de húmus engloba qualquer tipo de solo, seus horizontes superficiais e o material sobreposto a ele, formado por necromassa, sobretudo de origem vegetal (BRETHES et al., 1995). As formas de húmus representam várias camadas de matéria orgânica superficial sobrepostas, que coincidem com uma sequência dos mecanismos de decomposição. Essas camadas podem estar presentes recobrando o primeiro horizonte orgânico-mineral do solo (Ai, Ae), que, por sua vez, terão suas singularidades fortemente influenciadas pela matéria orgânica superficial (BRETHES et al., 1995). A classificação e estudo da gênese das formas de húmus, exibem forte caráter multidisciplinar, que envolve pedologia, biologia, geologia, geomorfologia e climatologia apresentando clara orientação para gestão da biodiversidade e conservação de ecossistemas e paisagens (GARAY, 2001).

Desta maneira, as formas de húmus compreendem camadas da serapilheira que abrangem desde folhas mortas íntegras com poucos sinais visíveis de degradação (camada OL), restos orgânicos de índole diversa, mas essencialmente fragmentos foliares (camada OF), até material orgânico < 2 mm de coprólitos, altamente degradado (camada Ah), progressivamente misturado ou não ao solo mineral (horizonte A) (KINDEL; GARAY, 2002; ZANELLA et al., 2017a). Adicionalmente, quando a velocidade de decomposição da matéria orgânica é rápida nem todas as camadas estão presentes. A estrutura das formas de húmus, ou seja, os estoques nas camadas OL, OF, OH e Ah são classificadas de acordo com a estrutura macromorfológica (ZANELLA; PONGE; BRIONES, 2017) em no mínimo três classes básicas: Mull, Moder e Dysmoder (i.e. menor, média e maior estrutura de camadas) que em última instância correspondem às variações na velocidade de decomposição e a diferentes tipos de ecossistemas florestais

De acordo com Ponge (2013) as formas de húmus desempenham um papel central na funcionalidade dos ecossistemas, por se situarem na interface da produção de material decíduo e da decomposição foliar em ecossistemas terrestres, refletindo assim diversos processos geobiofísicos. As investigações sobre formas de húmus em ambientes temperados já relacionaram a predominância de tipos de organismos do solo com a estrutura das camadas das formas de húmus. Ponge (2003) mostrou que a riqueza zoológica de invertebrados, tanto macro quanto meso-fauna, está associada com gradiente altitudinal em florestas de Faia (beech) da Bélgica, que por sua vez está

associado com formas de húmus do tipo Moder. Quando se avaliou a densidade de minhocas (e.g. enchytraeid e lumbricid) entre dois tipos de formas de húmus (i.e. Mull e Moder) observou uma predominância das espécies com as formas de húmus do tipo Mull (PONGE, 2003).

As formas de húmus também já foram utilizadas para comparar a mudança na comunidade microbiana ao longo de uma cronosequência de 130 anos de uma floresta temperada (*Fagus sylvatica*). Trap et al. (TRAP et al., 2011a) mostraram que a diversidade funcional de bactérias heterotróficas é maior nas camadas OL e OF em florestas mais antigas (130 anos). Foram encontradas correlações significativas entre a estrutura das formas de húmus e variáveis microbiológicas, especialmente biomassa microbiana. Os resultados mostraram que o aumento na biomassa microbiana nas camadas OF e OH e o aumento da diversidade funcional das bactérias acompanharam a maturação da floresta (TRAP et al., 2011b). Trap, et al (2012) sugerem que existe um duplo controle das relações ecológicas, tanto das características do solo quanto das camadas orgânicas das formas de húmus, entretanto, aponta que as características químicas das folhas depositadas no solo são mais importantes em explicar a variabilidade das formas de húmus ao longo do crescimento da floresta. Contudo, pouco se sabe sobre qual a extensão de cada compartimento (i.e. camadas orgânicas e organominerais) e a relação entre um e outro compartimento durante o crescimento florestal, principalmente em ambientes tropicais onde a diversidade de espécies é muito maior, sobretudo de espécies leguminosas.

Os tipos de formas de húmus já foram associados aos atributos químico-físicos do solo, Ponge e Chevalier (2006) correlacionaram um índice de formas de húmus proposto, baseado na presença e/ou ausência de camadas, com variáveis químicas do solo, mostrando que a capacidade de troca de cátions e a acidez trocável se correlacionaram positivamente com a espessura e presença de determinadas camadas das formas de húmus. Perfis de formas de húmus do tipo Dysmoder apresentaram maiores valores para os atributos em relação a formas de húmus do tipo Mull (PONGE; CHEVALIER, 2006).

Assumindo que às formas de húmus refletem os processos que afetam a decomposição (PONGE, 2011), diferenças nas formas de húmus podem ser associadas ao corte seletivo de árvores e ao efeito de borda (ABDULLAH;

NAKAGOSHI, 2007; BRAGAGNOLO et al., 2007), uso do solo (SEEBER; SEEBER, 2005; WAKEEL et al., 2005) e perturbações humanas no interior de fragmentos (CESÁRIO et al., 2015) pois são fatores que afetam os mecanismos da decomposição.

Em ambientes tropicais, apesar da escassez de estudos, trabalhos evidenciam que borda de fragmentos florestais promovem alteração no processo decomposição da serapilheira e diversidade de fauna (DIDHAM, 1998), essas alterações podem levar a distúrbios nas camadas das formas de húmus. Laurance et al. (2011) evidenciaram em fragmentos de floresta Amazônica com 32 anos de investigação, que os efeitos da fragmentação tiveram impacto não somente na estrutura das comunidades vegetais, mas também no processo de decomposição e nas formas de húmus.

As formas de húmus também contribuem para diagnosticar a sucessão florestal e áreas em recuperação. Loranger et al. (2003) evidenciaram acúmulo nas estruturas das formas de húmus em florestas tropicais secundárias quando comparadas com florestas naturais, o mesmo acontecendo com áreas mineradas em recuperação (PARROTA; KNOWLES, 2003). Essa acumulação de serapilheira indica um colapso no processo de decomposição dos resíduos orgânicos, e por consequência, na incorporação e estabilização do carbono (C) no solo (STOCKMANN et al., 2013) (STOCKMANN et al., 2013), que pode levar a impactos nas mudanças climáticas (LAL, 2004).

Em solos tropicais, segundo Kindel e Garay (2002), os primeiros centímetros do solo (0-3cm) podem apresentar uma coloração escura, com significativa quantidade de raízes, formando uma transição entre as camadas inteiramente orgânicas do topo do solo e o primeiro horizonte pedológico orgânico-mineral (A). Esta transição parece ser típica de solos tropicais florestais onde a mistura da necromassa pela fauna do solo é intensa e os mecanismos de decomposição e ciclagem de nutrientes são superficiais.

Por conseguinte, a aplicação das formas de húmus em diferentes perspectivas das relações ecológicas em sistemas florestais se apresenta como uma metodologia aplicável a amplos ambientes com resultados importantes para as relações ecológicas, mudança climática, sequestro de carbono e gestão da paisagem.

2.2.2 Atividade enzimática do solo

Enzimas são substâncias proteicas produzidas biologicamente, que possuem ativação específica com determinados substratos causando mudanças na configuração eletrônica em certas ligações químicas (CALDWELL, 2005). Na nutrição das plantas, o papel da enzima não pode ser substituído por nenhuma outra substância e sua função é bastante sistemática em solubilizar e dissolver compostos necessários em formas iônicas para a absorção vegetal (BURNS et al., 2013).

As enzimas são a chave para a compreensão dos processos bioquímicos que ocorrem no solo e do papel do solo no ciclo global do carbono (BURNS; DICK, 2002), isso porque as enzimas desempenham um papel fundamental na decomposição da matéria orgânica (ALLISON; VITOUSEK, 2004). Além disso, as enzimas podem estar ativas tanto nos organismos vivos do solo quanto independentemente como proteínas extracelulares, excretadas por raízes e fungos, podendo persistir por semanas a meses no solo (SHUKLA; VARMA, 2010). Essas enzimas são constantemente sintetizadas, acumuladas, inativadas ou decompostas no solo, dessa maneira são importantes também para o ciclo de nutrientes do solo (BURNS et al., 2013).

Nesse sentido, um melhor entendimento do comportamento enzimático no solo é crucial para prover informações sobre a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas. Isso porque a atividade enzimática é de fácil mensuração e apresenta uma resposta sensível às práticas de manejo do solo (CALDWELL, 2005), podendo ser responsável pela mineralização ou imobilização de determinados nutrientes do solo (e.g. nitrogênio e fósforo) (LUO; MENG; GU, 2017). Contudo a imobilização dependerá da matriz físico-química do solo (e.g., óxidos de ferro ou alumínio e teor de argila), levando a uma interação mais complexa da atividade enzimática com o carbono do solo (BURNS et al., 2013).

Estudos recentes, mostram que os processos enzimáticos relacionados ao ciclo do carbono e nitrogênio que ocorrem na serapilheira e solo podem influenciar múltiplos mecanismos relacionados à quebra da matéria orgânica do solo (WARING, 2013). Esses mecanismos têm como resultado a mineralização ou a humificação do carbono e nitrogênio, que contribuem para os estoques de carbono do solo e as mudanças climáticas (KANDELER et al., 2006). Ainda, com relação à ciclagem de

nutrientes, as enzimas têm papel fundamental em ambientes que apresentam limitações de nutrientes, como é o caso do fósforo em ambientes tropicais (VITOUSEK; SANFORD, 1986). Nesses ambientes dependendo da classe de solo o fósforo pode ser extremamente limitante, especialmente em ambientes como a floresta Amazônica (QUESADA et al., 2009, 2010), reiterando a importância da atividade enzimática na mineralização do fósforo orgânico. Estudos mostram que 85% do fósforo ciclado em ambientes tropicais é orgânico (MARGALEF et al., 2017), uma vez que a fração mineral do fósforo é limitada e geralmente se encontra de forma adsorvida na fração física do solo (VINCENT; TURNER; TANNER, 2010).

A atividade enzimática também está associada à degradação da serapilheira, existe uma clara associação positiva entre a qualidade da serapilheira e a atividade enzimática (GARCÍA-PALACIOS et al., 2013). No geral, quando a serapilheira apresenta características químicas que dificultam a decomposição, isto é alta relação C: N ou C: P (i.e., recalcitrante) a atividade enzimática é maior em relação à serapilheira com características químicas que facilitam a decomposição, isto é com baixa relação C: N ou C: P (i.e., lábil) (BURNS et al., 2013). Entretanto, estudos relacionados à velocidade de decomposição que utilizam experimentos de perda de massa (i.e., litter bags) mostraram que uma ampla variação nas relações C: N e C: P de diferentes serapilheiras não foi capaz de explicar a variação na atividade enzimática (WARING, 2013). Essa fraca relação entre qualidade da serapilheira e taxas de decomposição sugere que os nutrientes não apresentam controle sobre o crescimento microbiano, entretanto esses estudos são em sua maioria laboratoriais.

2.2.3 Matéria orgânica do solo

A matéria orgânica (MO) ou matéria orgânica do solo (MOS) é um atributo dos ecossistemas bastante estudado nas ciências ambientais (BERG; MCCLAUGHERTY, 2003; COTRUFO et al., 2013; JANZEN, 2004; KIRKBY et al., 2011; LAL, 2004, 2005; NGO et al., 2013; PAN et al., 2011; SOHI et al., 2001). Assim, nesse referencial teórico apenas os aspectos gerais da MOS e aqueles relacionados à estabilização ou emissão do carbono via CO₂ serão abordados.

A MOS, embora represente uma pequena parte dos solos minerais, desempenha um papel importante na produtividade e na característica dos solos

(MILNE et al., 2015). A MOS serve como recurso para bactérias e fungos do solo, que são responsáveis pela conversão de materiais orgânicos complexos em substâncias simples facilmente utilizadas pelas plantas (MANZONI; PORPORATO, 2009), permitindo o crescimento. Os produtos intermediários da decomposição da MO ajudam a aumentar a condição física ou friabilidade do solo (HILLEL, 2003), assim como, a adição de MO também melhora as características químicas do solo (MILNE et al., 2015). Mais ainda, em associação com argila, ferro, alumínio, cálcio entre outros, a MO ajuda a formar agregados de partículas do solo que apresentam estruturas complexas e servem como proteção física para o carbono do solo (DENEFF et al., 2001, 2007). A MOS consiste principalmente em restos de plantas, resíduos de microrganismos e vários produtos em decomposição (SWIFT; HEAL; ANDERSON, 1979). A MO contém a maioria dos elementos minerais encontrados no material de sua origem (CHERTOV; KOMAROV, 2013), que no caso de ambientes florestais são notadamente as folhas das árvores. A MO pode ocorrer de forma reconhecível sobreposta ao solo, entretanto, em estágios avançados de decomposição compreende uma substância coloidal complexa, bastante estável, amorfa, chamada de húmus (COTRUFO et al., 2015; JANZEN, 2004). Quimicamente a MOS representa uma mistura de produtos de carboidratos, proteínas, gorduras, resinas, cera e outras substâncias similares decompostas ou alteradas (STOCKMANN et al., 2013). Estes compostos complexos são gradualmente decompostos e mineralizados por organismos do solo em dióxido de carbono (CO₂), água, ácidos orgânicos, metano, nitrogênio e fósforo livre, dependendo da composição química inicial da MO (SWIFT; HEAL; ANDERSON, 1979).

Existe hoje uma discussão acerca do conceito de húmus e da teoria de que apenas materiais recalcitrantes formariam húmus mais estável. Estudos pretéritos hipotetizavam que o húmus seria um material complexo, aromático, amorfo e de difícil degradação pelos microrganismos, por isso apresentaria um tempo maior de residência no solo e ficaria mais “estável” (i.e. não seria emitido como CO₂) (SWIFT; HEAL; ANDERSON, 1979). Adicionalmente, ainda é recorrente a ideia de que materiais mais recalcitrantes (i.e. alta C: N) favorecem a formação de húmus, em detrimento de materiais mais lábeis, de fácil degradação (HARTEMINK; MCSWEENEY, 2014).

Entretanto, pesquisas recentes fazem duras críticas a esse modelo de humificação (COTRUFO et al., 2013; LEHMANN; KLEBER, 2015). Primeiro, a natureza da matéria orgânica “humificada” ainda não foi descrita, isto é, mesmo com as técnicas espectroscópicas e de radiocarbono recentes ainda não foi possível desenhar a estrutura de uma substância húmica (LEHMANN; KLEBER, 2015). Mais ainda, a ideia de uma matéria orgânica humificada mais ou menos inerte à decomposição parece contraproducente, uma vez que a matéria orgânica do solo apresenta benefícios quando se decompõe e libera energia e nutrientes. Lehmann e Kleber (2015) propõem um modelo para a matéria orgânica do solo chamado “soil continuum model – SCM”. Os autores argumentam que a matéria orgânica seria uma continuidade de diferentes materiais com diferentes graus de decomposição, e que a evolução para uma substância húmica não existe (LEHMANN; KLEBER, 2015). Esse modelo não requer que tenhamos uma geração de um material recalcitrante pela microbiota ou fatores abióticos através da formação de compostos orgânicos específicos, e dá mais ênfase ao arranjo espacial da matéria orgânica no solo e no controle ambiental como temperatura, umidade e mineralogia.

Estudos mostram que os materiais recalcitrantes não são os maiores responsáveis pela formação da matéria orgânica estável como se pensava anteriormente. Na verdade, materiais lábeis com baixo conteúdo de lignina e compostos não estruturais são os primeiros responsáveis por diversas ligações iônicas capazes de estabilizar a matéria orgânica na fase mineral (COTRUFO et al., 2015). Em consonância com o modelo SCM (LEHMANN; KLEBER, 2015), Cotrufo et al. (2013) propõem que a matéria orgânica não é formada nem estabilizada exclusivamente por compostos recalcitrantes, mas ainda, que a matéria orgânica é uma mistura de materiais lábeis e recalcitrantes, e que sua estabilização está muito mais relacionada com o balanço entre a capacidade dos microrganismos e do meio abiótico (e.g. temperatura) em degradar esses compostos com a capacidade da matriz do solo (e.g. textura, agregação) em protegê-los (COTRUFO et al., 2013).

Dessa maneira, estudos têm mostrado os efeitos da ação microbiana, fatores do solo, e até das mudanças climáticas na estabilização da matéria orgânica do solo. Por exemplo, Davidson e Janssens (2006) mostraram uma sensibilidade do solo em emitir CO₂ para a atmosfera com o aumento da temperatura, que se deve à diversidade

de compostos orgânicos presentes no solo e suas propriedades cinéticas que são diferentemente suscetíveis à degradação microbiana. Zimmermann e Bird (2012), utilizando o valor Q10, que é um parâmetro que mede a resposta de sistemas biológicos ao aumento de 10° C da temperatura, analisaram a respiração do solo (i.e., fluxo CO₂) em um gradiente altitudinal em floresta tropical e mostraram que a decomposição se associou com parâmetro Q10 e que houve diferença na mineralização do carbono entre a matéria orgânica particulada (i.e., fração leve da matéria orgânica) e a matéria orgânica associada à fração mineral (i.e., fração pesada). Similarmente, Gholz et.al (2000) demonstraram em um experimento de longa duração utilizando litter bags diferenças entre a decomposição de folhas e raízes e a associação com os parâmetros Q10. Assim, o solo é afetado pelo incremento da temperatura que altera as taxas de decomposição, desestabilizando a matéria orgânica, podendo gerar grandes perdas de carbono (CO₂) para atmosfera (CROWTHER et al., 2016).

3. Questões e hipóteses

Esta tese focou principalmente nos aspectos ecológicos florestais, visando entender como a exploração florestal afeta a dinâmica ecossistêmica (e.g., diversidade, ciclagem de nutrientes, estoque de carbono entre outros) da floresta e como os atributos da serapilheira-solo e vegetação determinam os estoques de carbono no solo. As questões específicas são:

1. A exploração florestal de longo prazo afeta as propriedades e funcionamento ecossistêmico da floresta?
2. Atributos da vegetação associados aos atributos da serapilheira-solo afetam os estoques de carbono do solo? (Hipótese da integração ecossistêmica)
3. Quais são as relações entre as formas de húmus, as características abióticas e bióticas do solo que afetam o estoque de carbono do solo?

As hipóteses correspondentes a estas questões são:

Nessa tese se entende como propriedades ecossistêmicas os atributos da vegetação e da serapilheira-solo que possibilitam a manutenção do funcionamento florestal. Qualquer alteração em algum desses atributos ou em um conjunto de atributos implicam a alteração do funcionamento florestal. Em primeiro lugar espera-

se que a exploração florestal não afete a diversidade de espécies. Isso porque a alta diversidade de espécies pode aumentar a eficiência na utilização de recursos pela comunidade de plantas devido à complementariedade de nichos ou facilitação entre espécies (POORTER et al., 2015; TILMAN, 1999). Segundo, espera-se que a exploração controlada (RIL) não reduza significativamente a biomassa epígea possibilitando que a biomassa restante mantenha as propriedades do ecossistema, de acordo com a teoria da razão de massa (GRIME, 1998). Em terceiro lugar com relação aos atributos da serapilheira-solo, espera-se que a exploração florestal altere as características químicas da serapilheira (i.e., formas de húmus). Isso porque a área explorada favorece o recrutamento de novas espécies com input de material decíduo mais lábil em comparação à floresta controle mais antiga. Por fim, espera-se que as características químicas do solo das áreas exploradas devem apresentar uma diminuição nos atributos químicos em comparação à área controle. Isso devido a uma redução no processo de decomposição e/ou o requerimento de nutrientes pelo recrutamento de novos indivíduos.

Espera-se que os atributos da vegetação influenciem os atributos da serapilheira determinando os estoques de carbono no solo. Espera-se que: (i) os traços funcionais (i.e., teor de nitrogênio e fósforo nas folhas) aumentem o estoque de biomassa epígea (BAKER et al., 2009; POORTER; BONGERS, 2006) através de capacidades fotossintéticas (BAHAR et al., 2017). O aumento na biomassa epígea pode resultar em um “turnover” de raízes que proporciona uma adição de carbono no solo; (ii) o aumento da biomassa epígea com o consecutivo “turnover” de raízes também afete a atividade microbiana devido ao crescimento radicular (MARGALEF et al., 2017) e a atividade microbiana por sua vez pode aumentar ou diminuir o estoque de carbono no solo (LUO; MENG; GU, 2017); (iii) As características químicas dos traços funcionais afete a qualidade química da serapilheira, que por sua vez pode acelerar ou desacelerar a decomposição, aumentando ou diminuindo os estoques de carbono; (iv) o teor de argila do solo aumente a complexação da atividade enzimática com o carbono na matriz mineral do solo, favorecendo a proteção do carbono e aumentando os estoques de carbono no solo.

Espera-se que as camadas das formas de húmus em estágios mais avançados de decomposição favoreçam o aumento do estoque de carbono do solo. Isso se deve à

facilidade de materiais orgânicos particulados serem incorporados à matriz do solo (COTRUFO et al., 2013). No mesmo sentido, espera-se que a proteção física dos agregados afete positivamente os estoques de carbono do solo. Pois o bloqueio físico impede o acesso da microbiota ao carbono desfavorecendo a degradação via CO₂.

4. Operacionalização da pesquisa

4.1 Área de estudo

A pesquisa foi conduzida na floresta nacional de Tapajós (FLONA-Tapajós), uma floresta nacional com 544.927 hectares (ha) e distante 83 km ao sul da cidade de Santarém, Estado do Pará, Brasil (2° 45' a 4° 10' S e 54° 45' a 55° 30' O). A figura 2 mostra a localização da FLONA, as unidades de conservação mais próximas e as principais drenagens. A FLONA apresenta limite norte com o paralelo que cruza o km 50 da Rodovia Cuiabá-Santarém (BR 163); ao sul com a Rodovia Transamazônica e os rios Cupari e Cuparaitinga ou Santa Cruz; a leste com a Rodovia Cuiabá-Santarém (BR 163); e a oeste com o Rio Tapajós.

Dentro dos limites da FLONA Tapajós existem diferentes projetos de pesquisa, um importante é o Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia – LBA. O LBA é fruto de uma cooperação científica internacional envolvendo os Estados Unidos, a União Europeia e os demais países Amazônicos e foi concebido com o intuito de agregar esforços científicos para entender as consequências das ações antropogênicas na floresta tropical amazônica e buscar meios para atenuar os impactos decorrentes das alterações no meio ambiente. O projeto LBA definiu seis áreas temáticas de pesquisa: (i) sistema físico-químico climático; (ii) química atmosférica; (iii) armazenamento e trocas de carbono; (iv) biogeoquímica: gases-traço e nutriente; (v) hidrologia superficial e química da água; (vi) usos da terra/cobertura vegetal. No Brasil, as atividades de pesquisa foram conduzidas nos estados do Acre, Rondônia, Amazonas, Pará, Mato Grosso, Tocantins e Distrito Federal. De 119 projetos registrados em abril de 2004, a região de Santarém reunia 54 projetos, colocando a FLONA do Tapajós como um dos principais polos de pesquisa do LBA.

No interior da FLONA o projeto LBA estabeleceu em 1998 duas bases de pesquisa chamadas de quilômetros 67 e 117 (i.e., km 67 e km 117). Neste estudo o km

117 foi renomeado para km 114 por conveniência local. Assim sendo este estudo trabalhou com as duas bases do projeto LBA, daqui em diante chamadas de km 67 e km 114. A figura 3 mostra a localização das bases de pesquisa estudadas dentro da FLONA, na figura é possível visualizar a hidrografia local e a posição das bases de pesquisa dentro da FLONA ao longo da Rodovia BR 163.

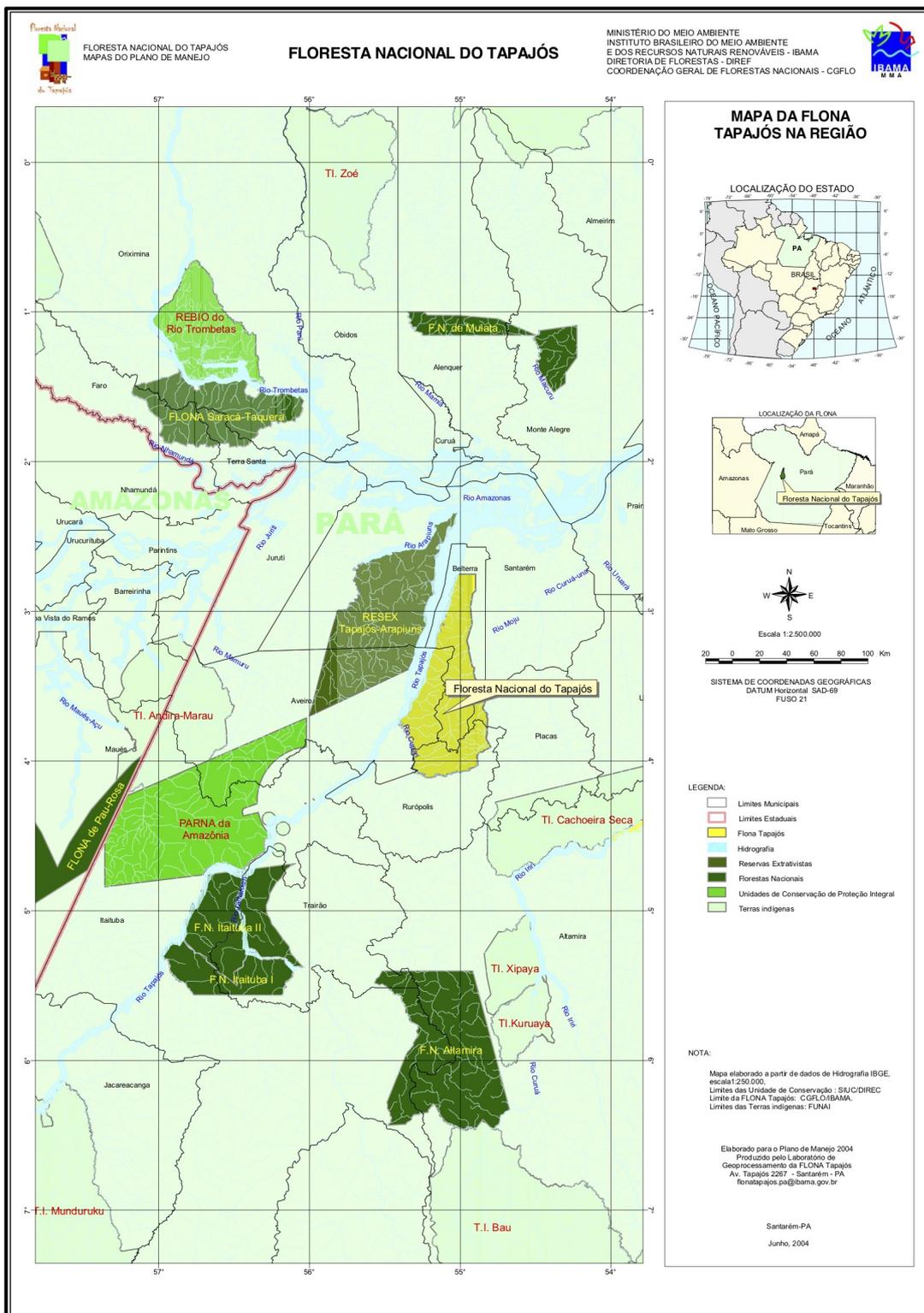


Figura 2: Localização da FLONA Tapajós e unidades de preservação próximas

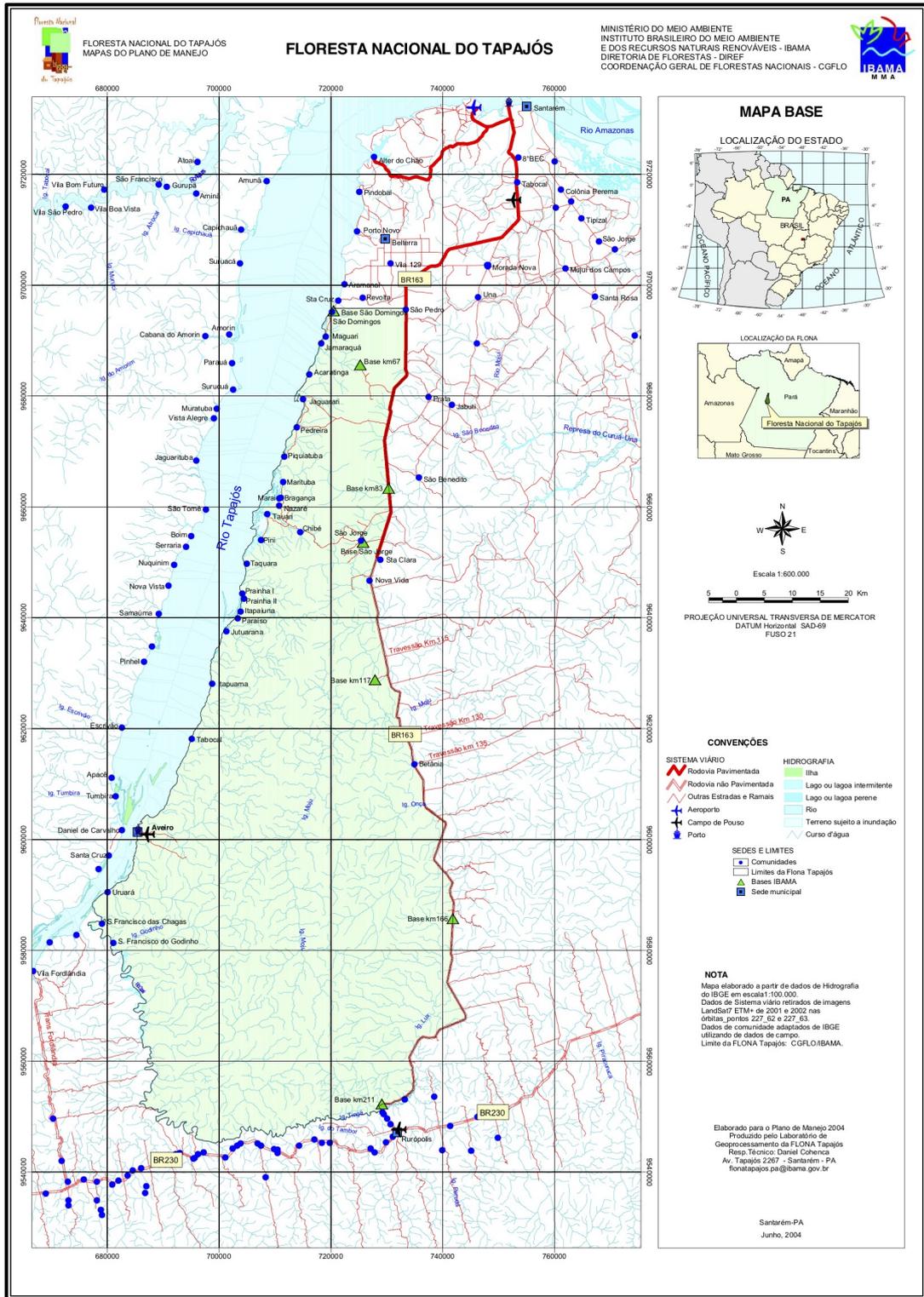


Figura 3: Bases de pesquisa estudadas e rede hidrográfica local

Tanto o km 67 quanto o 114 são monitorados pela Embrapa Amazônia Oriental (CPATU) desde a década de 80, a área total dessas bases de pesquisa é de 270 ha. Ambas as áreas de pesquisa estão situadas em áreas de terra firme que é um ecossistema tropical caracterizado pela floresta ombrófila densa também conhecida como floresta equatorial úmida (MARTINS; CAVARARO, 2012).

Diversas pesquisas relacionadas as temáticas do LBA foram realizadas nas bases km 67 e 114. Uma das pesquisas realizadas consiste na exploração de madeira comercial utilizando técnicas de baixo impacto – RIL (SIST; FERREIRA, 2007), para o monitoramento do balanço de espécies, biomassa epígea e diversidade. A exploração de madeira utilizando a técnica RIL consiste na remoção de árvores de dois diâmetros (DAP) específicos: > 45 e > 55 cm. A remoção respeita um volume máximo de $72 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ de madeira explorado, o que significa aproximadamente à remoção de 4 a 6 árvores por hectare. Além disso, apenas árvores com valor comercial são exploradas, e as espécies mais comuns são: *Manilkara huberi* Ducke (Massaranduba); *Hymenaea courbaril* L (Jatobá); *Astronium lecointei* Ducke (Aroeira); *Parkia pendula* (Angelim vermelho); *Couratari oblongifolia* Ducke (Tauari amarelo) e *Pouteria bilocularis* spp (Goiabão).

Ambos os km 67 e 144 tiveram suas áreas submetidas ao experimento de remoção de árvores utilizando técnicas de RIL. O experimento usando RIL foi estabelecido em 1981 e um total de 114 parcelas permanentes de 0,25 ha (50 x 50 m) foram distribuídas aleatoriamente sobre as áreas (i.e., Km 67 e 114). Cada parcela foi dividida em 25 subparcelas de 10 x 10 m (0.01ha) para permitir um melhor controle das medidas (SILVA; DE CARVALHO; LOPES, 1985). Antes da remoção das árvores utilizando técnicas de RIL, todas as árvores com ≥ 5 cm de diâmetro foram inventariadas e a densidade do tronco mensurada pela Embrapa CPATU em todas as parcelas permanentes (SILVA; DE CARVALHO; LOPES, 1985), sendo desde 1981, re-inventariadas a cada cinco anos.

4.2 Desenho experimental

Em 2014 as parcelas permanentes das bases 67 e 114 foram utilizadas para este estudo, foram utilizadas parcelas permanentes submetidas ao corte de árvore com os diâmetros de 45 e 55 cm e áreas controle, que não foram submetidas a nenhum tipo

de exploração, ao menos desde 1920 (SIST; FERREIRA, 2007). As áreas submetidas à exploração de árvores e a área controle compreendem neste estudo os tratamentos da pesquisa.

O km 67 apresenta um total de 30 parcelas instaladas e monitoradas para cada tratamento, contudo para este estudo foram selecionadas aleatoriamente 10 parcelas nos tratamentos com DAP >45 e > 55 cm e 6 parcelas no tratamento controle. Já o km 114 apresenta um total de 12 parcelas para cada tratamento, porém para esse estudo foram selecionadas aleatoriamente 6 parcelas em cada tratamento. No total foram avaliadas 26 parcelas no km 67 e 18 parcelas no km 114, somando 44 parcelas avaliadas neste estudo. Em ambos os locais (i.e., km 67 e 144) todas as parcelas com os tratamentos de DAP > 45 e >55 cm foram exploradas utilizando RIL (SIST; FERREIRA, 2007). A Tabela 1 mostra uma síntese das parcelas estudadas, área total do experimento e tratamentos utilizados neste estudo.

Tabela 1: Síntese do desenho experimental

Tratamentos	Diâmetro (cm) explorado em 1982	Nº total de Parcelas	Nº de Parcelas amostradas	Área total do experimento (ha)
Km 67				
Diâmetro 45	>45	30	10	39
Diâmetro 55	>55	30	10	29
Controle	-	30	6	30
Km 114				
Diâmetro 45	>45	12	6	36
Diâmetro 55	>55	12	6	36
Controle	-	12	6	36

Resumindo, cada local (i.e., km 67 e 114) apresenta 3 tratamentos, duas explorações com diâmetros diferentes (i.e., DAP > 45 e > 55 cm) e uma área controle, sem exploração (Tabela 1).

Para realizar as análises deste estudo a parcela permanente (50x50m) subdividida em 25 subparcelas (10 x10m) foi amostrada de forma diferenciada: (i) as

mensurações das variáveis relacionadas aos atributos da vegetação foram realizadas usando a área total da parcela (i.e. 0,25ha); (ii) as mensurações dos atributos da serapilheira-solo foram realizadas usando quatro subparcelas centrais 7, 9, 17, 19 destacadas na cor cinza na figura 4, acreditamos que essas subparcelas representam variabilidade de toda a parcela de 0,25ha. A figura 4 mostra o desenho esquemático da distribuição da parcela para as mensurações dos atributos da vegetação e da serapilheira-solo, que serão detalhados nos próximos itens.

1	6	11	16	21
2	7	12	17	22
3	8	13	18	23
4	9	14	19	24
5	10	15	20	25

Figura 4: Desenho esquemático da parcela de estudo

4.3 Características ambientais das áreas de estudo.

Esta seção apresenta as características ambientais gerais. A descrição das características ambientais da FLONA Tapajós tem por base as informações produzidas pelo Projeto Radambrasil e pelo plano de manejo da FLONA.

4.3.1 Clima

O clima das áreas de estudo é classificado como Ami no sistema Köppen, ou seja, tropical úmido com variação térmica anual inferior a 5° C. No sistema Gaussen, o clima é classificado como Xeroquimênico, apresentando temperaturas mais baixas superiores a 15° C e um período seco de até 40 dias.

Dados climáticos das estações pluviométricas coletados no município de Belterra registraram temperatura média anual de 25,5° C, com máxima de 30,6° C e mínima de 21,0° C como mostra a figura 5. A variação térmica durante o ano é inferior a 3° C e a evapotranspiração média registrada no período de 1998 a 2003 foi de 122 mm, com os maiores valores registrados no período de outubro a janeiro como mostra a figura 6.

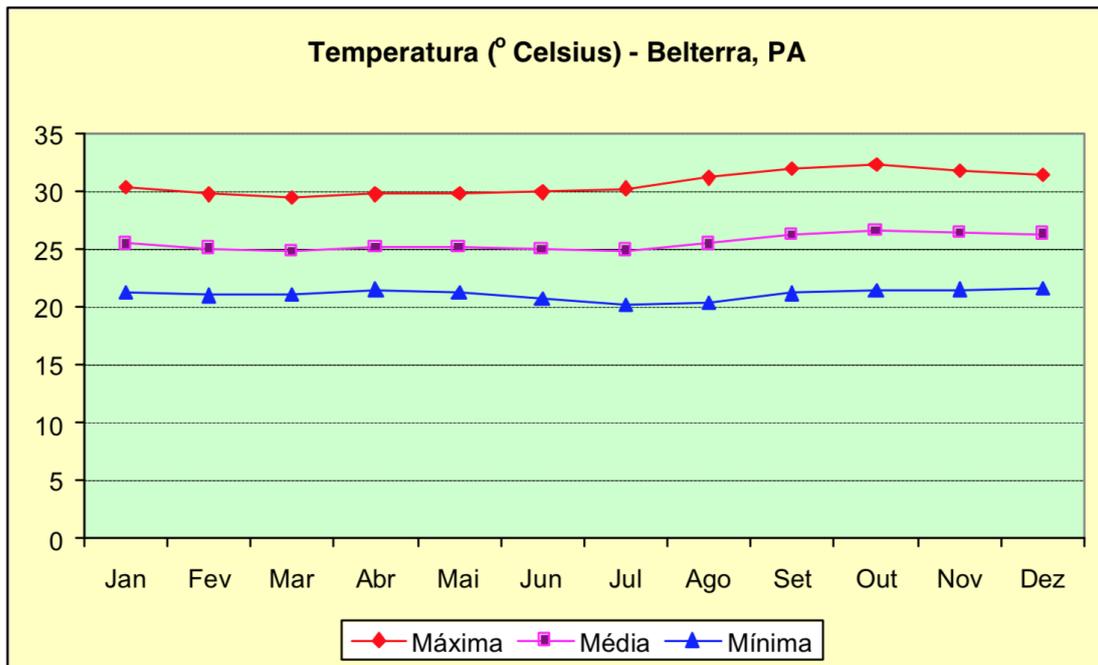


Figura 5: Médias mensais para o período de 1988 a 2003 registrada na estação climatológica de Belterra, PA. Fonte: (IBAMA, 2004).

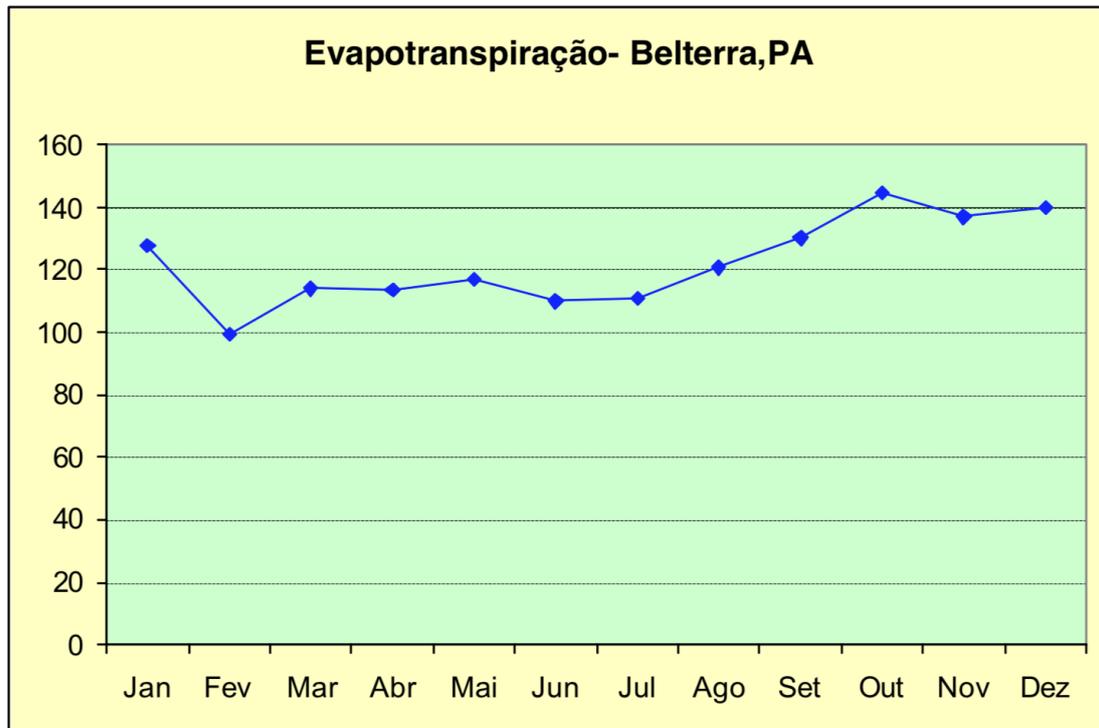


Figura 6: Evapotranspiração (mm) média mensal no período de 1998 a 2003, Belterra, PA. Fonte: (IBAMA, 2004).

A precipitação média anual está em torno de 1820 mm. Ao contrário da temperatura, o regime de chuvas apresenta grande variação durante o ano, com as maiores precipitações ocorrendo nos meses de janeiro a maio (Figura 7). Quanto a nebulosidade, Hernandez et al., (1993) mencionou valores médios de nebulosidade entre 3,1/10 a 4,0/10 na estação seca e entre 7,1/10 a 8,0/10 na estação chuvosa.

4.3.2 Geomorfologia

Segundo classificação do Radambrasil, a porção de flanco as margens do Rio Tapajós insere-se na unidade morfoestrutural Planalto Rebaixado da Amazônia (Médio Amazonas), com cotas altimétricas em torno de 100 m, relevos dissecados, colinas com ravinas e vales encaixados. As superfícies de aplainamento são inundadas periodicamente por ocasião das chuvas. A região de planalto compreende a unidade morfoestrutural Planalto Tapajós-Xingu, cuja cota altimétrica varia entre 120 e 170 metros. Estão presentes extensas superfícies de formação tabular com rebordas erosivas, e alguns trechos com forte ou fraca declividade. O desnível entre a região de

planalto e o planalto rebaixado na margem do Rio Tapajós pode chegar a 150 m. A partir da compilação de dados do Radambrasil, Hernandez (1993) identificou 11 unidades geomorfológicas classificadas quanto a forma erosiva, forma de acumulação e tipos de dissecação como são mostradas na Figura 8 e 9.

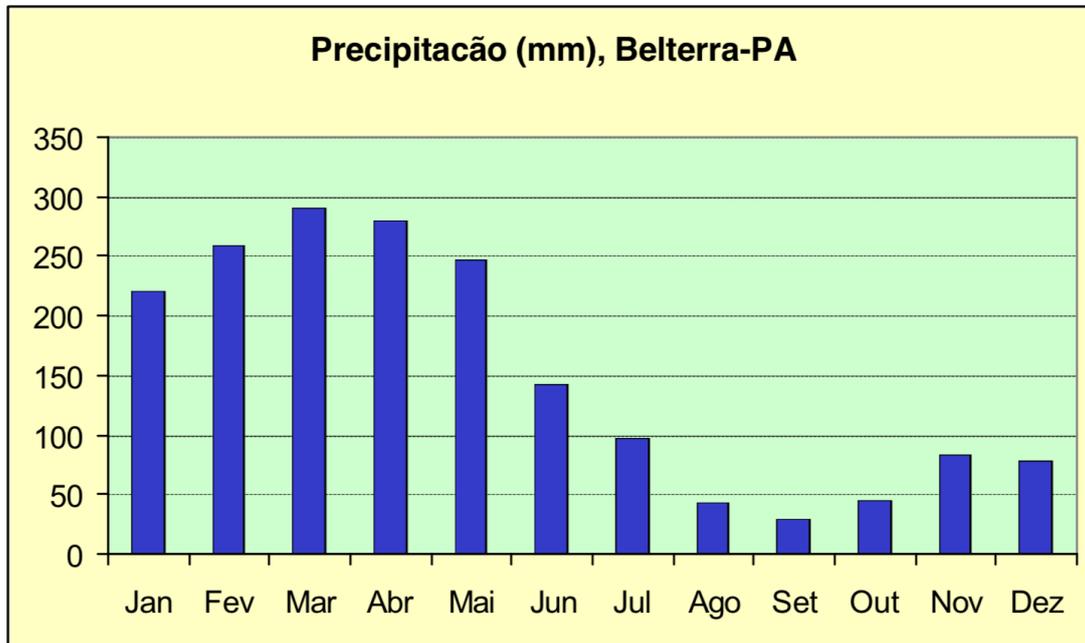


Figura 7: Precipitação média mensal, período de 1988-2003, Belterra, PA.

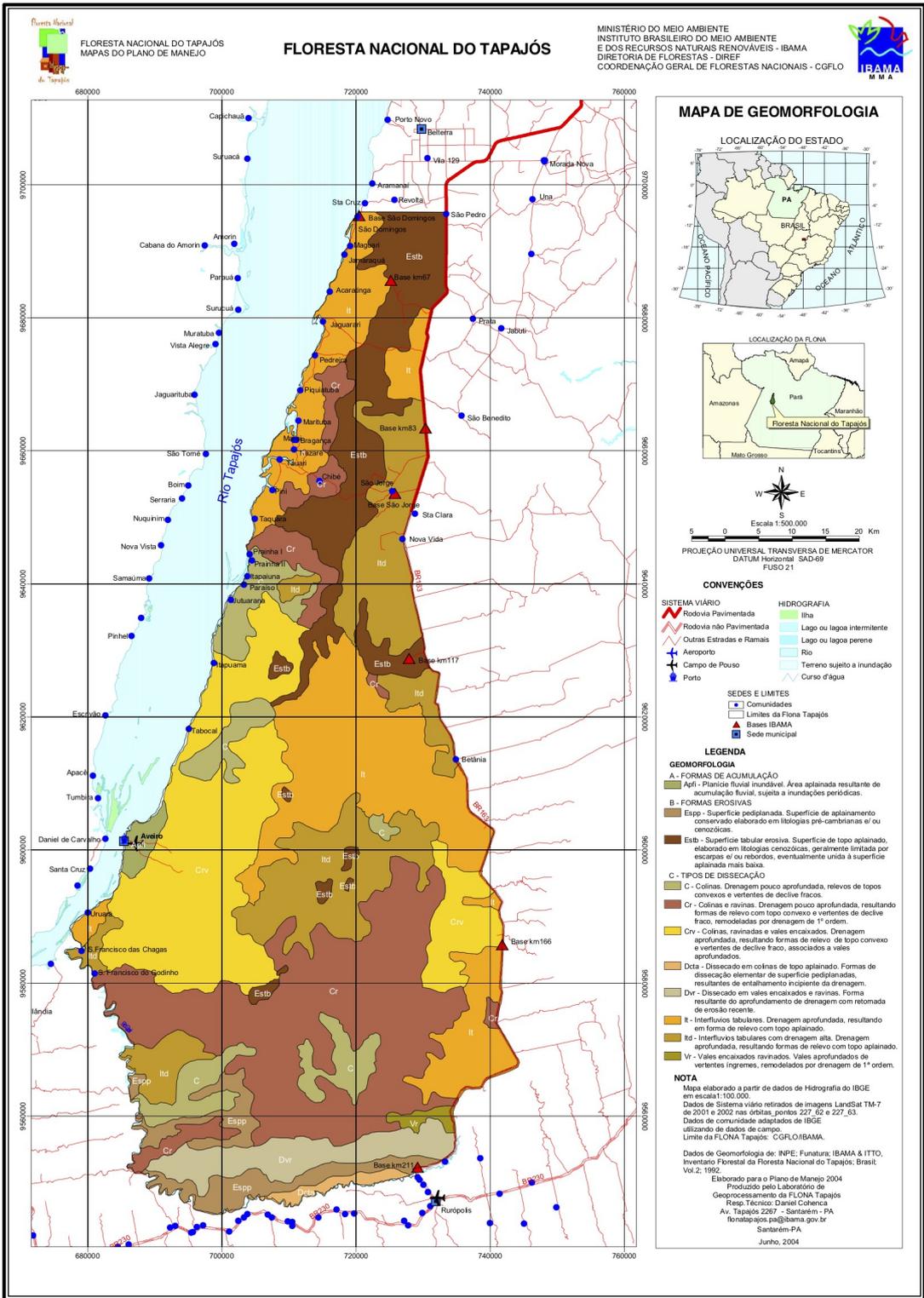


Figura 8: Mapa geomorfológico

Formas	Código	Descrição	%área total
FORMAS DE ACUMULAÇÃO	Apfi	Planície fluvial inundável. Área aplainada resultante de acumulação fluvial sujeita a inundações periódicas	0,69
FORMAS EROSIVAS	Estb	Superfície tabular erosiva. Superfície de topo aplainado, elaborado em litologias cenozóicas, geralmente limitada por escarpas e/ ou rebordos, eventualmente unida à superfície aplainada mais baixa	10,01
	EspP	Superfície pediplanada. Superfície de aplainamento conservado elaborado em litologias pré-cambrianas e/ ou cenozóicas	3,63
TIPOS DE DISSECAÇÃO	Vr	Vales encaixados ravinados. Vales aprofundados de vertentes íngremes remodelados por drenagem de 1ª ordem.	0,42
	It	Interflúvios tabulares. Drenagem aprofundada resultando em forma de relevo com topo aplainado	20,35
	ItD	Interflúvios tabulares com drenagem alta. Drenagem aprofundada resultando formas de relevo com topo aplainado	15,14
	Dvr	Dissecado em vales encaixados e ravinas. Forma resultante do aprofundamento de drenagem com retomada de erosão recente.	3,70
	Dcta	Dissecado em colinas de topo aplainado. Formas de dissecção elementar de superfície pediplanadas	0,63
	Crv	Colinas	17,40
	Cr	Colinas e ravinas. Drenagem pouco aprofundada resultando formas de relevo com topo convexo e vertentes de declive fraco remodeladas por drenagem de 1º ordem	21,92
	C	Colinas. Drenagem pouco aprofundada relevos de topos convexos e vertentes de declive fracos.	6,13

Figura 9: Quadro descritivo das feições geomorfológicas da FLONA Tapajós.

4.3.3 Geologia

A FLONA encontra-se na região da unidade estratigráfica denominada formação Barreiras, que apresenta rochas do tipo arenito fino e folhelhos cinza-calcífero. A formação Barreiras é constituída principalmente por sedimentos continentais vermelhos e formados por intercalações de arenitos e argilitos com conglomerados subordinados. Os arenitos são finos e médios, geralmente com estratificação cruzada, tendo cores vermelhas e variegadas, caulínicas, friáveis (IBAMA, 2004).

4.3.4 Solos

Na FLONA Tapajós predominam os Latossolos Amarelo Distróficos, solos profundos e com baixa capacidade de troca catiônica (CTC). Hernandez (1993) identificou na FLONA Latossolo Amarelo Distrófico, Podzólico Vermelho Amarelo. As áreas de Podzólico encontram-se distribuídas na região declivosa, enquanto que o Latossolo cobre as regiões de planalto e flanco, com variações de textura em função do maior ou menor teor de argila (Figura 10)

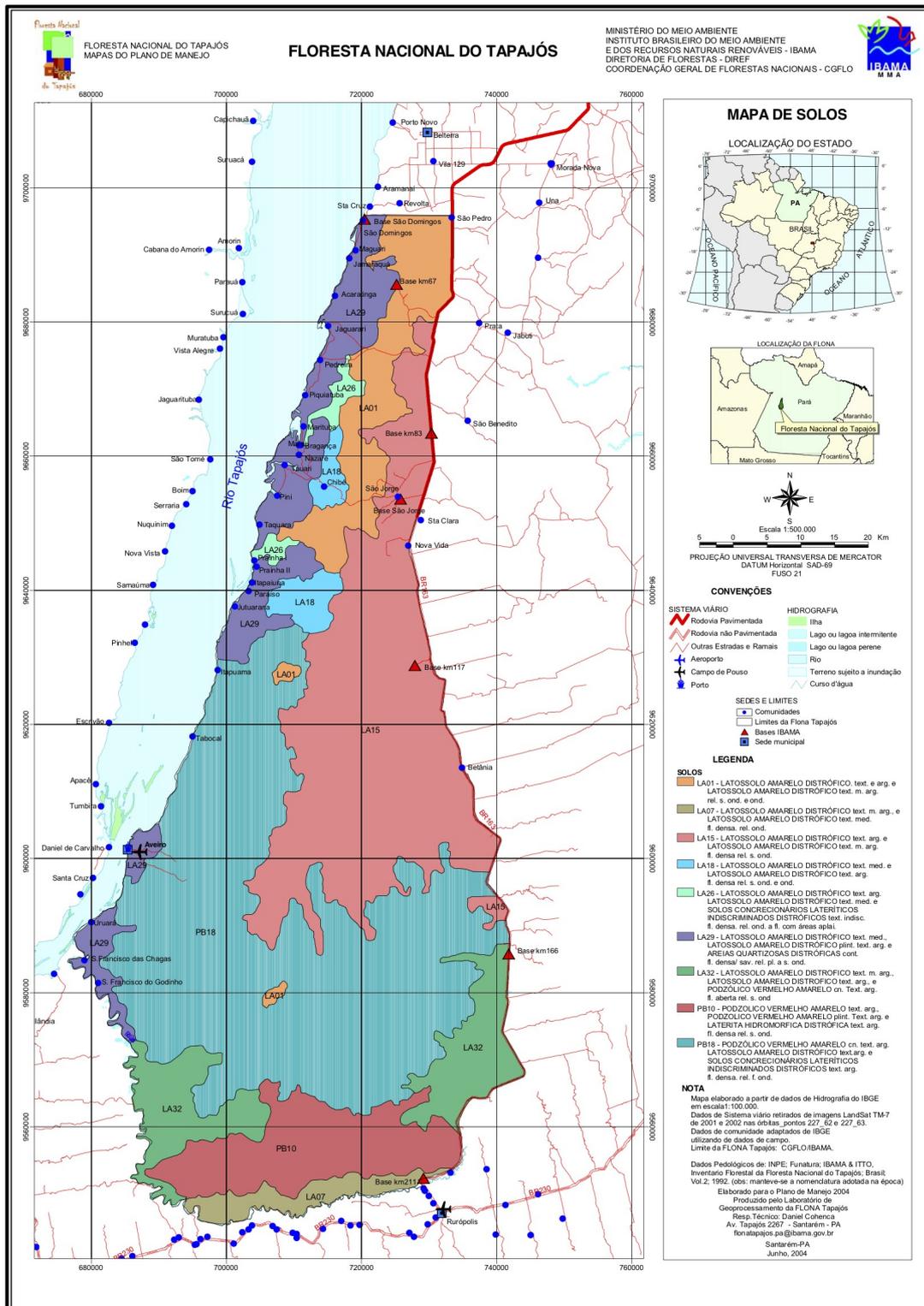


Figura 10: Mapa de solos

As principais características segundo Santos et al., (2013) dos tipos de solo identificados no estudo são:

Latossolo Amarelo Distrófico: solos minerais que apresentam B latossólico e estágio avançado de intemperização com predominância de sesquióxidos, argilas tipo 1:1, quartzo e outros minerais resistentes ao intemperismo. Possui baixa capacidade de troca catiônica (CTC), baixa soma de bases trocáveis e baixa saturação de bases (V %) quase sempre inferior a 20% como consequência da pobreza do material de origem (formação Barreiras). A elevada precipitação da região também contribui para lavagem das bases trocáveis. A coloração enquadra-se nos matizes 10 YR e 7,5YR, com cromas de 6 a 2 e valores de 7 a 3, normalmente dividido em A1 e A3 com espessura média > 20 cm.

Latossolo Amarelo Concrecionário: concreções distribuídas em quantidade por todo o perfil do solo. A seqüência de horizontes é Acn, Bcn e C. Acn é de cor bruno quando úmido, matiz 7,5 YR com espessura média de 25 cm. O horizonte Bcn possui espessura de 65 cm, textura argilosa, plástico e pegajoso quando molhado. A estrutura é fraca ou moderada. Baixa fertilidade natural. São originários de decomposição de rochas no Pré-cambriano e Carbonífero e de sedimentos argilo-arenosos da formação Barreiras do Terciário. Ocorre em relevos variados. De suave ondulado a montanhoso.

Podzólico vermelho amarelo: solos minerais não hidromórficos com horizonte B textural ou argílico. Seqüência de horizontes A, B, C bem desenvolvida. Bem drenados, ácidos, profundos e moderadamente profundos. Horizonte B pode ter de 20 a 135 cm. Com cores de Bruno amarelo-claro a vermelho, matizes de 10YR a 2,5 YR com elevados valores e cromas. Baixa CTC e saturação de alumínio elevada, portanto, de caráter álico. Dependendo do material de origem, a textura vai de argilo-arenosa até argila pesada. Estrutura fraca a moderado. Horizonte A c/ espessura variável: 15-50 cm. Cor Bruno escuro a Bruno avermelhado

Areias Quartzosas: Solos minerais não hidromórficos com seqüência de horizonte A-C, profundos, baixo teor de argila nos horizontes superficiais, > 15% até 2 m profundidade. Minerais que o compõem são altamente resistentes ao intemperismo e, portanto, não liberam alumínio. Horizonte A fraco com espessura média de 30 cm, cor bruno escuro a bruno acinzentado. Sem estrutura, grãos simples, solto, não plástico quando molhado. Horizonte C diferenciado de C1 a C4 sem muita

variação morfológica em relação ao A, a não ser a coloração mais clara. Ácidos a muito ácidos, com baixa saturação de bases. Baixa fertilidade natural. Porosos, fortemente drenados, areia predomina em 95% sobre os demais separados do solo.

Gley pouco Húmico: ocorrem em áreas de relevo plano em associação com areias quartzosas hidromórficas, derivados de sedimentos do quaternário com vegetação dom tipo pioneira arbustiva. Mal drenados que sofrem a influência do lençol freático. Horizontes superficiais com coloração acinzentada devido a redução do ferro e se existe oxidação com manchas avermelhadas ou amareladas. Ácidos, pouco desenvolvidos, espessura variável, com horizontes superficiais, onde a matéria orgânica pode estar total ou parcialmente decomposta, formando um horizonte A fraco ou moderado.

4.3.5 Hidrografia e hidrologia

A FLONA faz limite a oeste com o Rio Tapajós, um dos dez principais rios da região Amazônica em termos de área de drenagem, estimada em 490 mil km² e com vazão de 1,35 mil m³ segundo. Na foz do Rio Arapiuns, o Rio Tapajós apresenta mais de 40 km de largura. É um rio de águas claras, navegável ao longo de 345 km por barcos de calado de até 1,5 m. Ao sul faz limites com o Rio Cupari, tributário do Rio Tapajós. Internamente, a FLONA apresenta uma rede hidrográfica dividida entre as calhas do Rio Tapajós a oeste e a bacia do Rio Curuá-Una a leste (Figura 3). Na região de declive encontra-se a nascente do Rio Moju, tributário do Curuá-Una, cuja foz é no rio Amazonas.

4.3.6 Vegetação

Décadas antes da criação da Unidade, a região da FLONA do Tapajós fez parte dos primeiros levantamentos florestais realizados na Amazônia, conduzidos na bacia do Tapajós-Xingu no período de 1954 a 1956 (VELOSO et al., 1992). A criação dos pólos de desenvolvimento na década de setenta, no âmbito do Programa de Integração Nacional (PIN), motivou a realização de estudos sobre os recursos naturais da região, alguns deles incluindo unidades amostrais na área da FLONA (VELOSO et al., 1992). Todos estes estudos contribuíram na caracterização das formações vegetais da Amazônia, consolidadas no sistema de classificação universal adotado pelo IBGE para a elaboração do Mapa da Vegetação do Brasil (IBGE, 2004).

Portanto, seguindo a terminologia mais recente proposta por Veloso et al., (1992), a Floresta Nacional do Tapajós situa-se, em escala regional, na zona de Floresta Ombrófila Densa, tipo de vegetação dominante no norte do país e que abrange a maior parte dos estados do Pará, Amazonas, Amapá e Roraima (IBGE, 2004). Este tipo de vegetação caracteriza-se pela dominância de árvores de grande porte sob regime climático de temperaturas elevadas e intensas precipitações distribuídas ao longo do ano, podendo ocorrer período seco de até 60 dias. Predominam os gêneros *Hevea*, *Bertholletia* e *Dinizia*, sendo também abundantes as lianas lenhosas, palmeiras e epífitas (VELOSO et al., 1992). As variações de ambiente e relevo podem resultar em diferentes formações – aluvial, terras baixas, submontana, montana e altomontana-, e com fisionomia de dossel uniforme ou com árvores emergentes. Contudo as duas áreas de estudo apresentam vegetações muito similares (IBGE, 2004; VELOSO et al., 1992) como mostra a figura 11.

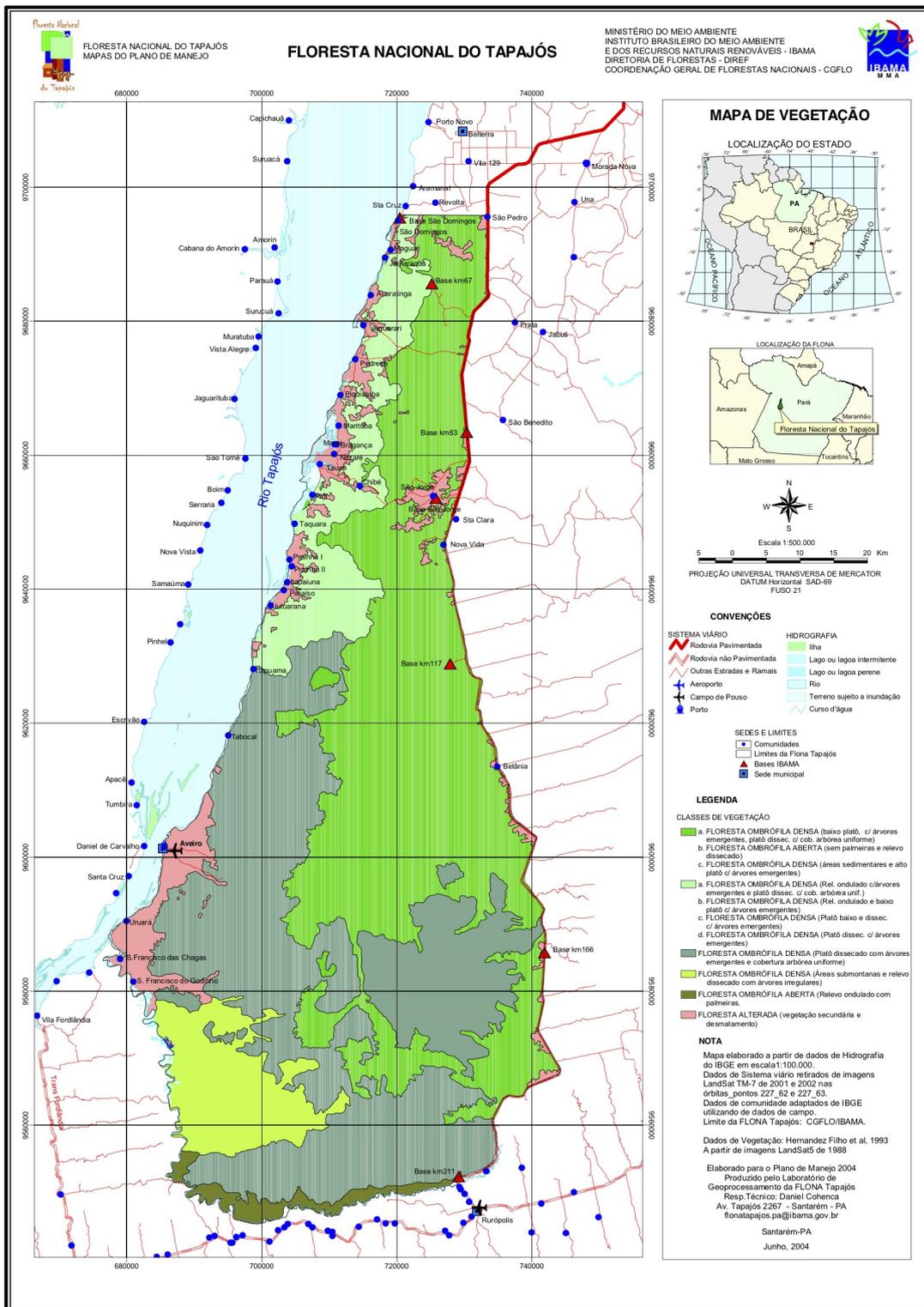


Figura 11: Mapa de vegetação da FLONA Tapajós

4.4 Atributos da vegetação.

4.4.1 Índices de diversidade

Foram calculados diferentes índices associados a diversidade florestal. Esses índices estão relacionados com dinâmica das espécies e associados a pesquisas ecológicas. Na ecologia existem diferentes índices que medem a diversidade de uma comunidade de plantas, os mais importantes e usados na literatura são: riqueza de espécies, rarefação e diversidade de Shannon. Como os índices diferem nos cálculos e na porção da diversidade que representam foram utilizados nesta pesquisa os três índices supracitados com o intuito de melhor representar a heterogeneidade das parcelas estudadas.

A riqueza de espécies segundo Hurlbert (1971) é calculada simplesmente pelo somatório das espécies (S) por unidade de área (A) que corresponde a densidade das espécies de acordo com a equação (1)

$$Riqueza = \sum_{i=1}^s S_i / A \quad (1)$$

A rarefação é um índice que mede a diversidade baseado na curva de acumulação de espécies (GOTELLI; COLWELL, 2001) de duas ou mais amostragens que diferem no número de indivíduos coletados. Se em duas amostras de indivíduos, uma tem (N) indivíduos e (S) espécies e outra tem (n) indivíduos e (s) espécies, as amostragens diferem no número de indivíduos presentes ($N > n$) e normalmente diferirão no número de espécies ($S > s$). Utilizando o índice de rarefação pode-se selecionar aleatoriamente, sem reposição, uma subamostra de n^* indivíduos da maior amostragem realizada, sendo então $n^* = n$ o tamanho da menor amostragem. Essa reamostragem sem reposição não viola o princípio da densidade de espécies (GOTELLI; COLWELL, 2001) e permite calcular a curva de diversidade de espécies através de reamostragem para várias áreas de interesse reduzindo as áreas ao mesmo tamanho de acordo com a equação 2.

$$Rarefa\c{c}\tilde{a}o = \sum_{i=1}^s \left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \quad (2)$$

Também foi calculado o índice de Shannon, muito utilizado na literatura. Apresenta uma sensibilidade a percentagem de espécies raras e a grandes variações na abundância, contudo é muito utilizado para diversos ambientes. O índice de Shannon (H) é calculado utilizando o número de indivíduos em cada espécie (n_i), o número de espécies S, o número total de indivíduos N e a abundância relativa de cada espécie p_i conforme a equação 3.

$$Shannon(H) = \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (3)$$

Todos os índices de diversidade foram calculados utilizando a lista das espécies inventariadas pela Embrapa – CPATU no ano de 2012 usando a parcela de 0,25ha.

A rarefação, a riqueza de espécies e o índice de Shannon foram calculados, respectivamente, utilizando as funções rarefy, specnumber e diver_H do pacote vegan no programa estatístico R (OKSANEN et al., 2015).

4.4.2 Biomassa epígea

A biomassa epígea foi calculada utilizando a área da parcela (0.25ha) e a equação alométrica para ambientes florestais úmidos de Chave et al. (2014) segundo a equação 4.

$$Biomassa\ ep\acute{i}gea = \exp [-1.803 - 0.976 E + 0.976 \ln (D_t) + 2.673 \ln (DAP) - 0.0299[\ln (DAP)]^2] \quad (4)$$

A equação alométrica de Chave et al. (2014) utiliza três parâmetros para o cálculo da biomassa epígea: diâmetro a altura do peito (DAP), um parâmetro de estresse ambiental (E) que é uma medida da precipitação e evapotranspiração local e por último a densidade do tronco (D_t).

Os dados de DAP são oriundos das medidas do inventário florestal de 2012 realizado pela Embrapa – CPATU, sendo utilizadas as mensurações de diâmetro de todos os indivíduos com DAP >5 cm. A medida do parâmetro do estresse ambiental (E) para toda a área experimental foi obtida utilizando a função `retrieve_raster` do pacote R chamado BIOMASS (ROGELJ et al., 2016) (http://chave.ups-tlse.fr/pantropical_allometry/readlayers.r) que disponibiliza o parâmetro (E) globalmente. Já os dados de D_t (g cm^{-3}) foram obtidos do inventário de 2012. Quando os dados de D_t não existiam foi utilizado a base de dados global de D_t para ambientes neotropicais chamada "Dryad" disponível em (<http://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad>) (ZANNE et al., 2009). Para todas as medidas de D_t (inventário 2012 ou Dryad) foi usado o nível de espécie e quando não havia a informação ao nível de espécie, foi utilizado a informação do gênero ou da família. Diferentes formas de vida, como lianas e palmeiras, não foram consideradas nos cálculos devido à escassez de fórmula alométrica adequada capaz de estimar sua biomassa epígea. Quando os indivíduos medidos pelo inventário florestal de 2012 apresentavam valores de DAP para troncos múltiplos foram incluídos todos os troncos. A biomassa de cada indivíduo foi somada por parcela e extrapolada para Mg ha^{-1} .

4.4.3 Traços funcionais

Os traços funcionais foram mensurados de folhas coletadas de 73 espécies que no total correspondem à 70% da área basal de toda área de estudo. Todas as árvores foram identificadas ao nível de espécies, exceto por uma que foi identificada ao nível de gênero (*Apeiba spp*) e duas em nível de família (*Lauraceae* e *Sapotaceae*). Para cada uma das 73 espécies foram selecionados 11 indivíduos com DAP entre 10 e 20 cm. Para cada indivíduo foram coletadas 5 folhas saudáveis e jovens crescendo em condições de luz relativamente alta no lado externo da copa. Após a coleta as folhas foram separadas do seu pecíolo e secas durante 48 horas a 70° C. Em seguida as folhas foram agrupadas por indivíduo e dois traços funcionais foram analisados: a concentração de nitrogênio (Nleaf) e fósforo (Pleaf) nas folhas. O Nleaf foi determinado com um analisador elementar (LECO, CNS-2000) e o Pleaf usando o

método Murphy-Riley (MURPHY; RILEY, 1962) no laboratório da Embrapa – CPATU.

Com o intuito de analisar os dois traços funcionais estudados (i.e., Nleaf e Pleaf) para todas as espécies encontradas nas áreas de estudo, os dados das 73 espécies foram extrapolados para toda comunidade encontrada nas áreas de estudo. Isso foi realizado pois teorias relacionadas à razão de massa (GRIME, 1998) e a dinâmica dos traços funcionais estabelecem que as espécies que compõem 80% da área basal total de uma determinada área determinam os processos ecossistêmicos e as características da vegetação (PLA; CASANOVES; RIENZO, 2011).

Contudo, as 73 espécies utilizadas não abarcam os 80% da área basal citado da literatura. Assim foi utilizado um banco de dados digital para alcançar a percentagem faltante (i.e., 10%). Foi utilizado o banco de dados de traços funcionais chamado em inglês de Plant Trait Database – TRY (<https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>). Este banco de dados dispõe de traços funcionais de diversas espécies florestais ao redor do mundo. Foram selecionadas mais 163 espécies do inventário florestal da Embrapa – CPATU e seus respectivos valores de traços funcionais foram baixados do TRY. Com essa nova seleção de espécies pode-se abarcar 85% da área basal das áreas estudadas.

Com isso então foram utilizados os traços funcionais (x_i) de 73 espécies medidos em campo e de 163 espécies identificadas em campo com os traços funcionais baixados do TRY para extrapolar para toda a comunidade encontrada nas parcelas utilizando a área basal das espécies (w_i). Desta maneira, para cada parcela foi calculado o peso médio da comunidade, do inglês Community weight mean-CWM, para cada traço funcional estudado usando a equação 5.

$$CWM = \sum_{i=1}^s w_i x_i \quad (5)$$

Uma questão que surge quando se utiliza dados de uma base de dados na internet em conjunto com dados obtidos em campo é se as duas grandezas de valores e variabilidade são similares, ou seja, os dados do TRY diferem muito dos dados mensurados em campo? A figura 12 mostra um gráfico de boxplot que evidencia que não existe diferença significativa (t-test, 1%) entre os dados coletados em campo e no

site TRY para Nleaf (Figura 12 a e b) e para os dados de Pleaf (Figura 12. c e d). O CWM foi calculado utilizando o pacote FD (LALIBERTÉ; ZEMUNIK; TURNER, 2014) do programa R. Daqui em diante, os valores de Nleaf e Pleaf serão relatados e discutidos com base nos valores ponderados (CWM).

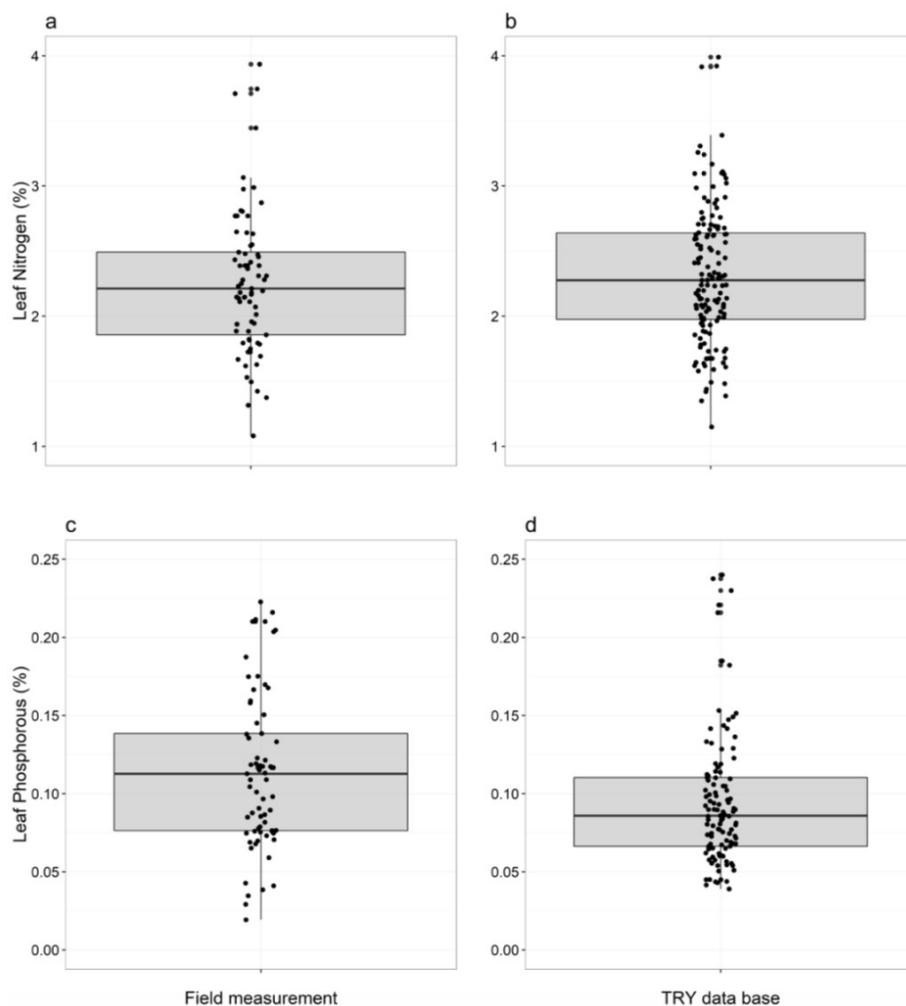


Figura 12: Comparação entre os dados de Nleaf (Leaf Nitrogen) e Pleaf (Leaf Phosphorous) coletados em campo (Field measurement) e baixados do site TRY

4.5 Atributos da serapilheira-solo

4.5.1 Formas de húmus

As áreas de estudo estão localizadas em uma floresta tropical altamente diversificada. Nessas florestas, a variabilidade das características da serapilheira pode ser alta, principalmente devido à heterogeneidade das espécies. Desta forma, foi utilizado quatro subparcelas (7, 17, 9 e 19, com uma área total de 0,04 ha) para

representar a heterogeneidade espacial do chão da floresta na parcela (0,25 ha). Em abril de 2012, foi utilizado um coletor quadrado de metal de 25 cm de lado (0.0625m²) alocado no centro de cada subparcela para as coletas de serapilheira. Antes de colocar o coletor no centro da subparcela para a coleta da serapilheira, foram contemplados alguns critérios: (i) evitou-se os detritos do chão da floresta, foram considerados como detritos quando a serapilheira estava dominada por ramos, galhos, folhas grandes de palmeira ou frutos esta situação de detritos não é típica de serapilheira de floresta tropical (GARAY; KINDEL; DE JESUS, 1995; KINDEL; GARAY, 2001) e pode levar a diferentes dinâmicas de nutrientes (COTRUFO et al., 2013). (ii) evitou-se a influência de troncos de árvores, a coleta de serapilheira na proximidade de troncos árvores pode favorecer o fluxo de água preferencial que pode levar à concentração de umidade próxima ao tronco, alterando a decomposição (GARAY; KINDEL; DE JESUS, 1995).

Respeitando os critérios supracitados, a serapilheira foi coletada utilizando a metodologia das formas e húmus para ambientes tropicais de Zanella et. al., (2017) com adaptações. As formas de húmus tropicais podem ser separadas em dois horizontes diagnósticos, o horizonte holorgânico e hemiorgânico mais um horizonte mineral.

Horizonte holorgânico – Compreende um horizonte inteiramente orgânico esse horizonte é composto por camadas de materiais orgânicos facilmente reconhecíveis. Frutos, sementes, órgãos reprodutivos e cascas estão excluídos desse horizonte. O horizonte holorgânico compreende as seguintes camadas, segundo(KINDEL et al., 2003; ZANELLA et al., 2017b) adaptado:

Camada OL: é caracterizada pela acumulação principalmente de folhas, onde a maior parte original da planta pode ser reconhecida. Os sufixos “n” (OLn) e “v” (OLv) são atribuídos para qualificar folhas recém-caídas, não fragmentadas e que não apresentam sinais visíveis de alteração, geralmente folhas novas com menos de 3 meses e folhas que apresentam leves alterações evidenciadas por sua completa ou parcial descoloração, geralmente folhas com mais de 3 meses, respectivamente.

Camada OF: caracterizada pelo acúmulo de material orgânico fragmentado e decomposto principalmente a partir de folhas transformadas, apresenta pequenas quantidades de material fino orgânico ($\phi < 2$ mm). Pode se apresentar entremeada a

raízes finas e também associada a presença de atividade de fungos. Pode ser dividida em F1 e F2, fragmentos orgânicos > 4 e 4 – 2 mm, respectivamente.

Camada OH: caracterizado pela acumulação de matéria orgânica fina ($\varnothing < 2$ mm) sobretudo de atividade zoogênica, grande parte das estruturas originais e dos materiais não são discerníveis. A camada OH difere da camada OF pelo estágio mais avançado de decomposição (fragmentação e humificação) devido à ação de organismos do solo com presença de coprólitos.

Camada Galhos: caracterizado por galhos e pequenos ramos ($\varnothing < 5$ cm) sem sinais visíveis de decomposição ou parcialmente decompostos.

Camada Raízes finas: caracterizada por raízes ($\varnothing < 2$ mm) superficiais ao solo, muitas vezes entremeada nas camadas superiores. Pode formar uma espécie de “cama” superficial localizada acima do horizonte hemiórgânico.

Horizonte hemiórgânico – Este horizonte compreende camadas que possuem materiais orgânicos misturados com frações minerais do solo. O horizonte hemiórgânico compreende as seguintes camadas, segundo (KINDEL et al., 2003; ZANELLA et al., 2017) adaptado:

Camada Agregados Zoogênicos: caracterizados por agregados de formação predominantemente biológica, relacionados à atividade da fauna. São de extrema importância para a classificação das formas de húmus tropicais, por evidenciarem a ação dos engenheiros do solo (e.g. minhocas, cupins, formigas entre outros). São considerados agregados zoogênicos os agregados sobrepostos e livres a camada mineral (A) ou organomineral (Ai) do solo, ou aqueles agregados que se encontram levemente ligados a esses. Podem ser divididos em Microagregados miA (< 2 mm), Mesoagregados meA (4-2mm) e Macroagregados maA (> 4 mm) Zanella, et al (2017) adaptado.

Camada Ai: constitui uma camada interface entre o horizonte holórgânico e o horizonte A mineral, caracterizado por uma estrutura friável e escura devido à alta quantidade de matéria orgânica, podendo variar de 0-3cm de espessura (KINDEL; GARAY, 2002). Essa camada pode ou não estar presente no perfil das formas de húmus, dependendo da atuação dos fatores ecológicos responsáveis para sua formação.

Horizonte mineral – Compreende a Camada A camada caracterizada majoritariamente por material mineral (3-10cm) de profundidade. Para a camada ser considerada como mineral, o conteúdo de carbono orgânico não deve ultrapassar 2% (Método: analisador elementar ISO 10694).

As amostragens das formas de húmus foram realizadas usando um gabarito quadrado metálico (625 cm²), as camadas OLn, OLv foram coletadas e separadas ainda em campo. Em seguida todo material orgânico (OF e OH) restante e organomineral (agregados zoogênicos) foram coletados até atingir a camada Ai ou A do solo.

Em laboratório, primeiro as camadas OLn e OLv foram misturadas para formar a camada OL, secas a 40°C até atingir peso constante e pesadas. As camadas OF, OH e agregados zoogênicos restantes também foram secas a 40°C até atingir peso constante e em seguida, utilizando as peneiras de 4 e 2 mm as camadas das formas de húmus (i.e., OF, OH, raízes e agregados) foram peneiradas com agitação manual (5mim), separadas de acordo com a figura 13 e pesadas.

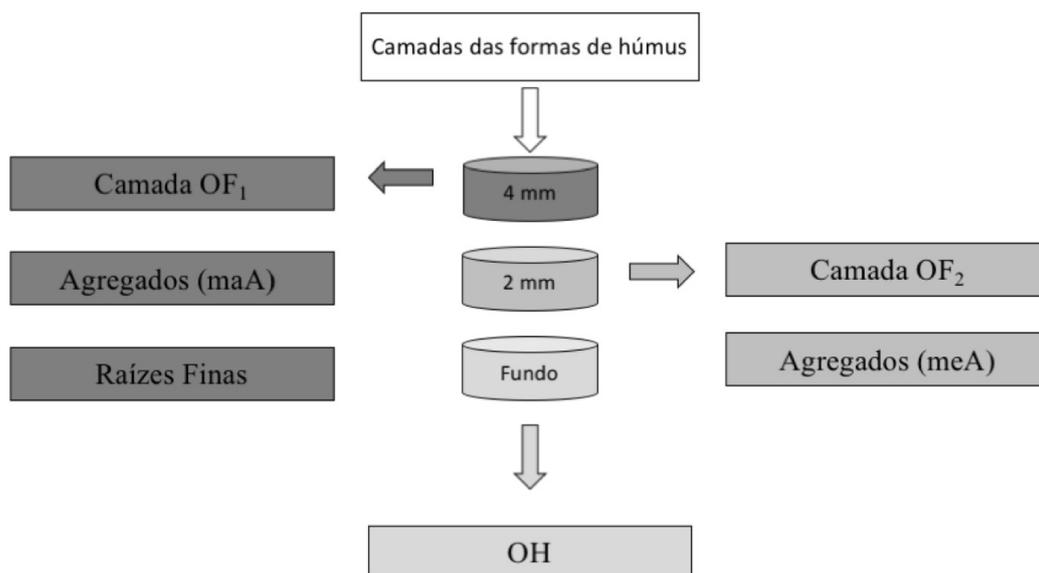


Figura 13: Separação das camadas das formas de húmus

O processo de peneiramento permite separar mais ainda as camadas, retidas na peneira (> 4 mm) se encontram as camadas F1, raízes finas, biomacroagregados – maA. Já entre as peneiras 4 – 2 mm encontram-se as camadas F2 e os biomesoagregados – meA. Por fim, o material < 2 mm constitui o material orgânico fino (OH). Todas as camadas separadas via peneiração foram pesadas. Para as camadas OL e OF (i.e., F1 + F2) das formas de húmus foram determinados o total de carbono e nitrogênio por combustão a seco em um analisador elementar (modelo LECO CHN 600, Leco Corp., St. Joseph, MI). Também foram determinadas as concentrações de fósforo por digestão, usando solução de ácido nitro-perclórico em um forno de micro-ondas e depois analisadas em um colorímetro, de acordo com Donagema et al. (2011). Para os elementos magnésio (Mg), Cálcio (Ca) e Potássio (K) foram conduzidas análises químicas de rotina da Embrapa de acordo com (DONAGEMA et al., 2011).

4.5.2 Características físico-químicas do solo.

As coletas de solo foram realizadas após a amostragem das formas de húmus ainda dentro do gabarito de metal nas mesmas quatro subparcelas (i.e. 7, 17, 9, 19). A

coleta de solo foi realizada utilizando anéis metálicos de 5x5 cm (altura x diâmetro) nas profundidades de 0-5 e 10-15 cm do solo mineral.

Para as análises de densidade do solo foram coletadas quatro amostras por profundidade, as amostras foram peneiradas > 2 mm e secas a 105° C por 48 horas individualmente. O cálculo da densidade foi realizado com base no peso seco e no volume do anel, onde foi computada a média (n=4) para representar a parcela.

Para as análises químicas relacionadas ao carbono, nitrogênio e fósforo do solo as amostras foram coletadas na mesma profundidade nas quatro subparcelas, entretanto foram misturadas e homogeneizadas para formar uma amostra composta representativa da parcela. Em seguida, a amostra composta foi seca a 40° C por 48 horas. O carbono e nitrogênio total foram determinados por combustão a seco em um analisador elementar (modelo LECO CHN 600, Leco Corp., St. Joseph, MI). O fósforo foi extraído usando Mehlich e foi usada fotolorimetria para determinação (DONAGEMA et al., 2011). Os dados de carbono do solo e os dados de densidade foram utilizados para calcular o estoque carbono em Mg ha⁻¹ para a camada superficial de 15 cm.

Outras análises relativas as características químicas como a capacidade de troca catiônica (CTC), pH e a saturação por bases (V) foram realizadas segundo Donagema et al. (2011). A granulometria do solo foi determinada usando o método do hidrômetro (DONAGEMA et al., 2011).

4.5.3 Atividade enzimática

Para as análises da atividade enzimática foram separadas uma subamostra de ~ 50g por profundidade das amostras compostas coletadas para as análises físico-químicas do solo. As subamostras foram separadas em tubos esterilizados e resfriadas em refrigerador portátil até o laboratório. No laboratório as subamostras foram analisadas quanto à atividade enzimática da β -glucosidade, protease e fosfatase relacionadas respectivamente com os ciclos do carbono, nitrogênio e fósforo.

A fosfatase ácida e a β -glucosidase foram avaliadas por espectrofotometria de acordo com Eivazi e Tabatabai (1988) e Tabatabai (1994) com modificações. Foram utilizadas duas repetições para cada ensaio da respectiva atividade enzimática.

Para a fosfatase ácida, foi utilizado tubos de ensaio não tamponados contendo 0,5 g de solo e 1 mL de H₂O seguido de 1 mL de substrato de p-nitrofenil-fosfato (CAS: 333338-18-4) a uma concentração de 50 mM. A solução resultante foi incubada a 37 °C durante 1 h e a reação foi parada com 0,5 ml de CaCl₂ 0,5 M e 2 ml de NaOH 0,5 M.

A β-glucosidase foi realizada nas mesmas condições, no entanto, utilizamos acetato de sódio como solução tampão a 100 mM pH 5,5 e incubação com uma solução de 50 mM de 4-nitrofenil p-D-glucopiranosido (número CAS 2492-87-7). A amostra controle, para ambos os ensaios foram realizadas utilizando amostras de solo com adição de 2 mL de H₂O (fosfatase) ou 2 mL de tampão de acetato (β-glucosidase). As amostras em branco foram realizadas sem adição de solo e com 1 mL de H₂O, ou tampão de acetato para β – glucosidase, mais 1 mL do substrato respectivo da fosfatase e da β-glucosidase. Após a incubação as amostras foram centrifugadas e o produto sobrenadante foi reservado e analisado em um espectrofotômetro a 410 nm. A quantidade de p-nitrofenol (PNP) formada foi determinada com base em uma curva padrão e os resultados expressos em μmol PNP g⁻¹ solo seco h⁻¹.

A atividade da protease foi determinada de acordo com Alef e Nannipieri (1995). Foi utilizado 0,5 g de amostra de solo incubado com um substrato de caseína durante 2 h a pH 8,1 a 50° C. A quantidade de tirosina liberada pela reação foi determinada com o reagente Folin-Ciocalteu e analisada com um espectrofotômetro a 700 nm. Os resultados são expressos como mg de tirosina g⁻¹ solo seco h⁻¹.

4.6 Análise estatística

Foram usadas diferentes técnicas estatísticas ao longo do presente trabalho. Os atributos da vegetação e da serapilheira-solo foram analisados utilizando escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) (KRUSKAL, 1964). Isto é, foi realizado uma série de análises multivariadas para cada atributo estudado (i.e., índices de diversidade, formas de húmus e características do solo). Para testar a similaridade de cada atributo estudado em função dos tratamentos, foi construída uma matriz de distância usando a dissimilaridade de Bray-Curtis como medida (BRAY; CURTIS, 1957), que foi sobreposta em espaço bidimensional sobre os tratamentos. Para o procedimento do NMDS, foi utilizado 1000 combinações aleatórias para determinar o

estresse de cada ordenamento, o valor de estresse mínimo foi delimitado em 0.00001. A análise foi realizada usando a função metaMDS (OKSANEN et al., 2015) do pacote vegan no R (R CORE TEAM, 2014). Após a análise de NMDS foi aplicado o teste de variância permutatória multivariada (VPM), através da função adonis, para examinar as diferenças entre os tratamentos para cada atributo estudado. Os testes de normalidade multivariada foram realizados utilizando a função normMulti (KORKMAZ; GOKSULUK; ZARARSIZ, 2014) e todos os atributos avaliados apresentaram normalidade múltipla ($p > 0.05$).

Análises paramétricas também foram utilizadas, foram utilizadas análise de variância ANOVA. Diferenças significativas foram comparadas usando teste Dunnett a 5% de probabilidade. A distribuição normal dos dados foi verificada com teste de Sapiro-Wilk. Os dados foram log transformados quando conveniente. Para as análises paramétricas foi utilizado as funções bases do R e o pacote agricolae (MENDIBURU, 2017).

Também foi utilizada a modelagem de equações estruturais (SEM). A SEM fornece aos cientistas uma capacidade para avaliar questões complexas sobre sistemas ambientais. Um primeiro passo para avaliar esses problemas complexos na SEM é através da definição das variáveis teóricas relevantes a serem utilizadas e as suas hipóteses de interconexão, que representam as expectativas estatísticas gerais que seguem às ideias teóricas (HOYLE, 2012). Uma vez que o conhecimento teórico desempenha um papel essencial nos processos de construção e avaliação da SEM, e a especificação da SEM geralmente envolve o uso de diferentes conjuntos de variáveis (i.e., variáveis latentes ou compostas) (GRACE; BOLLEN, 2008, p. 208).

Modelos conceituais foram construídos para testar as hipóteses presentes neste trabalho, no geral hipóteses relacionadas aos mecanismos que conduzem o estoque de carbono do solo. É característico do SEM que a prioridade não seja dada à hipótese nula (H_0), mas sim a um ou mais modelos a priori. Assim, para testar a adequação dos dados aos modelos conceituais construídos, foi utilizado o valor do qui-quadrado (χ^2) para o ajuste dos modelos e para avaliar as diferenças não significativas entre as covariâncias esperadas e observadas ($p > 0.05$). Os SEMs foram rodados com base na estimativa de máxima verossimilhança (maximum likelihood) e os coeficientes de caminho padronizados (β) de acordo com Bollen (1989) foram calculados, esses

coeficientes podem ser interpretados como a mudança na variável resposta quando a variável explanatória muda por um desvio padrão, muito similar ao índice de correlação r .

5. Efeito da exploração de madeira na dinâmica florestal

5.1 Introdução

As florestas tropicais cobrem cerca de 10% da superfície terrestre, mas armazenam 25% do carbono terrestre global e representam 34% da produtividade primária bruta terrestre (BONAN, 2008; LEWIS et al., 2009; MALHI, 2012). Desta maneira, as florestas tropicais, e principalmente a floresta amazônica apresentam destaque nas políticas de mitigação de mudanças climáticas como o programa de Redução de Emissões de Desmatamento e Degradação Florestal (REDD+) (BONAN, 2008; HOUGHTON, 2005). Nessas florestas, apenas 2% das árvores com os maiores troncos (i.e. árvores majestosas) representam pelo menos 27% da biomassa epígea (CLARK; CLARK, 1996; LINDENMAYER; LAURANCE; FRANKLIN, 2012; SLIK et al., 2013) e podem determinar em grande parte o total de carbono sequestrado acima do solo (HOUGHTON, 2005), além de influenciar a estabilidade de carbono no solo e na serapilheira (ARAGÃO et al., 2009).

Uma das maiores causas da degradação florestal, e consequentemente da perda de carbono tanto da biomassa epígea como do solo é o corte seletivo de árvores sem o planejamento e supervisão adequados (PUTZ et al., 2008). O Brasil, notadamente a Amazônia, é hoje um grande exportador e consumidor interno de madeira explorada de florestas naturais (SABOGAL et al., 2006), entretanto, desde a década de 1950 a exploração de madeira florestal na América latina tem sido efetuada sem um planejamento próprio e pode ter liberado anualmente ~ 0.1 Gt de carbono na atmosfera (PUTZ et al., 2008).

Enquanto a produção de madeira nos trópicos cobre uma área estimada de ~ 400 milhões de hectares (BLASER et al., 2011), um dos maiores desafios das práticas de exploração florestal existentes permanece na necessidade de identificar técnicas, planejamento e suporte apropriados para que a exploração seja capaz de preservar o funcionamento ecossistêmico (GUARIGUATA; BALVANERA, 2009; PUTZ et al.,

2008). Além disso, ter a capacidade de prever as respostas das explorações de madeira frente as mudanças climáticas globais (FEELEY et al., 2007; MALHI et al., 2008) desafia os cientistas. Entretanto, apesar de alguns estudos mostrarem os efeitos de práticas de exploração de baixo impacto (RIL) nos estoques de biomassa epígea e diversidade de espécies (MAZZEI et al., 2010; SISTI et al., 2004), poucos estudos mostram os efeitos da exploração madeireira nas características da serapilheira e do solo, que podem refletir no funcionamento florestal em longo prazo (PONGE, 2013).

Estudos têm mostrado que o volume retirado de biomassa epígea utilizando técnicas de RIL pode ser recuperado em 15 anos, quando se limita a exploração em 3 árvores ha⁻¹, porém quando a exploração dobra, o tempo de recuperação pode chegar a 50 anos (MAZZEI et al., 2010). Isso porque a derrubada de mais árvores abre clareiras maiores e estudos mostram que a dinâmica florestal em clareiras é diferente em comparação ao interior não afetado da floresta (VASCONCELOS; LUIZÃO, 2004). Por exemplo, a decomposição da serapilheira em clareiras recém-abertas tende a diminuir inicialmente devido as novas condições de luz, umidade e aporte de material lenhoso (NASCIMENTO; LAURANCE, 2006), porém com o passar do tempo a decomposição aumenta significativamente devido a colonização microbiana (RANTALAINEN et al., 2004) favorecendo a emissão de CO₂ além de afetar as características químicas (i.e. fertilidade, estoque de carbono e teores de nitrogênio) do solo (HUYSEN; PERAKIS; HARMON, 2016).

Adicionalmente, estudos mostram que a abertura de clareiras devido exploração florestal favorece o recrutamento de espécies adaptadas ao novo ambiente (i.e. clareira) (MARKESTEIJN; POORTER; BONGERS, 2007), principalmente de espécies pioneiras de crescimento rápido que podem levar a um incremento de carbono na biomassa epígea (NASCIMENTO; LAURANCE, 2006). Esse incremento é positivo para as mudanças climáticas, pois sequestra carbono na biomassa epígea a curto e médio prazos (VAN DER SANDE et al., 2016). Porém espécies de crescimento rápido, no geral, apresentam tempo de vida menor, isto é alta taxa de mortalidade, que pode reduzir o balanço de carbono na biomassa epígea da comunidade de espécies em nível regional em longo prazo (BRIENEN et al., 2015).

Para desvendar os efeitos da exploração florestal nos atributos da vegetação e da serapilheira-solo, avaliou-se dois níveis de exploração florestal abrangendo árvores

cortadas com diâmetro na altura do peito > 45 e > 55 cm em uma floresta tropical amazônica. Esse estudo, questiona se há efeito da exploração florestal nos atributos da vegetação e do perfil serapilheira-solo com consequências para funcionamento florestal após 30 anos de exploração? Foram utilizados atributos da vegetação como a diversidade e a biomassa epígea e atributos do perfil serapilheira-solo como as características químicas das camadas da serapilheira e do solo para avaliar o impacto da exploração de árvores no funcionamento florestal.

5.2 Resultados

5.2.1 Atributos da vegetação

Os índices de diversidade avaliados não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos, indicando que a diversidade de espécies não é afetada pela exploração florestal de longo prazo (30 anos) como mostrado na Figura 14.

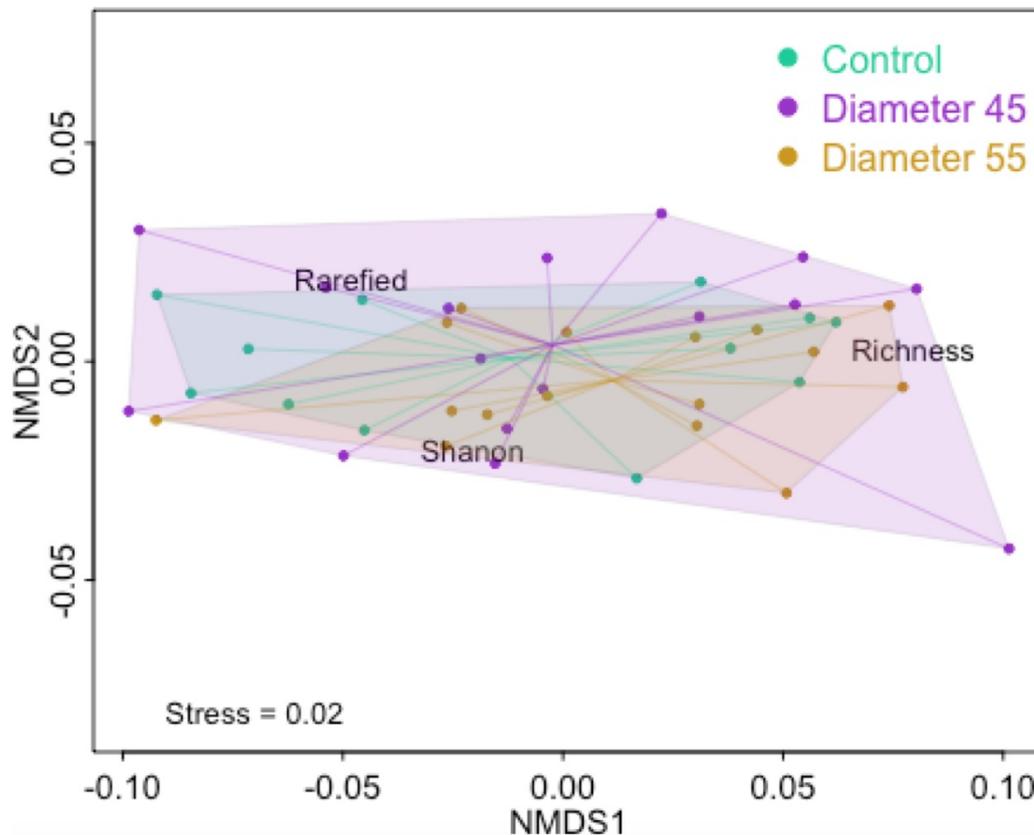


Figura 14: Ordemamento multidimensional da diversidade de espécies

A figura 14 mostra o ordenamento multidimensional dos índices de diversidade calculados, a riqueza de espécies (richness), o índice de Shannon e o índice de rarefação (rarefied) em função dos tipos de exploração florestal. Os tipos de exploração florestal compreendem os tratamentos controle (control), diâmetro > 45 cm (diameter 45) e diâmetro > 55 cm (diameter 55). Na figura 14 os pontos individuais mostram o número (n) de parcelas em cada tratamento, os pontos estão conectados ao centroide, isto é a média, de cada tratamento. A área sombreada na Figura 14 corresponde a variabilidade conjunta dos índices de diversidade e cada cor das áreas sombreadas na Figura 14, verde, roxo e amarelo correspondem aos respectivos tratamentos controle, diâmetro > 45 cm e diâmetro > 55 cm). Os tratamentos são dissimilares quando não existe sobreposição ou quando a sobreposição é mínima. As variáveis dos índices de diversidade aumentam em proporção quanto mais distantes do eixo 0.0 para qualquer direção dos eixos cartesianos.

No geral, foi encontrado uma clara diferenciação dos índices de diversidade entre os níveis de exploração e o controle ao longo dos dois eixos da NMDS (VPM, $p = 0.26$), como indicado pela grande sobreposição das superfícies sombreadas entre todos os tratamentos (Figura 14). A superfície sombreada foi maior para o tratamento com diâmetro > 45 cm, indicando que a variação da diversidade de espécies foi maior nesse tratamento em comparação ao tratamento controle e diâmetro > 55 cm, como mostra a Figura 14 e a Tabela 2. A posição das variáveis dos índices de diversidade entre as coordenadas do NMDS mostra que a riqueza (richness) apontou na direção do tratamento com diâmetro > 55 cm, isso é evidenciado pela proximidade da posição da riqueza com o centroide do tratamento com diâmetro > 55 cm. Quando consideramos as variáveis dos índices de diversidade em detalhe a exploração no com diâmetro >55 cm é caracterizada pela maior diversidade de espécies (Tabela 2).

No que se refere a biomassa epígea, esta não apresentou diferença significativa entre os tratamentos em comparação com o controle, a Figura 15 mostra a média e o desvio padrão da biomassa epígea nos tratamentos estudados: controle (control), diâmetro > 45 cm (diameter_45) e diâmetro > 55 cm (diameter_55). Os pontos sombreados dispersos ao longo do eixo das ordenadas na Figura 15 para cada tratamento representam o número de parcelas amostradas e a variabilidade da

biomassa epígea. Os tratamentos estudados não diferem significativamente em comparação ao controle pelo teste de Dunnett como mostra a Figura 15. Como mostra a Tabela 2 os tratamentos diâmetro > 45 cm e diâmetro > 55 cm apresentam biomassa epígea aproximadas, 273 e 287 Mg ha⁻¹ respectivamente. O tratamento controle apresentou uma biomassa maior 357 Mg ha⁻¹ em comparação com os outros tratamentos, contudo o desvio padrão é relativamente alto nos três tratamentos (Figura 15 e Tabela 2).

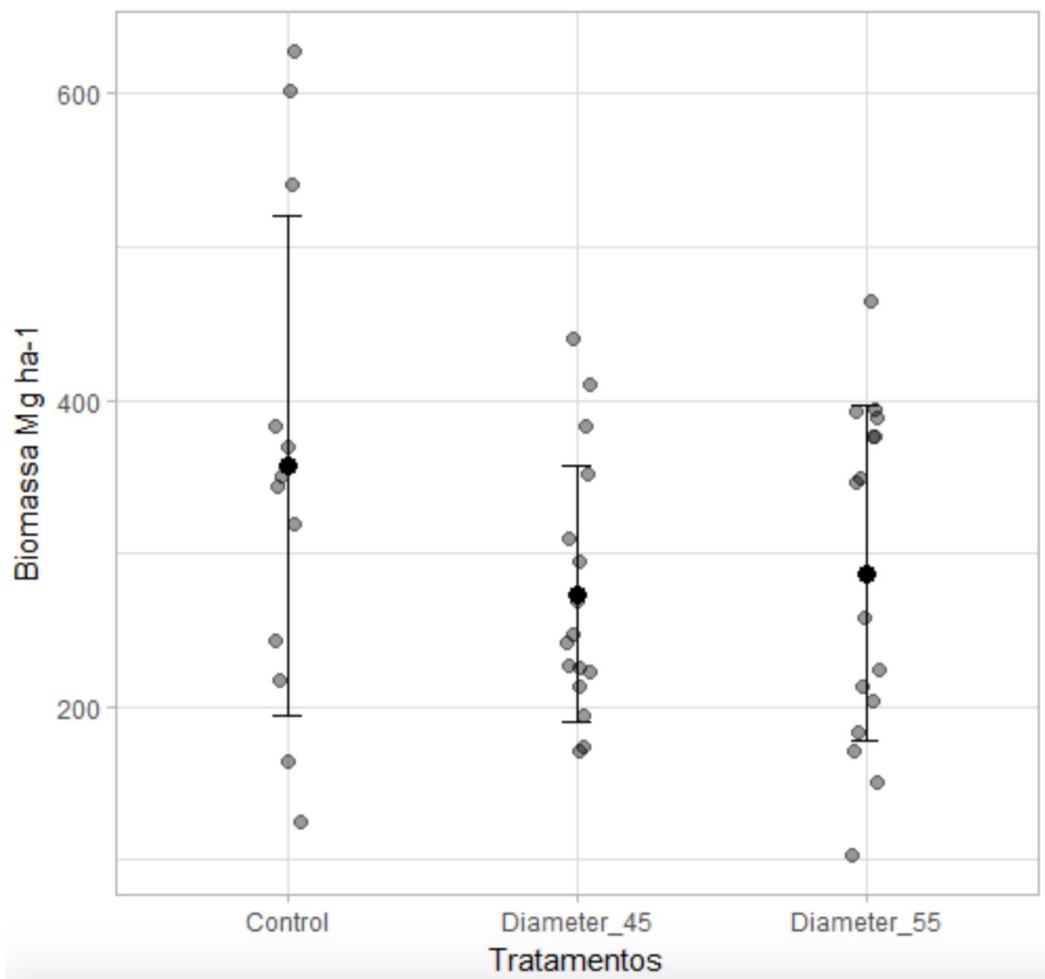


Figura 15: Valores médios da biomassa epígea entre os tratamentos.

Tabela 2: Valores médios e desvio dos atributos da vegetação, serapilheira e solo.

Tratamento	Controle		Diâmetro > 45 cm		Diâmetro > 55 cm	
Riqueza	31.5	± 6.1	31.6	± 6.2	32.6	± 4.2
Shannon	3.2	± 0.2	3.2	± 0.3	3.2	± 0.1
Rarefação	22.5	± 1.5	22.2	± 3.0	22.01	± 1.4
Biomassa epígea Mg ha ⁻¹	357.2	± 163.2	273.6	± 84.0	287.3	± 109.9
Densidade madeira cm ³ g ⁻¹	0.6	± 0.03	0.6	± 0.04	0.6	± 0.03
SLA cm ² g ⁻¹	136.4	± 8.1	139.5	± 12.8	148.3	± 17.1
N foliar %	2.2	± 0.1	2.2	± 0.1	2.3	± 0.1
P foliar %	0.1	± 0.01	0.1	± 0.01	0.1	± 0.02
C: N foliar	24.3	± 2.4	24.5	± 2.1	23.5	± 2.9
N: P foliar	23.6	± 3.7	23.5	± 2.08	22.5	± 2.2
OL_Ca g kg ⁻¹	5.6	± 1.3	6.7	± 2.1	7.1	± 1.8
OL_Mg g kg ⁻¹	1.5	± 0.3	1.5	± 0.3	1.5	± 0.5
OL_Mn g kg ⁻¹	0.2	± 0.09	0.2	± 0.1	0.2	± 0.08
OL_P g kg ⁻¹	0.2	± 0.04	0.3	± 0.03	0.3	± 0.05
OL_K g kg ⁻¹	1.0	± 0.2	1.2	± 0.5	1.1	± 0.4
OL_C g kg ⁻¹	44.7	± 1.4	45.0	± 1.3	44.1	± 3.6
OL_N g kg ⁻¹	1.7	± 0.1	1.8	± 0.1	1.8	± 0.2
OL_C: N	26.3	± 2.9	24.9	± 2.6	24.4	± 3.4
OF_Ca g kg ⁻¹	4.9	± 1.6	6.4	± 1.6	7.1	± 1.8
OF_Mg g kg ⁻¹	0.8	± 0.1	0.9	± 0.2	0.9	± 0.2
OF_Mn g kg ⁻¹	0.3	± 0.3	0.2	± 0.1	0.2	± 0.07
OF_P g kg ⁻¹	0.2	± 0.05	0.3	± 0.04	0.3	± 0.03
OF_K g kg ⁻¹	0.5	± 0.1	0.6	± 0.09	0.6	± 0.1
OF_C g kg ⁻¹	38.0	± 3.6	40.2	± 2.1	40.2	± 1.6
OF_N g kg ⁻¹	1.6	± 0.1	1.9	± 0.1	1.8	± 0.1
OF_C: N	22.6	± 2.5	21.3	± 1.5	22.4	± 2.2
V %	14.7	± 2.8	15.3	± 5.5	14.3	± 4.0
T Cmolc kg ⁻¹	10.5	± 1.9	10.7	± 2.8	11.3	± 1.1
N %	1.8	± 0.5	2.2	± 0.6	2.3	± 0.2
P mg kg ⁻¹	3.2	± 1.1	4.7	± 1.6	4.1	± 1.0
N: P solo	0.6	± 0.1	0.4	± 0.1	0.6	± 0.1
Estoque carbono Mg ha ⁻¹	23.0	± 3.5	24.7	± 5.2	25.8	± 3.4

5.2.2 Atributos da serapilheira-solo

As características químicas da camada OL das formas de húmus avaliadas não apresentaram variabilidade significativa entre os tratamentos, indicando que qualidade química da camada recém-depositada não é fortemente afetada pela exploração florestal, após 30 de sucessão florestal, como mostrado na Figura 16 – A relativa ao ordenamento multidimensional dos atributos químicos da camada OL das formas de húmus que incluem os nutrientes: Mn, Mg, Ca, K, N, P e C.

No geral, não foi encontrado uma clara diferenciação entre os tratamentos ao longo do espaço bidimensional do NMDS (VPM, $p = 0.16$), como indicado pela sobreposição das superfícies sombreadas na Figura 16 - A. As superfícies sombreadas apresentam áreas equivalentes, indicando que a variação das características químicas da camada OL das formas de húmus é similar entre todos os tratamentos estudados.

Com relação à camada OF das formas de húmus, as características químicas também não apresentaram diferença entre os tratamentos estudados, indicando que a camada OF em estágio mais avançado de decomposição também não é afetada pela exploração florestal (Figura 16 - B). No geral, não houve uma diferença na qualidade química da camada OF entre os tratamentos estudados (VPM, $p = 0.09$), como indicado pela relativa sobreposição das superfícies sombreadas. O tratamento controle apresentou a maior superfície sombreada, indicando maior variação das características químicas da camada OF das formas de húmus em relação aos outros tratamentos. A posição das variáveis químicas da camada OF nas coordenadas do ordenamento NMDS mostram que os teores de Ca estão opostos ao tratamento controle, indicando que este tratamento apresenta os menores teores de Ca em comparação aos outros tratamentos.

Com relação as características químicas do solo a Figura 16 – C mostra os resultados da ordenação das características químicas do solo na profundidade de 0-15 cm, como o nitrogênio (N soil), fósforo (P soil), saturação de bases (BS), capacidade de troca catiônica (CEC) em função dos tipos de exploração florestal. As características químicas do solo na profundidade de 0-15cm não apresentam variabilidade entre os tratamentos, indicando que a fertilidade do solo e os estoques de carbono não são afetados pela exploração florestal. No geral, não existe uma clara

diferenciação das características químicas do solo entre os tratamentos estudados (VPM, $p = 0.11$), como indicado pela relativa sobreposição das superfícies sombreadas entre todos os tratamentos. Em função de uma amostra deslocada, a superfície sombreada foi maior para o tratamento com diâmetro > 45 cm, evidenciando que a variação das características químicas nesse tratamento é maior em comparação aos demais.

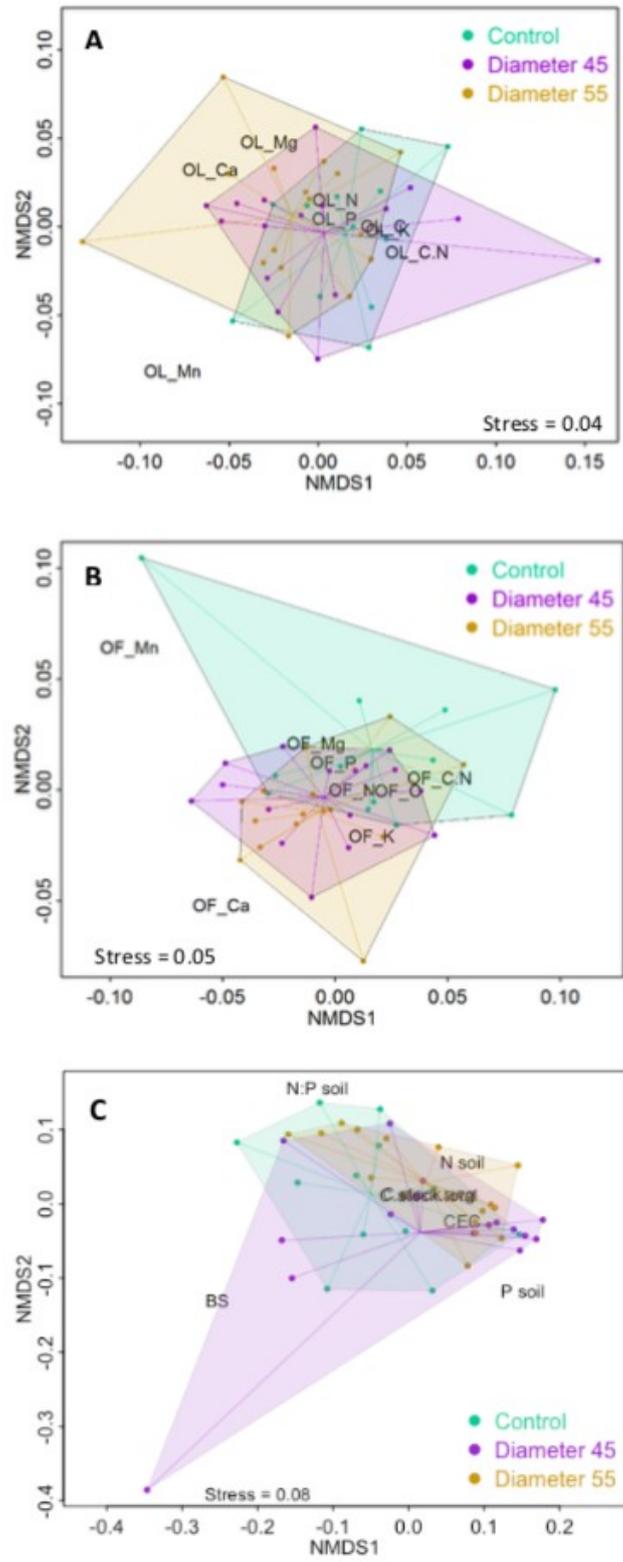


Figura 16: Ordenamento multidimensional das formas de húmus e do solo.

5.3 Discussão

5.3.1 Efeito da exploração florestal na diversidade de espécies

Os valores dos índices de diversidade calculados são similares com outros estudos na floresta amazônica (LACERDA; KANASHIRO; SEBBENN, 2008; MALHI et al., 2006). Além disso, nenhum dos três índices de diversidade variou com o tipo de exploração florestal estudada como mostra a Figura 14, mostrando pouca evidência de que a diversidade é afetada pela exploração de madeira em florestas tropicais. Isso pode estar relacionado com a teoria da complementariedade de nichos que prevê que a alta diversidade de espécies leva a facilitação, redução da competição e/ou a alta eficiência no uso dos recursos minerais aumentando o recrutamento de novas espécies e o crescimento dos indivíduos (TILMAN, 1999), que pode favorecer a manutenção do número de espécies ao longo dos anos.

Trabalhos prévios têm mostrado que exploração de madeira utilizando técnicas de impacto reduzido não apresentam efeito negativo no recrutamento de espécies pioneiras (GOURLET-FLEURY et al., 2013) tampouco impacto nas espécies dominantes. Isto se deve em função da demanda por luminosidade promovida pela exploração que aumenta o recrutamento das espécies pioneiras na comunidade local (MAZZEI et al., 2010). Neste estudo, em termos de abundância relativa não houve diferenças entre as espécies pioneiras e as dominantes. Fleury et al., (2013) mostraram que o distúrbio causado pela exploração apresenta um fraco efeito negativo na diversidade das espécies não tolerantes a luz, contudo compensado pelo incremento de espécies pioneiras colonizadoras dos espaços luminosos, resultando em nenhum efeito no total de diversidade da área estudada que corresponde a uma floresta tropical Africana.

Neste trabalho não foi possível avaliar separadamente o efeito da exploração entre espécies pioneiras e espécies dominantes, porém o pouco ou nenhum efeito da exploração florestal na diversidade total de espécies confirma o efeito fraco da exploração em florestas tropicais com alta diversidade de espécies. Contudo, o fato deste trabalho ter sido conduzido dentro de uma unidade de conservação com elevada capacidade de provimento de propágulos e agentes dispersores pode ter favorecido a aceleração do processo sucessional (LOHBECK et al., 2013).

Adicionalmente, Cannon et al., (1998) em um estudo em vasta área de floresta tropical da indonésia mostraram que a exploração de baixo impacto tem fraco efeito na diversidade de espécies, no estudo oito anos após a exploração as áreas recuperaram a diversidade prévia. Todavia, a classe de diâmetro que mais contribuiu para o incremento da diversidade prévia foi a de 20-40cm, corroborando os resultados de Mazzei, et al., (2010) para biomassa epígea, pois no estudo de Mazzei, et al., (2010) após a exploração, limitada a três árvores por hectare, a classe de árvores entre 20-50cm de diâmetro foi a responsável pela recuperação em 15 anos da biomassa epígea explorada. Similarmente, Cannon et al., (1998) mostraram que dentre diversos índices de diversidade testados, o índice de rarefação foi o melhor em comparar as áreas exploradas e não exploradas, similar a associação da rarefação ocorrida com o tratamento controle (Figura 14). Isso se deve porque outros índices de diversidade podem falhar em estimar a diversidade de espécies em áreas com alta densidade e heterogeneidade.

Futuros estudos devem considerar estabelecer mais especificamente como a diversidade é afetada pela exploração de baixo impacto considerando espécies pioneiras e dominantes para definir a participação de cada classe no total da diversidade florestal. Ademais, considerar avaliar a eficiência na utilização dos recursos ambientais de ambas as classes, a fim de associar a teoria da complementariedade de nichos com as diferentes espécies colonizadoras.

5.3.2 Dinâmica da biomassa epígea nas áreas exploradas

A biomassa epígea apresenta uma dinâmica que pode estar associada a intensidade da exploração. Os resultados deste trabalho mostram que mesmo após 30 anos as áreas exploradas não recuperaram a biomassa epígea (Figura 15), evidenciando o forte efeito da extração na dinâmica da biomassa epígea em ambientes tropicais. Contudo Mazzei et al., (2010) mostraram que a exploração que limitou a retirada de três árvores por hectare utilizando RIL em floresta tropical amazônica recuperou a biomassa epígea extraída em quinze anos. Neste estudo, a exploração florestal de madeira não limitou o número de árvores a serem exploradas, mas sim o volume total de madeira explorado por hectare que foi de 73 m³. Isso representa uma

exploração de aproximadamente quatro a seis árvores por hectare o que pode ter influenciado a diferença nos resultados entre os trabalhos.

Em estudo realizado na Malásia, Pinard e Putz (1996) relataram que limitando o número de árvores por exploração e não o volume de madeira extraído, o uso das técnicas RIL reduziram as perdas de biomassa epígea em 50%. Portanto, é provável que a limitação da exploração por volume não seja adequada para garantir a recuperação da biomassa extraída em médio e longo prazo. Isso pode estar relacionado ao fato de que limitando o volume de madeira o número de árvores extraídas seja maior favorecendo o aumento de clareiras e consequentemente luminosidade no interior da floresta. Entretanto, apesar do aumento de luminosidade favorecer o aumento da diversidade de espécies por recrutamento de pioneiras (CANNON; PEART; LEIGHTON, 1998), grandes áreas abertas com alta luminosidade parecem reduzir o ganho de biomassa (MAZZEI et al., 2010; SIST et al., 2014).

O nível de exploração das técnicas de RIL parece ser a chave para entender a dinâmica da vegetação, pois aumentar o nível de exploração parece aumentar a diversidade, mas reduzir o ganho de biomassa. Essa dinâmica pode estar relacionada a competição entre espécies que ocorrem nas áreas após a exploração. Peña-claros et al., (2008) estudando diferentes níveis de exploração utilizando as técnicas RIL, com ou sem tratamentos silviculturais (i.e., controle de cipós e invasoras), mostraram que os tratamentos silviculturais adicionado as técnicas RIL são mais propensos a resultar em uma porcentagem maior de volume de madeira recuperado após o primeiro ciclo de corte do que a utilização do RIL sozinho.

5.3.3 Efeito da exploração florestal nos atributos da serapilheira-solo

A hipótese deste trabalho para o efeito da exploração florestal nos atributos da serapilheira-solo é que a exploração florestal altere as características químicas das formas de húmus, como resultado do recrutamento de novas espécies e da qualidade do novo material decíduo, isto é do material foliar oriundo das espécies pioneiras. Por outro lado, espera-se que as características químicas do solo das áreas exploradas apresentem uma redução de fertilidade, como resultado do requerimento de nutrientes pelas espécies recrutadas e uma redução no processo de decomposição.

Os níveis de exploração não apresentaram diferenças para as características químicas da camada OL em relação ao controle (Figura 16), evidenciando que a dinâmica de sucessão após a exploração, ou não alterou a qualidade química do input de material decíduo ou foi resiliente em recuperar a mesma característica química pré-exploração. Estudos mostram que a camada OL da serapilheira é claramente afetada pela idade da floresta (TRAP et al., 2011b), florestas mais jovens exibem material decíduo mais lábil que facilita a decomposição reduzindo os nutrientes da camada OL, contudo essa evidência é contrária aos resultados encontrados na Figura 16.

A floresta controle, muito mais antiga, não apresentou maior conteúdo de nutrientes em relação às áreas exploradas mais novas. O tempo de avaliação pode ter sido determinante para igualar as características químicas da camada OL, florestas de 30 anos podem estar maduras o suficiente para igualar as características químicas das folhas decíduas em comparação com florestas com o dobro da idade (SCHILLING et al., 2016). Entretanto, devido à falta de inventários da camada OL em diferentes cronosequências de tempo (e.g., 5, 10, 20, 30), esse resultado deve ser interpretado com cautela. De fato, os dados não mostram diferença da camada OL entre os tratamentos, contudo estudos mostram que a plasticidade de adaptação a novos ambientes de algumas espécies pode ser rápida (MARTÍNEZ-GARZA; BONGERS; POORTER, 2013; MOLES et al., 2014).

Por outro lado, o recrutamento de espécies e a competição por recursos nas áreas exploradas propicia uma demanda por nutrientes para sustentar o crescimento, resultando em uma redução na fertilidade do solo das áreas exploradas (DAVIDSON; MARTINELLI, 2013; VITOUSEK et al., 1993). Contudo, os dados não sustentam essa hipótese, contrariamente as áreas controle e com diâmetro > 45 cm são bem similares em relação a fertilidade do solo (Figura 16 – C). Esses resultados podem novamente estar relacionados com o tempo da exploração, nos anos após a exploração a demanda por nutrientes pode ter sido alta, mas reduziu sequencialmente à medida que a floresta cresceu igualando as características químicas das camadas das formas de húmus mesmo em diferentes estágios de decomposição (Figura 16 A-B).

Contudo, a demanda por nutrientes das plantas nas áreas exploradas poderia aumentar a competição com a comunidade microbiana por nutrientes (LLOYD et al., 2001), isso favoreceria a liberação de enzimas por parte dos microrganismos para

decompor e mineralizar os nutrientes da matéria orgânica e da camada OF das formas de húmus (OLANDER; VITOUSEK, 2000), tendo como resultado um aumento dos nutrientes no solo. Esse processo poderia levar em curto e longo prazo a uma similaridade dos nutrientes do solo entre os tratamentos, porém existe uma diminuição dos nutrientes da camada OF das áreas exploradas em comparação ao controle. Em síntese os resultados das características químicas das formas de húmus e do solo parecem corroborar a ideia de que a resiliência das florestas tropicais é rápida e dinâmica (PRESCOTT, 2010).

6. Associação entre propriedades da vegetação e perfil serapilheira-solo.

6.1 Introdução

As florestas tropicais contêm cerca de 25% do carbono (C) na biosfera terrestre (BONAN, 2008), parte desse carbono é dividido entre diferentes compartimentos, como a biomassa, serapilheira e solo (GRACE; MITCHARD; GLOOR, 2014). Dentre esses compartimentos, o carbono do solo representa uma parte significativa (STOCKMANN et al., 2013), portanto, mesmo a liberação de pequena proporção pode causar variações importantes nas concentrações atmosféricas de gases de efeito estufa (LEHMANN; KLEBER, 2015). Por isso, o carbono do solo na floresta tropical desempenha um papel importante em relação às mudanças climáticas com impacto no balanço global de carbono (CROWTHER et al., 2016; MALHI, 2012). No entanto, ainda existe muita incerteza sobre os caminhos que impulsionam a estabilização do carbono no solo em ecossistemas tropicais florestais.

O corpo existente de pesquisa sugere que as características da serapilheira são os fortes controladores da estabilização do carbono no solo (CASTELLANO et al., 2015; COTRUFO et al., 2015; FANIN; BERTRAND, 2016; PAUL, 2016), isso devido ao papel dos processos biológicos e químicos que convertem materiais vegetais mortos em pequenos produtos orgânicos que podem se associar aos minerais do solo (COTRUFO et al., 2013; PAUL, 2016) contribuindo para a estabilização do carbono no solo.

Por exemplo, a estequiometria do carbono: nitrogênio: fósforo (C: N: P), que em última instância representa a qualidade da serapilheira, tem um forte controle sobre as taxas de decomposição (BERG, 2014). A baixa qualidade da serapilheira que compreende características químicas relacionadas com o baixo teor de nitrogênio e fósforo ou o alto teor de carbono na forma da lignina geralmente são chamadas de recalcitrante e apresentam baixas taxas de decomposição potencialmente favoráveis ao aumento do carbono do solo a longo prazo (PRESCOTT, 2010).

As mudanças na qualidade da serapilheira podem ser comparadas usando as razões C: N e N: P (GÜSEWELL, 2004) e geralmente resultam em mudanças na emissão de dióxido de carbono (CO₂) que é liberado pela respiração microbiana (ZHOU et al., 2015), mineralização líquida de nutrientes (HUYSEN; PERAKIS; HARMON, 2016) e pela atividade de enzimas (FOUDYL-BEY; BRAIS; DROUIN, 2016) resultando em efeitos positivos e/ou negativos na estabilização do carbono do solo.

Adicionalmente, os processos biológicos envolvendo as atividades enzimáticas extracelulares dos ciclos do carbono e nitrogênio, podem influenciar múltiplos mecanismos relacionados à degradação da matéria orgânica (WARING, 2013), mineralização e humificação do carbono (BURNS et al., 2013) que, em última análise, também podem contribuir para a estabilização do carbono no solo. A região do solo em contato com o crescimento de raízes (i.e., a rizosfera) é ativa nas secreções de diferentes enzimas e exibe populações densas de microrganismos de vida livre (MARGALEF et al., 2017). Portanto, a rizosfera contém quantidades significativas de enzimas extracelulares responsáveis pela síntese do carbono. As enzimas extracelulares também podem ser estabilizadas na matriz físico-química do solo (i.e., óxidos de ferro, alumínio e teor de argila) levando a uma interação mais complexa do carbono no solo (CALDWELL, 2005).

Como pode ser visto, esses estudos enfatizam o papel das dinâmicas químicas, biológicas e físicas da serapilheira e solo em ecossistemas terrestres para explicar a formação de matéria orgânica do solo (MOS) e os processos de decomposição que contribuem ou não para a estabilização do carbono no solo.

Por outro lado, alguns estudos dão atenção à dinâmica dos estoques de carbono na biomassa epígea. Estes estudos exploram os efeitos de diferentes

gradientes ambientais abióticos (i.e., precipitação, fertilidade do solo, temperatura, etc.) e de fatores bióticos (i.e., diversidade de espécies e traços funcionais) para explicar a produtividade e o estoque da biomassa epígea e seus efeitos sobre as mudanças climáticas globais (GRACE et al., 2016; POORTER et al., 2015; ROSCHER et al., 2012; VAN DER SANDE et al., 2016).

Os traços funcionais das espécies são características morfológicas, fisiológicas ou fenológicas medidas a nível individual (i.e., teor de nitrogênio e fósforo na folha verde da árvore) que representam a estratégia da espécie na aquisição e uso de recursos. Esses traços funcionais são mensurados em nível de espécie, mas normalmente são extrapolados ao nível da comunidade (VIOLLE et al., 2007).

Por exemplo, a estratégia da comunidade de espécies para adquirir e usar recursos varia em diferentes condições ambientais (i.e., diferenças em temperatura, precipitação e solo) (LOHBECK et al., 2015) e pode levar a diferentes concentrações de nutrientes nas folhas das árvores, isso resulta em uma capacidade fotossintética diferente em cada ambiente (BAHAR et al., 2017) que pode afetar o crescimento das espécies e o acúmulo de biomassa epígea pela comunidade (FINEGAN et al., 2015; ROSCHER et al., 2012). Tilman (1999) argumenta que uma grande diversidade de espécies pode aumentar a eficiência da utilização de recursos pela comunidade de plantas, devido a complementaridade de nichos ou facilitação entre espécies, resultando em um efeito independente sobre o acúmulo da biomassa epígea (POORTER et al., 2015). Além disso, alguns estudos tentam destacar as influências diretas dos fatores bióticos na estabilização do carbono do solo. A ideia geral desses estudos surge das evidências de que a riqueza de espécies (e.g., Riqueza, Shannon, rarefied richness) aumenta a eficiência pela qual as espécies assimilam os recursos inorgânicos (CARDINALE et al., 2011). Em um estudo usando oito espécies de gramíneas em ambiente temperado Cong et.al., (2014) descobriram que o aumento da diversidade favorece a estabilidade do ecossistema e a dinâmica de nutrientes, aumentando o armazenamento do carbono no solo, embora esse estudo tenha considerado ecossistemas muito simples.

Coletivamente, esses estudos relatam os efeitos dos fatores bióticos ou da qualidade da serapilheira nos estoques de carbono do solo, mas eles não avaliam como os efeitos conjuntos dos fatores bióticos através da serapilheira podem revelar

mecanismos da estabilização do carbono no solo. Até o momento nenhum estudo combinou os efeitos integrados, na perspectiva ecossistêmica, de fatores bióticos e características de serapilheira para explicar o estoque do carbono do solo em ecossistemas de florestas tropicais.

Para desvendar os efeitos dessas relações integradas, foi utilizado a modelagem de equações estruturais (HOYLE, 2012) usando variáveis compostas (GRACE; BOLLEN, 2008), em uma hipótese de processos múltiplos para a avaliação do carbono no solo. Neste estudo, avaliou-se como os fatores bióticos através do perfil de serapilheira afetam o carbono do solo e quais são os principais mecanismos? A figura 17 mostra o modelo conceitual utilizado para avaliar os efeitos diretos esperados dos índices de vegetação (i.e., diversidade, biomassa, nutrientes da folha) e dos índices do perfil de serapilheira-solo (i.e., qualidade da serapilheira, atividades enzimáticas e textura) no estoque de carbono no solo. As linhas sólidas representam efeitos positivos esperados. Os efeitos esperados da diversidade e dos nutrientes das folhas (i.e., teor de nitrogênio e fósforo) são positivos na biomassa epígea e também na qualidade de serapilheira. Acredita-se que a biomassa epígea por sua vez afete positivamente a atividade enzimática do solo e o estoque de carbono, isso através do ciclo de crescimento das raízes. Dependendo da qualidade da serapilheira as taxas de decomposição podem aumentar ou diminuir, o que afeta positivamente ou negativamente os estoques de carbono. Para entender e avaliar as relações propostas na figura 17, utilizou-se SEM tendo como base teórica as propostas de interpretação dos efeitos esperados para o modelo conceitual proposto destacado na Tabela 3.

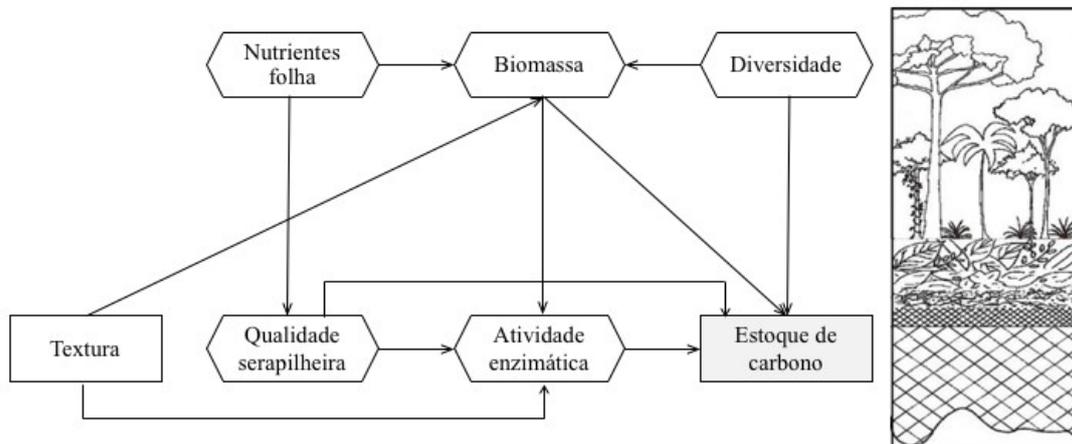


Figura 17: Modelo conceitual das equações estruturais

Tabela 3: Proposta de interpretação dos efeitos entre as variáveis do modelo conceitual

Efeito	Proposta de interpretação
Diversidade → Estoque de carbono	A alta diversidade influencia potencialmente a produtividade, a estabilidade e a dinâmica de nutrientes do ecossistema, aumentando a estabilização do carbono do solo a longo prazo.
Biomassa → Estoque de carbono	Aumento da biomassa contribui para a entrada de carbono abaixo do solo via crescimento radicular.
Atividade enzimática → Estoque de carbono	A atividade enzimática quebra a matéria orgânica levando, em última análise, a mineralização e humificação.
Qualidade da serapilheira → Estoque de carbono	Serapilheira recalcitrante ou lábil afeta as taxas de decomposição com impacto na estabilização do carbono do solo. Serapilheira recalcitrante diminui a taxa de decomposição, aumentando os estoques de carbono do solo.
Biomassa → Atividade enzimática	A biomassa favorece o crescimento das raízes, que por sua vez é frequentemente co-localizado por enzimas.
Qualidade da serapilheira → Atividade enzimática	A qualidade serapilheira afeta a resposta microbiana para produzir enzimas.
Textura → Atividade enzimática	Contribui com proteção física (i.e., oclusão) nos agregados do solo e na adsorção de enzimas na fase mineral do solo.
Textura → Biomassa	Restringe a produção de biomassa por controlar o acesso à água.
Nutrientes da folha → Biomassa	Uma grande dominância de espécies com altas concentrações de nutrientes aumenta o crescimento.
Diversidade → Biomassa	A diversidade aumenta a complementaridade de nichos e reduz o efeito de dependência negativa aumentando a produtividade (biomassa).
Nutrientes da folha → Qualidade da serapilheira	A concentração de nutrientes na folha determina o nutriente na serapilheira

A SEM fornece aos cientistas uma capacidade para avaliar questões complexas sobre sistemas ambientais em modelos conceituais. Um primeiro passo para avaliar esses problemas complexos na SEM é através da definição das variáveis teóricas

relevantes a serem utilizadas e as suas hipóteses de interconexão, que representam as expectativas estatísticas gerais que corroboram às ideias teóricas (HOYLE, 2012). O conhecimento teórico desempenha um papel essencial nos processos de construção e avaliação da SEM e a especificação da SEM geralmente envolve o uso de diferentes conjuntos de variáveis (i.e., variáveis latentes ou compostas) (GRACE; BOLLEN, 2008). As variáveis compostas são aquelas que representam coleções de causas, ou seja, os efeitos conjuntos de diferentes variáveis observadas (i.e., variáveis medidas) (GRACE; BOLLEN, 2008). Assim extraiu-se da literatura sobre estoque de carbono do solo hipóteses para desenvolver um modelo conceitual dos mecanismos que conduzem o estoque de carbono do solo utilizando variáveis compostas como mostrado na Figura 17. A análise foi conduzida em duas etapas: (i) foram criadas variáveis compostas a partir de um conjunto de variáveis observadas, a Tabela 4 apresenta as variáveis compostas com seus respectivos conceitos sobre os processos ecossistêmicos, as variáveis observadas usadas para criar as variáveis compostas e a descrição das variáveis observadas com os valores médios e o desvio padrão. Para criar cada variável composta descrita, foi utilizado duas ou mais variáveis observadas (Tabela 4), em uma regressão múltipla tendo como variável resposta o estoque de carbono do solo. Isso permite criar variáveis compostas a partir de modelos lineares ponderados usando as estimativas da regressão múltipla (EDWARDS et al., 2000; GRACE et al., 2010; GRACE; BOLLEN, 2008). A tabela 5 mostra os detalhes do procedimento estatístico para as regressões múltiplas para a criação de variáveis compostas, onde o estoque de carbono do solo foi usado como variável resposta para a criação de todas as variáveis compostas. As variáveis compostas são apresentadas em negrito seguidas pelas variáveis observadas utilizadas em cada regressão, pelos coeficientes da regressão, desvio padrão, escore padronizado (z) e o valor de significância (p). (ii) Após a criação das variáveis compostas, as mesmas foram usadas para a modelagem SEM e os coeficientes de caminho padronizados (β) de acordo com Bollen (BOLLEN, 1989) foram calculados.

Tabela 4: Descrição das variáveis compostas e suas respectivas variáveis observadas.

Variáveis compostas	Estrutura conceitual	Variáveis observadas	Descrição das variáveis observadas	Unidades	Média	Desv. padrão
Traço de nutriente nas folhas	Representa nutrientes-chave que determinam a qualidade da folha.	N folha	Nitrogênio nas folhas	%	2.27	0.15
		P leaf	Fósforo nas folhas	%	0.10	0.01
Biomassa	Exprime o crescimento total e o ganho líquido de carbono pela comunidade vegetal.	AGB	Biomassa epígea	Mg ha ⁻¹	303.91	121.66
		BA	Área basal	m ² ha ⁻¹	30.46	8.47
Diversidade	Variabilidade da diversidade das espécies vegetais.	Riqueza	Número de espécies por área	Número/área	31.79	5.32
		Rarefied	Número de espécies /#50	Número/área	22.19	2.12
		Shannon	Índice de diversidade de Shannon		3.24	0.23
Qualidade da serapilheira	Resultado da qualidade da entrada de folhas pela comunidade de plantas e taxas de decomposição, representa a limitação de nutrientes da camada de serapilheira.	OL C: N	Nutrientes da camada OL (<3 meses)		25.05	3.01
		OL N: P	Nutrientes da camada OL (<3 meses)		58.34	8.19
		OF C: N	Nutrientes da camada OF (fragmentada)		22.09	2.20
		OF N: P	Nutrientes da camada OF (fragmentada)		58.21	8.13
Atividade enzimática integrada	Representa o potencial de degradação de material orgânico, importante para a decomposição e os estoques de carbono no solo.	β-Glucosidase	Enzima relacionada ao carbono	ug nitrophenol g ⁻¹ soil h ⁻¹	40.67	12.97
		Protease	Enzima relacionada ao nitrogênio	ug Tyrosine g ⁻¹ soil h ⁻²	726.52	380.87
Textura	Condições abióticas relacionadas às características da textura do solo.	Argila	Conteúdo de argila	%	72.59	14.72
		Estoque de carbono	Estoque total de carbono orgânico (15 cm)	Mg ha ⁻¹	12.20	1.94

Tabela 5: Estatística da criação das variáveis compostas.

Variável resposta	Variáveis explanatórias	Coefficiente.	Desvio padrão	Zz	P
Estoque de carbono					
<i>Nutrientes da folha</i>					
	Nitrogênio	2.599	4.238	0.613	0.540
	Fósforo	-27.866	52.697	-0.529	0.597
	Diversidade				
	Rarefied	-0.667	0.652	-1.023	0.306
	Shannon	0.404	9.236	0.044	0.965
	Riqueza	0.184	0.245	0.750	0.453
<i>Biomassa</i>					
	Área basal	0.293	0.174	1.682	0.093
	Biomassa epígea	-0.020	0.012	-1.660	0.097
<i>Qualidade serapilheira</i>					
	OL C: N	0.267	0.194	1.378	0.168
	OL N: P	0.232	0.071	3.265	0.001
	OF C: N	-0.362	0.258	-1.403	0.161
	OF N: P	-0.193	0.072	-2.688	0.008
<i>Atividade enzimática</i>					
	β -Glucosidase	0.095	0.042	2.283	0.022
	Protease	0.003	0.001	2.664	0.008

6.2 Resultados

O modelo SEM baseado no modelo de integração das variáveis que ligam a vegetação através do perfil serapilheira-solo ao estoque de carbono do solo mostra efeitos fortes e com diferentes mecanismos que explicam 52% da variabilidade do estoque de carbono do solo (Figura 18). A figura 18 mostra a SEM utilizando o modelo integrado que representa conexões entre variáveis da vegetação e do perfil serapilheira-solo e os efeitos diretos e indiretos no estoque de carbono do solo. As setas sólidas representam efeito significativo ($p < 0,05$) entre as variáveis na direção da seta e são acompanhadas dos coeficientes padronizados (β). As setas tracejadas não apresentam significância e nenhuma estatística é mostrada. Os valores de R^2 representam a variância explicada para a variável resposta (caixa cinza). A SEM apresenta um $\chi^2 = 3.74$ com 7 graus de liberdade e $p = 0.809$ indicando ajuste do modelo.

A Tabela 6 mostra os resultados de todos os modelos testados utilizando a SEM que consiste nos modelos apenas considerando a vegetação, no modelo que considera a serapilheira-solo e no modelo integrado para avaliar os efeitos nos estoques de carbono do solo. A Tabela 6 também apresenta as características dos modelos como os coeficientes (Coef), o erro padrão, o valor p e os coeficientes padronizados (Coef.Pad). Todos os três modelos apresentam adequação ($\chi^2 = 0,071$; $0,175$; $3,746$, $p = 0,789$; $0,676$; $0,809$ e RMSEA = $0,00$; $0,00$; $0,00$) respectivamente o modelo da vegetação, serapilheira e integrado.

Os resultados mostram que houve um efeito positivo significativo ($\beta = 0,31$, $p = 0,029$) da diversidade na biomassa epígea, que por sua vez, afeta positivamente ($\beta = 0,27$, $p = 0,032$) a atividade enzimática (Figura 18). Os efeitos positivos biomassa epígea na atividade enzimática parecem consistentes com as hipóteses de que o aumento da biomassa leva a um aumento e ciclo de raízes estimulando a atividade enzimática no solo. Além disso, o modelo SEM integrado revelou que a atividade enzimática teve efeito no estoque de carbono do solo ($\beta = 0,47$, $p = 0,00$) (Figura 18), isso não é surpreendente e está relacionado ao efeito das enzimas envolvidas na transformação da matéria orgânica, por exemplo a hidroxilação de proteínas e anéis aromáticos que levam, em última análise, a mineralização e humificação.

Os nutrientes das folhas mostraram efeito positivo ($\beta = 0,31$, $p = 0,03$) na qualidade da serapilheira, indicando que a concentração de nutrientes na folha afeta fortemente o status da qualidade da serapilheira (Figura 18). Outrossim, qualidade da serapilheira (e.g., alta razão C: N) aumenta o estoque de carbono do solo ($\beta = 0,33$, $p = 0,00$) ao reduzir as taxas de decomposição.

No geral, esses resultados indicam duas vias importantes que afetam os estoques de carbono do solo: primeiro as folhas apresentam um efeito direto na qualidade da serapilheira. Segundo a diversidade apresenta um efeito direto sobre a biomassa epígea que afeta diretamente as enzimas, que, por sua vez, afetam os estoques de carbono do solo. Essas vias são evidenciadas nos gráficos bivariados da Figura 19 a, c, k, e, g. Na Figura 19 cada ponto é uma parcela de 0,25 ha. As variáveis compostas não apresentam unidades, portanto, os eixos das ordenadas e abcissas estão em escalas padronizadas $(x - \text{média}(x)) / \text{desvio padrão}(x)$.

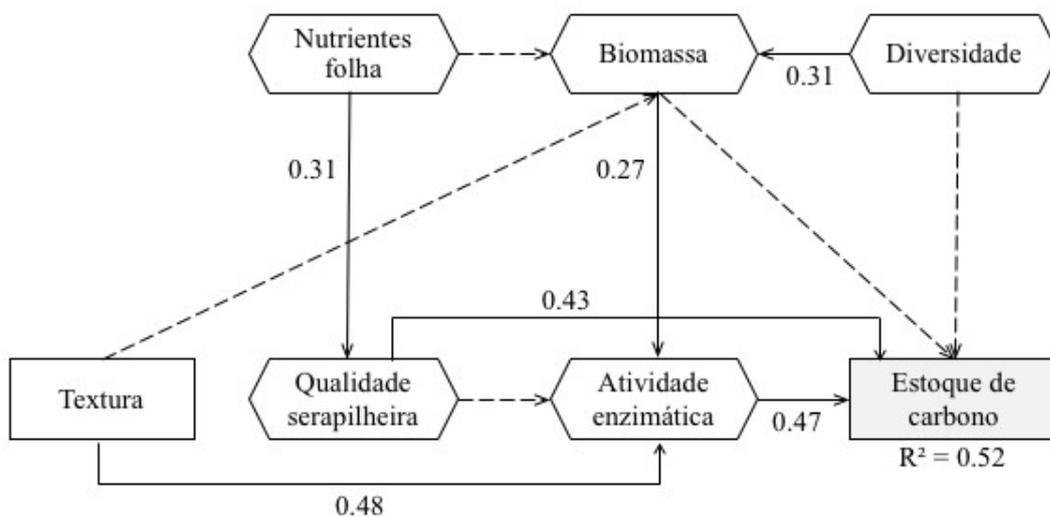


Figura 18: Efeito do modelo integrado no estoque de carbono do solo e suas principais vias.

Tabela 6: Modelos da vegetação, serapilheira-solo e integrado testados usando SEM.

Variável resposta	Variável preditora	Coef	Erro padrão	Coef. Pad	R ²	
<i>Efeitos da vegetação</i>						
Estoque de carbono do solo	Diversidade	0.832	0.471	0.077	0.267	0.12
	Biomassa	0.652	0.603	0.279	0.163	
Biomassa	Diversidade	0.247	0.113	0.029	0.316	0.11
	Nutrientes das folhas	0.229	0.358	0.523	0.093	
<i>Efeitos perfil serapilheira-solo</i>						
Estoque de carbono do solo	Qualidade serapilheira	0.941	0.220	0.000	0.469	0.48
	Atividade enzimática	0.948	0.212	0.000	0.489	
Atividade enzimática	Argila	0.086	0.022	0.000	0.512	0.26
	Qualidade serapilheira	0.020	0.136	0.881	0.020	
<i>Efeito integrado</i>						
Estoque de carbono do solo	Diversidade	0.628	0.346	0.070	0.203	0.52
	Biomassa	0.107	0.465	0.818	0.027	
	Qualidade serapilheira	0.835	0.211	0.000	0.434	
	Atividade enzimática	0.915	0.215	0.000	0.477	
Biomassa	Diversidade	0.246	0.113	0.029	0.315	0.12
	Argila	0.007	0.012	0.536	0.089	
	Nutrientes folhas	0.202	0.359	0.575	0.082	
Qualidade serapilheira	Nutrientes folhas	1.544	0.711	0.030	0.314	0.09
	Atividade enzimática					0.33
Atividade enzimática	Argila	0.081	0.021	0.000	0.483	0.33
	Biomassa	0.552	0.258	0.032	0.269	
	Qualidade serapilheira	0.019	0.129	0.885	0.018	

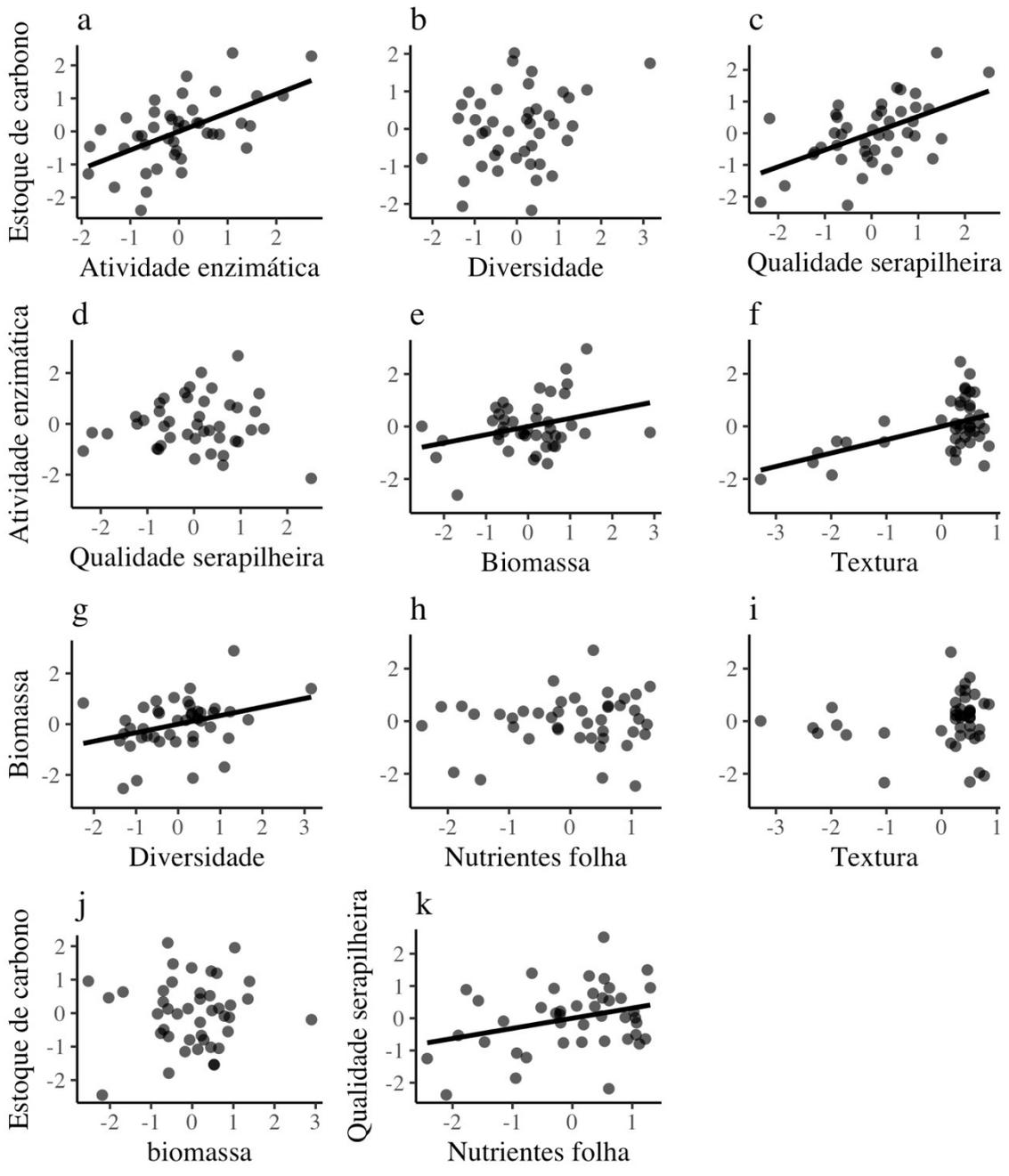


Figura 19: Relações bivariadas de correlação entre as variáveis compostas.

6.3 Discussão

6.3.1 Efeitos da vegetação através do perfil serapilheira-solo no estoque de carbono

Pouco se conhece de como a influência das características da vegetação via perfil serapilheira-solo afetam os estoques de carbono no solo em uma visão integrada do ecossistema florestal. Isso porque muitos estudos dão ênfase separadamente no efeito da vegetação sobre a serapilheira ou no efeito da serapilheira e características do solo sobre os estoques de carbono. Porém neste trabalho discutirá o efeito integrado, isto é como a vegetação pode ser associada ao perfil serapilheira-solo para entender as vias que possam contribuir para os estoques de carbono no solo e avaliar quais são as vias mais importantes.

Os resultados mostram duas vias importantes que ligam a vegetação ao estoque de carbono do solo através do perfil de serapilheira-solo. Primeiro, a diversidade aumenta a biomassa, que por sua vez, aumenta o crescimento e a rotação das raízes aumentando a atividade enzimática do solo que favorece ao incremento do carbono (Figura 19 g – e – a). Segundo, o nutriente da folha afeta a qualidade da serapilheira e esta última afeta o estoque de carbono (Figura 19 k – c). Esses resultados indicam que existe uma ligação entre os compartimentos e características da vegetação sobre o estoque de carbono do solo, mostrando que a vegetação pode e deve ser considerada nos processos ecossistêmicos que determinam o estoque de carbono no solo.

Foram avaliadas simultaneamente duas teorias ecológicas que podem ser relacionadas a processos ecossistêmicos que favorecem o aumento do estoque de carbono no solo. A diversidade de espécies florestais pode afetar múltiplas propriedades de um ecossistema. O aumento da diversidade pode favorecer a diferenciação de nichos e habitats (TILMAN, 1999) que pode aumentar a eficiência na utilização dos recursos abióticos pela comunidade levando a uma ciclagem de nutrientes mais completa que pode favorecer o aumento do estoque de carbono. Esse efeito pode ser fundamental em ambientes altamente diversos. De forma similar a complementariedade nos padrões de utilização de recursos entre espécies pode aumentar as taxas médias de produtividade primária e retenção de nutrientes

(HOOOPER et al., 2005), ambas com possibilidade de favorecer os estoques de carbono no solo indiretamente. Desta maneira, tanto a complementariedade quanto a diferenciação através do aumento de espécies pode favorecer o estoque de carbono no solo e ambos são processos que estão associados ao aumento do número de espécies por área.

Por outro lado outras teorias ecológicas argumentam que em vez do número de espécies, as características das espécies, ou seja, os traços funcionais das espécies são os que afetam de forma mais direta as múltiplas propriedades de um ecossistema (VIOLLE et al., 2007). É conhecido que alguns traços funcionais afetam por exemplo a produtividade de ecossistemas temperados (TILMAN et al., 2001) e também de ecossistemas tropicais (FINEGAN et al., 2015).

A teoria da razão de massa do Grime (1998) supõe que as espécies dominantes de uma comunidade são as espécies que determinam os processos e as propriedades de um determinado ecossistema. Isso quer dizer que as características das espécies dominantes superam a quantidade de espécies (i.e., diversidade) e conduzem os processos ecossistêmicos, claramente em contraposição as teorias relativas a diversidade (i.e., complementariedade e diferenciação). Isso quer dizer que utilizando os traços funcionais das espécies dominantes pode-se prever as propriedades e processos, como o estoque de carbono e a ciclagem de nutrientes, do ecossistema como um todo incluindo toda a comunidade de espécies. Ou seja, os valores dos traços funcionais tais como o N e P das folhas ponderado pela área basal das espécies dominantes retratam o peso médio dos traços funcionais da comunidade (CWM).

Desta maneira, alguns traços funcionais escalonados para a comunidade (i.e., CWM) podem afetar o estoque de carbono, por exemplo a concentração de P e N nas folhas podem determinar a qualidade química da folha depositada no piso florestal e conseqüentemente afetar a decomposição (BERG, 2014). A concentração de N e P nas folhas por outro lado também pode afetar o crescimento devido a ganhos na capacidade fotossintética (PANDEY et al., 2015), este crescimento pode resultar em ganho de biomassa epígea que pode afetar o estoque de carbono do solo, pois o ganho de biomassa epígea está positivamente associada com o ganho de biomassa hipógea (ARAGÃO et al., 2009).

Tanto a diversidade quanto os traços funcionais podem afetar o estoque de carbono diretamente ou indiretamente via ganho de biomassa epígea ou mudança na qualidade da serapilheira. A diversidade de espécies foi mais importante em determinar o ganho de biomassa epígea do que os traços funcionais (Figura 18), isso pode estar relacionado tanto com a complementariedade ou a diferenciação que podem favorecer a utilização dos recursos aumentando a demanda por luz propiciando o rápido crescimento. Entretanto, van der Sande et al., (2017) estudando a diversidade e os traços funcionais em florestas tropicais da Guiana e Bolívia mostraram que a diversidade afetou mais o recrutamento de novas espécies do que o crescimento. Contudo, outros estudos mostram que tanto os traços funcionais quanto a diversidade afetam a biomassa epígea (BAKER et al., 2009; FINEGAN et al., 2015), evidenciando que a biomassa epígea pode apresentar uma forte dependência às características do sítio de estudo.

Apesar de vários estudos mostrarem o efeito da diversidade e dos traços funcionais na biomassa epígea (GRACE et al., 2016; POORTER et al., 2015; ROSCHER et al., 2012), poucos estudos avaliaram simultaneamente o efeito cascata da diversidade ou dos traços funcionais no carbono através da biomassa (LANGE et al., 2015). Nesse estudo foi avaliado não só o efeito da diversidade ou dos traços funcionais sobre a biomassa, mas também o efeito da biomassa no estoque de carbono através da atividade enzimática. Os resultados mostram que o aumento da biomassa aumentou a atividade enzimática do solo (Fig 19-e), isso pode estar relacionado com o crescimento radicular. Estudos apontam uma correlação altíssima ($R^2 = 92\%$) entre as biomassas epígea e hipógea (NOGUEIRA et al., 2008), experimentos destrutivos espalhados pelo Sudoeste, Nordeste e Amazônia Central mostram que a razão biomassa epígea / hipógea varia de 13 a 26% e inclui grande parte das raízes finas superficiais (KENZO et al., 2010), não obstante, nesses estudos a biomassa epígea foi muito semelhante aos resultados encontrados neste trabalho, em média 300 Mg ha^{-1} .

Adicionalmente, estudos relatam a associação entre atividade enzimática e o crescimento radicular. Isso porque várias enzimas relacionadas aos ciclos do carbono, e outros nutrientes, ocorrem localizadas com as raízes (SHUKLA; VARMA, 2010; SPOHN; KUZUYAKOV, 2013). Por exemplo a rizosfera é o local de maior atividade enzimática comparado com o solo do entorno livre de raízes (WASAKI et al., 2005),

consequentemente a rizosfera é comumente associada a processos mais intensos de enzimas que levam a quebra, mineralização e humificação da matéria orgânica (BURNS; DICK, 2002). Essa associação foi evidenciada neste trabalho onde o aumento da atividade enzimática está associado positivamente a um aumento do estoque de carbono no solo (Figura 18 e 19-a).

Não foi evidenciado um efeito direto do aumento da biomassa epígea no estoque de carbono do solo. Isso pode estar relacionado a menor velocidade do turnover das raízes em comparação a maior velocidade e sensibilidade da atividade enzimática nos solos.

Por fim este estudo mostra um primeiro caminho que afeta o estoque de carbono no solo. Este caminho mostra um efeito da diversidade na biomassa epígea, que por sua vez afetou a atividade enzimática e esta última afetou o estoque de carbono. (diversidade → biomassa epígea → atividade enzimática → estoque de carbono). Essa evidência sustenta que o aumento da diversidade contribui para o aumento do estoque de carbono no solo, como sugerem estudos que argumentam que a diversidade aumenta a estabilidade do ecossistema resultando em um aumento do estoque de carbono (MIDGLEY, 2012; STEINBEISS et al., 2008), porém sem demonstrar os mecanismos e caminhos associados a esse aumento do carbono evidentes nesse trabalho.

Por outro lado os resultados evidenciam outro caminho importante no estoque de carbono do solo associado aos traços funcionais das espécies dominantes (GRIME, 1998). Os resultados mostram que as características funcionais das folhas das árvores podem afetar os estoques de carbono no solo através da qualidade da serapilheira (Fig 18), isso porque o conteúdo de nitrogênio nas folhas se associou positivamente com a relação C: N da serapilheira (Fig 18 e 19-k). Isso pode estar relacionado com a rápida utilização do nitrogênio a curto prazo quando a folha atinge o solo, que tem como resultado o aumento da relação C: N. Isso porque os decompositores preferem folhas ricas em nitrogênio, pois o nitrogênio é um elemento essencial e limitante para o metabolismo microbiano (COLMAN; SCHIMEL, 2013). Bakker et al., (2011) mostraram que o traço funcional que melhor explicou a decomposição foi o nitrogênio da folha em um estudo com litter bags ao longo de um gradiente de floresta madura, secundária e agricultura envolvendo 23 espécies. Outra explicação é que o nitrogênio

é mais importante durante os estágios iniciais da decomposição, enquanto o P é mais importante em estágios mais avançados. Contudo os resultados químicos da camada OL e OF, que se assemelham aos dois diferentes estágios de decomposição (i.e., inicial e avançado) na perspectiva das formas de húmus, não apresentaram diferença entre si (Tabela 4).

Subsequente ao efeito dos traços funcionais na qualidade da serapilheira, a qualidade da serapilheira é fortemente associada a velocidade de decomposição e ao acúmulo de carbono no solo (BERG, 2014; GARCÍA-PALACIOS et al., 2013; PRESCOTT, 2010). A qualidade da serapilheira controla a velocidade de decomposição selecionando e limitando o acesso aos microrganismos (FANIN; BERTRAND, 2016), no geral altas concentrações de compostos estruturais nas folhas (e.g., lignina) tendem a diminuir a velocidade de decomposição aumentando o estoque de carbono no solo (BERG, 2014). Contudo, estudos tem mostrado que os compostos não estruturais também podem aumentar o estoque de carbono no solo, devido à facilidade com que a microbiota pode acessar esses compostos e produzir subprodutos que favorecem o acúmulo de carbono no solo (COTRUFO et al., 2013).

No geral, a serapilheira é reconhecida como uma fonte de recurso principal para o crescimento da microbiota (FANIN et al., 2011), assim era esperado que a qualidade da serapilheira afetasse a atividade da microbiana, sendo a limitação de nutrientes na serapilheira um condutor da produção de enzimas. Contudo, não foi encontrado um efeito da qualidade da serapilheira na atividade enzimática nas áreas estudadas (Fig 18). Isso pode estar relacionado a localização em que foram realizadas as medições da atividade enzimática, por exemplo a fosfatase é estimulada pela limitação de fósforo orgânico (DARCH et al., 2016), porém a fonte de fósforo em ambientes tropicais majoritariamente está atrelada a qualidade da serapilheira (LLOYD et al., 2001), evidenciando a necessidade de realizar as mensurações da atividade enzimática direto nas camadas da serapilheira. Experimento com adição de nitrogênio por exemplo, apresentam uma atividade enzimática mais pronunciada na serapilheira do que no solo (SHUKLA; VARMA, 2010).

Quando se analisa o perfil serapilheira-solo, a textura do solo afeta significativamente a atividade enzimática (Fig 18). Estudos mostram que a argila pode agir na complexação, facilitação e proteção das enzimas, aumentando sua

proximidade com o substrato e aumentando a eficiência na quebra dos compostos (RAO; VIOLANTE; GIANFREDA, 2000). No mesmo sentido, estudos mostram que o fósforo orgânico representa de 20-80% do fósforo de solos florestais (LLOYD et al., 2001) e se encontra na maioria das vezes adsorvido na fase mineral e em coloides do solo incluindo argila, ferro e alumínio (MANZONI; PORPORATO, 2009). Desta maneira, o efeito da textura na atividade enzimática pode estar associado a ligação e complexação do nitrogênio e fósforo com a argila, essa complexação com a fração mineral pode favorecer mais a atividade enzimática do que a característica química da serapilheira, isto é a textura pode favorecer mais a atividade de microrganismos do que a qualidade química da serapilheira.

Por fim, neste trabalho foram evidenciados importantes mecanismos que levam a conexão de atributos da vegetação, que são influenciados por fatores ambientais como a temperatura, precipitação e concentração de CO₂ na atmosfera, com atributos do perfil serapilheira-solo que juntos apresentam consequências para o sequestro ou emissão de carbono de solos florestais e seus inter-relações com as mudanças climáticas.

7. O perfil das formas de húmus e o estoque de carbono no solo.

7.1 Introdução

A maior parte do carbono terrestre está armazenado no solo (CIAIS et al., 2013). O balanço entre a fixação do carbono no solo ou a sua liberação via CO₂ representa um importante processo que pode afetar as concentrações de carbono na atmosfera (CROWTHER et al., 2016) com consequências para as mudanças climáticas (LAL, 2004). Os mecanismos desse balanço dependem, dentre outros fatores, das características da serapilheira e dos atributos bióticos e abióticos do solo (CASTELLANO et al., 2015). Entretanto, apesar da considerável atenção científica nas décadas recentes ainda não há um consenso dos mecanismos e da magnitude que a serapilheira e os atributos do solo conduzem o estoque de carbono. Desta maneira, será apresentado uma análise compreensiva do efeito das características das camadas das formas de húmus, dos atributos da fertilidade, da textura e da atividade enzimática

do solo no estoque de carbono (Figura 20) utilizando os dados de campo das 44 parcelas permanentes estudadas na floresta amazônica. A figura 20 mostra o modelo conceitual dos mecanismos de inter-relação entre as variáveis estudadas, onde as setas indicam a direção do efeito esperado.

Estudos recentes mostram que a qualidade química da serapilheira contribui de forma determinante para a estabilização do carbono no solo (BERG; MCCLAUGHERTY, 2003). Quando a serapilheira apresenta altos teores de carbono em comparação a outros nutrientes como o nitrogênio e fósforo (e.g., alta C: N e C: P) a velocidade de decomposição tende a ser lenta (FOUDYL-BEY; BRAIS; DROUIN, 2016) favorecendo ao aumento do estoque de carbono no solo (CASTELLANO et al., 2015). Por outro lado existem estudos que mostram que as características químicas mais lábeis da serapilheira (e.g., baixa C: N e C: P), apesar de apresentarem decomposição mais rápida podem contribuir também para o acúmulo de carbono no solo (COTRUFO et al., 2015) em função da atuação microbiana que sintetiza compostos mais lábeis de forma mais acelerada, (ALLISON; VITOUSEK, 2004) liberando produtos orgânicos mais complexos (COTRUFO et al., 2013) capazes de se estabilizar no solo aumentando os estoques de carbono.

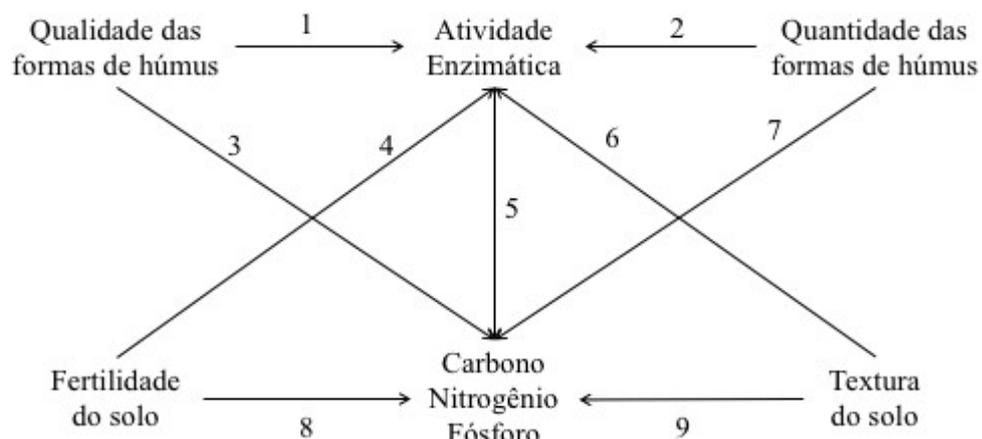


Figura 20: Modelo conceitual do efeito das formas de húmus no carbono.

Adicionalmente, a ação microbiana também é muito discutida e relacionada à dinâmica do carbono no solo (ALLISON; VITOUSEK, 2004). A atividade de fungos ou de bactérias ou a associação destas, favorece uma degradação mais completa das camadas orgânicas da serapilheira ao longo do processo de decomposição. Alguns

estudos mostram a associação microbiana com as camadas das formas de húmus (TRAP et al., 2011b). A atuação da microbiota nas camadas das formas de húmus parece acompanhar a idade da floresta, quanto mais antiga a floresta maior a predominância de fungos em relação a bactérias na camada OL das formas de húmus (TRAP et al., 2011b) e o inverso também é verdadeiro.

No que se refere as enzimas, aquelas oriundas da comunidade microbiana e de exsudados das raízes relacionadas ao ciclo do carbono (e.g., β glucosidase) estão associadas a quebra de compostos orgânicos (SHUKLA; VARMA, 2010) e apresentam como resultado a glicose. A glicose por sua vez pode ser usada como fonte de energia para os próprios microrganismos, mas também pode ser ressintetizada e adsorvida na fase mineral do solo (COTRUFO et al., 2015) formando a agregados que protegem a sua degradação (DENEFF et al., 2001) favorecendo o acúmulo de carbono no solo. Entretanto, a adsorção de compostos orgânicos na fase mineral do solo e a formação de agregados vai depender da matriz do solo, isto é, do percentual de areia, argila e silte (MARTINS et al., 2015).

Alguns estudos apontam novas hipóteses para a estabilização do carbono no solo que dependem justamente da capacidade da microbiota em acessar os compostos orgânicos para degradá-los e da capacidade do solo em proteger esses compostos da degradação (SCHMIDT et al., 2011), essa dinâmica que definirá o estoque de carbono no solo. Estudos mostram os efeitos da textura do solo no estoque de carbono (BERG; MCCLAUGHERTY, 2003), no geral solos mais argilosos tendem a estocar mais carbono (CANELLAS; SANTOS, 2005), tanto pela proteção física através do processo de agregação quando pela estrutura do solo em si (DENEFF et al., 2007; DENEFF; SIX, 2005).

Adicionalmente, solos mais argilosos apresentam uma capacidade maior de trocar cátions em relação aos solos arenosos (CORREIA; ANDRADE, 2008) e isso já foi relacionado com o aumento do estoque de carbono no solo (CANELLAS; SANTOS, 2005). Por sua vez as características da matéria orgânica, que inclui os teores de carbono, são comumente associadas ao aumento da capacidade de troca de cátions evidenciando um efeito duplo entre o carbono e a capacidade de trocar cátions do solo (BONIFACIO; FALSONE; PETRILLO, 2011).

O nitrogênio e fósforo também são associados ao ciclo do carbono, o nitrogênio é relacionado como o elemento necessário para aumentar os estoques de carbono no solo (ALBERTI et al., 2015), uma vez que a relação entre esses dois elementos é altíssima e positiva (BERG; MCCLAUGHERTY, 2003). Por outro lado, o fósforo tem sido estudado ultimamente, principalmente em ambientes tropicais (VITOUSEK; SANFORD, 1986) como sendo o elemento que na verdade pode limitar o aumento do estoque de carbono no solo (VITOUSEK et al., 2010) devido a grande escassez em solos tropicais amazônicos (QUESADA et al., 2010).

Desta maneira, a literatura identifica aspectos importantes do efeito individual das formas de húmus e do solo nos estoques de carbono, contudo neste trabalho foi utilizado modelos de equações estruturais para revelar os efeitos inter-relacionados das formas de húmus e dos atributos bióticos e abióticos do solo no estoque de carbono. Foi utilizado um modelo conceitual (Figura 20) para associar as características químicas e a massa das camadas das formas de húmus através da fertilidade e da textura do solo para avaliar a influência e os mecanismos que conduzem o acúmulo de carbono no solo utilizando dados da floresta tropical amazônica. O modelo conceitual (Figura 20) apresenta algumas hipóteses a saber: (1) a qualidade química das camadas das formas de húmus afeta a atividade enzimática, pois a limitação de nutrientes na serapilheira deve estimular a produção de enzimas; (2) a quantidade de massa das camadas de formas de húmus no solo deve servir como fonte de energia para os microrganismos, resultando no aumento da população e produção de enzimas; (3) camadas das formas de húmus recalcitrantes (i.e., alta C: N) diminuem a velocidade de decomposição aumentando o estoque de carbono no solo; (4) a fertilidade do solo deve reduzir a atividade microbiana em função da disponibilidade de nutrientes; (5) a atividade enzimática pode aumentar a quebra de compostos orgânicos favorecendo a mineralização do carbono, o que pode resultar em um aumento dos estoques de carbono; (6) a textura do solo pode aumentar ou diminuir a atividade enzimática dependendo do tipo de fração mineral envolvida; (7) a quantidade de camadas das formas de húmus depositadas no solo favorece o aumento de carbono no solo, devido a maior entrada de matéria orgânica no sistema; (8) a fertilidade do solo pode favorecer o aumento ou a redução do carbono no solo e (9) a

textura pode aumentar o carbono no solo através da proteção por agregação, oclusão física e disponibilidade hídrica.

Para avaliar o modelo conceitual proposto e seus efeitos (Fig 20) foram usadas modelagem de equações estruturais (SEM) baseadas em análises de regressão que permitem testar relações multivariadas e hierárquicas de causalidade (HOYLE, 2012). Assim foram usados blocos representando as respectivas variáveis explanatórias, um bloco representando as enzimas relacionadas ao ciclo do carbono (i.e., glucosidase, protease, fosfatase); um bloco representando a qualidade química das camadas das formas de húmus (i.e., teores de carbono, nitrogênio e fósforo das camadas OL e OF); um bloco caracterizando a quantidade das camadas das formas de húmus (i.e., massa das camadas OL, OF, agregados, e raízes); um bloco representando a fertilidade do solo (i.e., capacidade de troca catiônica, saturação por bases e pH) e, por fim, um bloco representando a textura do solo (i.e., areia e argila). Sintetizando, foram realizadas várias regressões lineares múltiplas regredindo o carbono com todas as variáveis de cada bloco, para selecionar uma ou duas variáveis mais importantes para a explicação do estoque de carbono no solo e em seguida o procedimento foi repetido utilizando o nitrogênio e o fósforo.

7.2 Resultados

A tabela 7 mostra os resultados das regressões múltiplas utilizando o carbono, nitrogênio e o fósforo individualmente como variável resposta e os “blocos” com as variáveis explanatórias usadas (i.e., enzimas, qualidade das formas de húmus, quantidade das formas de húmus, fertilidade e textura do solo). Em cada bloco das variáveis explanatórias foram escolhidas as variáveis que foram significativas e que tiveram maior importância relativa.

Tabela 7: Efeito das camadas das formas de húmus, solo e atividade enzimática no estoque de carbono, nitrogênio e fósforo.

Variável resposta	Variáveis explanatórias	Coef. Angular	Erro padrão	Erro padrão ajustado	Valor p	Importância relativa
Estoque carbono						

Bloco enzima

Glucosidase					
ug Nitrofenol g -1solo h ⁻¹	0.13	0.04	0.04	0.001	0.97
Protease					
ug Tyronise g-1 solo h ⁻²	0.00	0.00	0.00	0.227	0.40
Fosfatase					
ug p-Nitrofenol g-1 solo h ⁻¹	0.00	0.00	0.00	0.362	0.32

Bloco qualidade das formas de húmus

OL C %	0.44	0.43	0.44	0.319	0.52
OL N %	-5.38	15.23	15.45	0.727	0.39
OL P mg kg ⁻¹	0.07	0.05	0.05	0.161	0.68
OL C: N	0.49	0.71	0.72	0.499	0.56
OL N: P	5170.70	3365.44	3410.89	0.129	0.82
OF C%	-0.01	0.37	0.38	0.978	0.21
OF N%	-4.23	9.74	9.98	0.671	0.32
OF P mg kg ⁻¹	0.04	0.04	0.04	0.349	0.40
OL C: N	0.04	0.59	0.60	0.939	0.22
OL N: P	-2610.78	1563.13	1607.70	0.104	0.77

Bloco quantidade das formas de húmus

OL Mg ha ⁻¹	2.06	3.25	3.35	0.538	0.26
F1 Mg ha ⁻¹	-1.28	2.18	2.24	0.567	0.27
F2 Mg ha ⁻¹	8.44	4.60	4.71	0.073	0.66
Fmf Mg ha ⁻¹	-7.13	3.92	4.02	0.076	0.64
MaA Mg ha ⁻¹	-1.53	1.18	1.21	0.208	0.42
MeA Mg ha ⁻¹	-3.70	5.77	5.92	0.532	0.28
Raizes finas Mg ha ⁻¹	9.90	12.23	12.60	0.432	0.28

Bloco fertilidade do solo

CTC Cmolc kg ⁻¹	1.59	0.41	0.42	0.000	1.00
V %	0.27	0.18	0.18	0.146	0.49
pH	4.84	4.94	5.07	0.340	0.34

Bloco textura do solo

Areia g kg ⁻¹	-0.104	0.635	0.647	0.872	0.23
Argila g kg ⁻¹	-0.105	0.635	0.647	0.870	0.23

Nitrogênio

Bloco enzima

Glucosidase					
ug Nitrofenol g -1solo h ⁻¹	0.018	0.005	0.005	0.000	0.99
Protease					
ug Tyronise g-1 solo h ⁻²	0.000	0.000	0.000	0.077	0.62
Fosfatase					
ug p-Nitrofenol g-1 solo h ⁻¹	0.000	0.000	0.000	0.042	0.74

Bloco qualidade das formas de húmus

OL C %	0.05	0.04	0.04	0.185	0.58
OL N %	0.94	1.14	1.17	0.421	0.43
OL P mg kg ⁻¹	0.00	0.00	0.00	0.520	0.28
OL C: N	0.03	0.08	0.08	0.691	0.40
OL N: P	210.99	281.61	286.41	0.461	0.31
OF C%	-0.02	0.04	0.05	0.676	0.26
OF N%	0.07	1.33	1.37	0.955	0.31
OF P mg kg ⁻¹	0.00	0.00	0.00	0.355	0.53
OL C: N	-0.02	0.07	0.07	0.729	0.29
OL N: P	-301.81	221.40	228.16	0.185	0.64

Bloco quantidade das formas de húmus

OL Mg ha ⁻¹	0.33	0.40	0.41	0.418	0.29
F1 Mg ha ⁻¹	0.98	0.58	0.59	0.097	0.60
F2 Mg ha ⁻¹	-0.37	0.24	0.25	0.138	0.50
Fm Mg ha ⁻¹	-1.19	0.45	0.46	0.010	0.93
MaA Mg ha ⁻¹	-0.47	0.14	0.15	0.001	0.99
MeA Mg ha ⁻¹	0.63	0.77	0.79	0.422	0.30
Raízes finas Mg ha ⁻¹	2.12	1.38	1.42	0.136	0.99

Bloco fertilidade do solo

CTC Cmolc kg ⁻¹	0.13	0.04	0.04	0.001	0.98
V %	0.04	0.02	0.02	0.056	0.64
pH	1.15	0.59	0.60	0.055	0.63

Bloco textura do solo

Areia g kg ⁻¹	-0.01	0.06	0.07	0.830	0.53
Argila g kg ⁻¹	-0.01	0.08	0.08	0.821	0.39

Fósforo

Bloco enzima

Glucosidase					
ug Nitrofenol g-1 solo h ⁻¹	0.06	0.01	0.01	0.000	1.00
Protease					
ug Tyronise g-1 solo h ⁻²	0.00	0.00	0.00	0.010	0.90
Fosfatase					
ug p-Nitrofenol g-1 solo h ⁻¹	-0.00	0.0003	0.00	0.000	0.99

Bloco qualidade das formas de húmus

OL C %	0.07	0.12	0.13	0.547	0.26
OL N %	0.74	2.69	2.75	0.788	0.28
OL P mg kg ⁻¹	0.00	0.00	0.00	0.393	0.36
OL C: N	-0.06	0.19	0.19	0.755	0.25
OL N: P	-90.20	502.84	516.30	0.861	0.25

OF C%	0.09	0.15	0.15	0.538	0.39
OF N%	-1.54	4.84	4.94	0.755	0.31
OF P mg kg^{-1}	0.01	0.01	0.01	0.249	0.64
OL C: N	0.22	0.20	0.21	0.298	0.52
OL N: P	-493.53	1013.21	1030.71	0.632	0.53

Bloco quantidade das formas de húmus

OL Mg ha^{-1}	0.13	1.10	1.13	0.902	0.22
F1 Mg ha^{-1}	0.31	0.63	0.65	0.633	0.24
F2 Mg ha^{-1}	1.07	1.39	1.43	0.452	0.29
Fmf Mg ha^{-1}	-0.70	1.23	1.26	0.576	0.26
MaA Mg ha^{-1}	-0.66	0.40	0.41	0.112	0.54
MeA Mg ha^{-1}	-2.43	1.93	1.98	0.220	0.42
Raízes finas Mg ha^{-1}	7.58	3.91	4.03	0.059	0.67

Bloco fertilidade do solo

CTC Cmolc kg^{-1}	0.53	0.12	0.12	0.000	1.00
V %	-0.03	0.06	0.06	0.556	0.25
pH	-1.04	1.61	1.66	0.532	0.27

Bloco textura do solo

Areia g kg^{-1}	0.02	0.20	0.21	0.917	0.48
Argila g kg^{-1}	0.01	0.20	0.20	0.944	0.52

Cada variável explanatória assim como as variáveis resposta apresentam uma variabilidade que está apresentada na Tabela 8, que mostra a média seguida do desvio padrão (\pm) de cada uma das variáveis envolvidas na modelagem estrutural.

Tabela 8: Características das variáveis das formas de húmus, solo e atividade enzimática

Variáveis			
CTC Cmolc kg^{-1}	10.84	\pm	2.04
V %	14.84	\pm	4.40
pH	3.76	\pm	0.12
Nitrogênio g kg^{-1}	2.16	\pm	0.50
Fósforo mg kg^{-1}	4.05	\pm	1.35
C: N	11.84	\pm	0.94
Estoque de carbono Mg ha^{-1}	12.20	\pm	1.94
Fosfatase $\text{ug p-Nitrofenol g}^{-1} \text{ solo}$	3336.59	\pm	584.17
Glucosidase $\text{ug Nitrofenol g}^{-1} \text{ solo h}^{-1}$	40.67	\pm	12.97
Protease $\text{ug Tyronise g}^{-1} \text{ solo h}^{-2}$	726.52	\pm	380.87
Areia %	12.00	\pm	18.61
Silte %	15.41	\pm	4.1
Argila %	72.59	\pm	14.72
OL Mg ha^{-1}	0.52	\pm	0.20
OF1 Mg ha^{-1}	1.62	\pm	0.33
MaA Mg ha^{-1}	0.83	\pm	0.55
Fmf Mg ha^{-1}	0.54	\pm	0.19
OF2 Mg ha^{-1}	0.78	\pm	0.17
MeA Mg ha^{-1}	0.26	\pm	0.13
Raízes finas Mg ha^{-1}	0.04	\pm	0.05
OL C %	44.56	\pm	2.42
OL N %	1.80	\pm	0.20
OL P mg kg^{-1}	312.49	\pm	44.86
OF C %	39.67	\pm	2.66
OF N %	1.81	\pm	0.19
OF P mg kg^{-1}	315.12	\pm	43.82
OL C: N	25.05	\pm	3.01
OL N: P	58.34	\pm	8.19
OL C: P	1453.20	\pm	212.36
OF C: N	22.09	\pm	2.20
OF N: P	58.21	\pm	8.13
OF C: P	1283.74	\pm	207.51

A Figura 21 A, B e C mostra a SEM dos efeitos das características químicas das formas de húmus, fertilidade e textura do solo sobre o estoque de carbono, nitrogênio e fósforo, respectivamente. A direção das setas sólidas na Figura 21

representam um efeito significativo ($p = 0.05$) enquanto que as setas tracejadas não apresentam significância, os coeficientes de determinação R^2 também estão apresentados na Figura 21.

Os resultados de SEM para o carbono mostram um forte efeito positivo da CTC sobre a atividade enzimática ($\beta = 0.80$) e no estoque de carbono do solo ($\beta = 0.80$) como mostra a Figura 21 – A. O aumento da CTC favorece ao incremento do estoque de carbono e também da atividade da β -glucosidase. Além disso, a qualidade química (N: P) da camada OL afetou positivamente o estoque de carbono ($\beta = 0.37$).

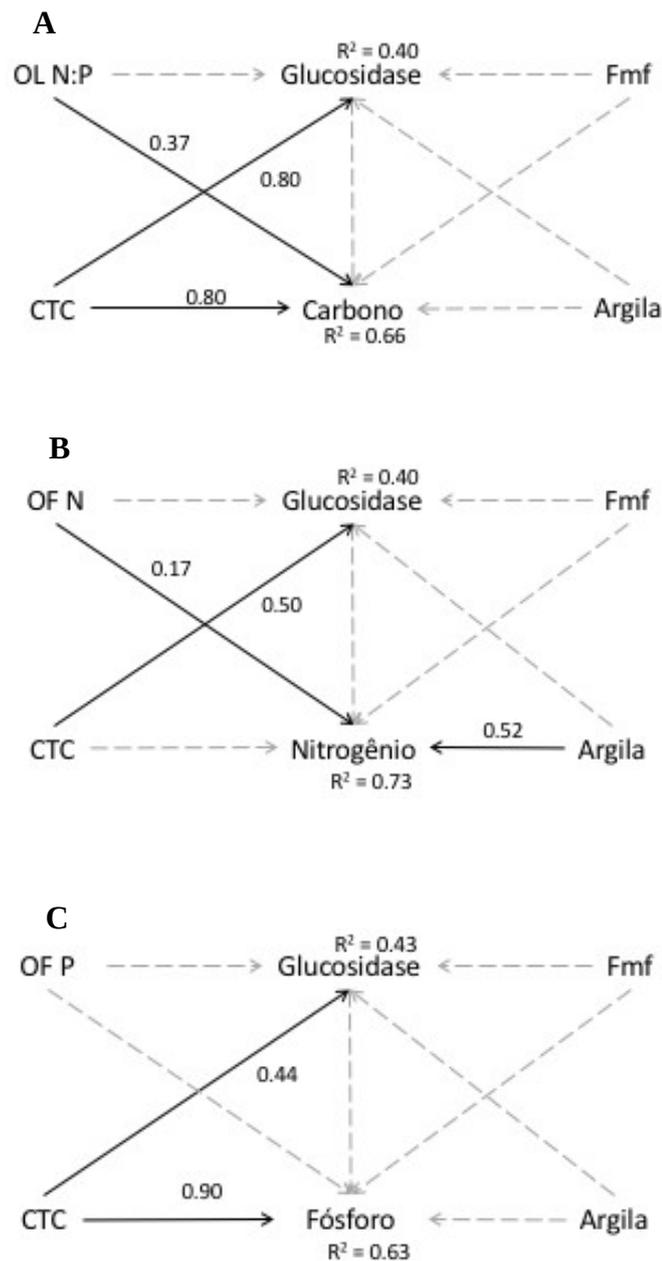


Figura 21: Efeitos das características das formas de húmus, fertilidade e textura do solo sobre o carbono do solo.

Aumentando a relação N:P, isto é, maior conteúdo de nitrogênio proporciona aumento do carbono no solo. Contudo o efeito da qualidade da camada OL foi menor do que o efeito da CTC no estoque de carbono do solo. Por fim, A CTC e a qualidade da camada OL explicam 66% do estoque de carbono no solo. O SEM para o nitrogênio mostrou que a textura do solo (i.e., argila) afeta positivamente o nitrogênio do solo ($\beta = 0.52$) (Figura 21 - B).

A qualidade química das formas de húmus também afeta o conteúdo de nitrogênio, porém contrário ao modelo SEM do carbono, a camada OF (N) que apresentou efeito positivo (Figura 21-B). A camada OF apresenta um estágio mais avançado de decomposição e o seu conteúdo de nitrogênio favorece o conteúdo de nitrogênio no solo provavelmente devido a mineralização. O modelo SEM para o fósforo mostrou que o fósforo foi afetado apenas pela CTC (Figura 21-C)

Em todos os modelos de SEM (Carbono, Nitrogênio e fósforo) a quantidade das camadas de formas de húmus ou a atividade enzimática não apresentaram nenhum efeito em nenhum dos nutrientes estudados (Figura 21 - ABC). Dentre as três atividades enzimáticas estudadas apenas a glucosidase apresentou associação com os três nutrientes estudados, contudo nenhum efeito foi significativo. A qualidade química das camadas das formas de húmus em estágios distintos de decomposição (i.e., OL e OF) foram importantes em prever os estoques de carbono e nitrogênio (Figura 21 - AB).

A Figura 22 mostra o quarto modelo de SEM estudado que consiste em um modelo integrado das características das camadas das formas de húmus (i.e., química e massa), da textura e fertilidade do solo através dos conteúdos de nitrogênio e fósforo para prever o estoque de carbono do solo. O SEM integrado mostrou que o apenas o nitrogênio afetou o estoque de carbono no solo (Figura 22), como era esperado. O modelo SEM integrado foi concebido com o intuito de identificar quais variáveis das formas de húmus afetariam o conteúdo de N e P, que por sua vez afetariam o estoque de carbono. Porém, apesar de o modelo explicar 70% da variabilidade do carbono, essa variação é praticamente devido ao efeito exclusivo do N (Fig 22). Contudo, os resultados do modelo integrado evidenciam o efeito indireto do teor de N da camada OF por meio do conteúdo de N do solo no estoque de carbono e o efeito indireto da argila no estoque de carbono através do conteúdo de N. Os resultados mostram que o efeito do N na OF \rightarrow N solo \rightarrow C é menor do que o efeito Argila \rightarrow N solo \rightarrow C, respectivamente $\beta = 0.13$ e 0.40 (Figura 22).

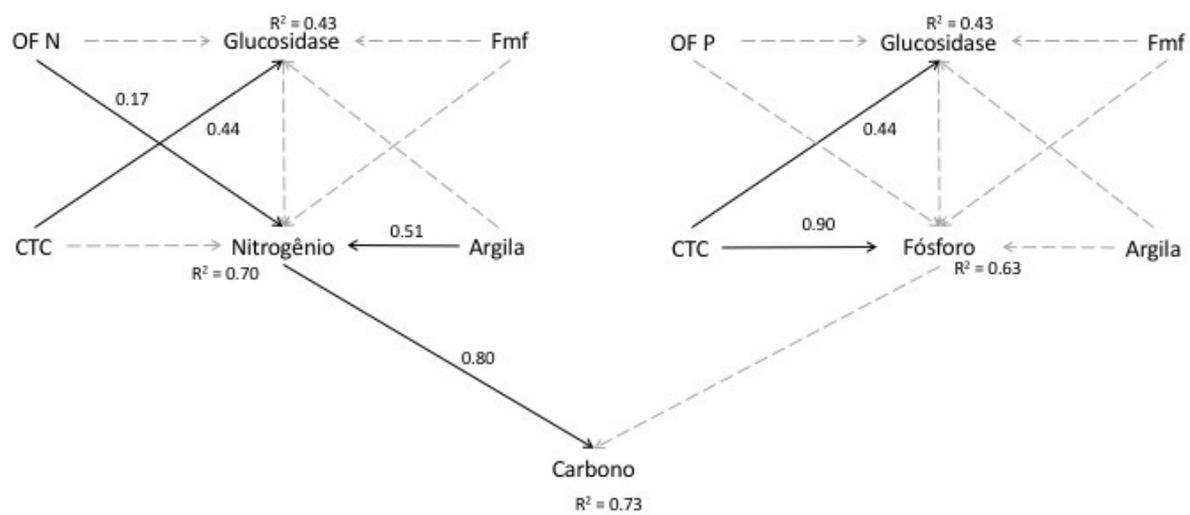


Figura 22: Modelo integrado das formas de húmus sobre o estoque de carbono do solo.

7.3 Discussão

7.3.1 Relações entre qualidade das formas de húmus e atividade enzimática sobre o estoque de carbono

Os resultados mostram que a qualidade das formas de húmus afetou mais o estoque de carbono do que a atividade enzimática (Fig 21-A). Fanin et.al., (2016) avaliaram o efeito da respiração microbiana e da qualidade da serapilheira na mineralização do carbono e mostraram que o gradiente de qualidade de serapilheira (i.e., indo da mais lábil para mais recalcitrante) explicou melhor a variação da mineralização do carbono (46%) em comparação a ação microbiana (1.2%). A qualidade da serapilheira foi crucial para determinar as taxas de mineralização do carbono e estudos mostram que as camadas orgânicas mais lábeis da serapilheira mineralizam mais carbono (CASTELLANO et al., 2015; FANIN et al., 2011; TRAP et al., 2012, p. 2012).

Os resultados mostram que a atividade enzimática não apresentou efeito significativo nos estoques de carbono, nitrogênio e fósforo (Fig 21 A-B-C), estudos mostram que a comunidade microbiana varia em função das características químicas da serapilheira, isto é, da qualidade, mas apresenta uma pequena participação nas taxas de mineralização do carbono como mostra Fanin e Bertrand., (2016). Isso indica que a produção de enzimas se associa positivamente com a qualidade dos resíduos orgânicos, porém influencia pouco no ciclo do carbono. Além disso, a atividade enzimática varia muito em função das características locais do solo (BURNS et al., 2013) o que pode ter limitado o efeito das enzimas sobre o carbono (Figura 22).

O efeito limitado da atividade enzimática na mineralização do carbono em função das características do solo pode ser potencializado em solos muito lixiviados e ácidos. Os resíduos do modelo integrado da glucosidase, ou seja, a variação não explicada pela qualidade e quantidade das formas de húmus, mostram que houve uma correlação negativa com o conteúdo de alumínio do solo (Figura 23), sugerindo que o aumento de alumínio no solo diminui a atividade da glucosidase, esse resultado pode ter influenciado o fato da glucosidase não ter efeito no carbono do solo (DE MEDEIROS et al., 2017). Isso evidencia que em solos tropicais o efeito das

características do solo na atividade enzimática é maior do que a capacidade da atividade enzimática em promover a degradação do carbono. Estudos mostram que a atividade da glucosidase é fortemente suprimida pelo Al trocável do solo (RAO; VIOLANTE; GIANFREDA, 2000) devido ao bloqueio das ligações químicas promovido pelo Al suprimindo a associação das enzimas com o substrato passível de ser degradado (GIANFREDA; RAO; VIOLANTE, 1992). Essa supressão por um lado tem como consequência uma redução do papel da microbiota no ciclo de nutrientes, mas, por outro lado, pode proteger boa parte do carbono orgânico da decomposição microbiana (KUNITO et al., 2016).

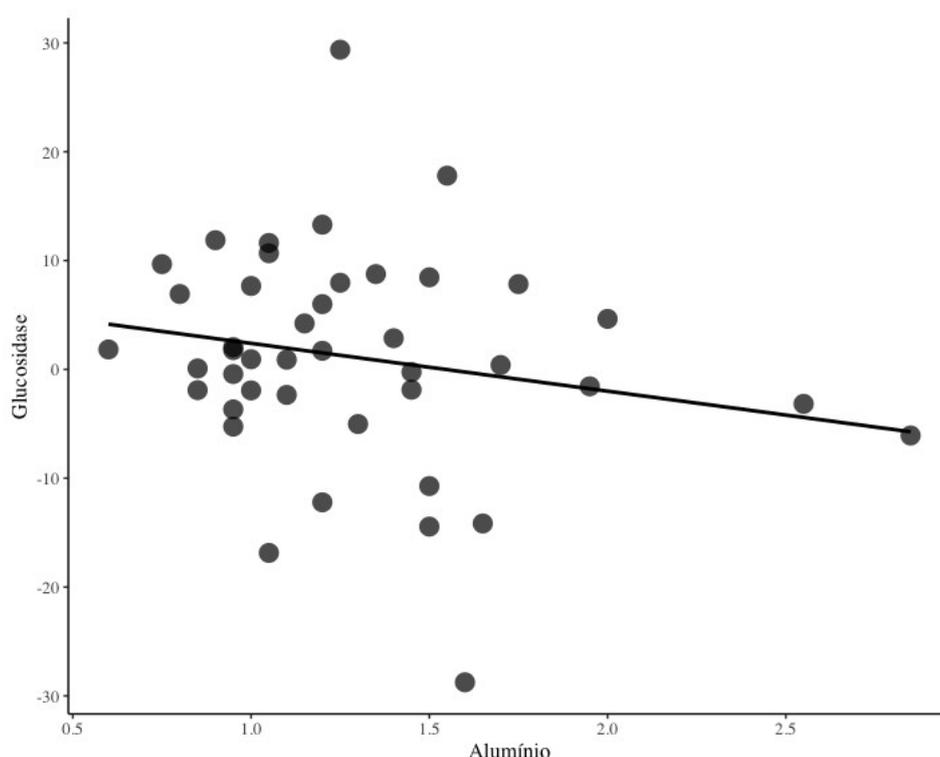


Figura 23: Dispersão entre os resíduos do modelo da glucosidase e o alumínio do solo

Ou seja, o Al em ambientes tropicais acaba tendo um papel duplo (i.e., positivo ou negativo) no estoque de carbono do solo, contudo os resultados (Figura 23) referentes ao efeito negativo do Al na atividade enzimática deve ser visto com cautela, pois apesar dos teores de Al encontrados serem similares aos da região amazônica (QUESADA et al., 2010) o efeito não foi significativo ($p > 0.05$).

7.3.2 Associação entre as camadas das formas de húmus e o estoque de carbono do solo.

A qualidade da camada OL (folhas em estágios iniciais de decomposição) afetou mais o estoque de carbono do que a qualidade da camada OF (folhas em estágio avançado de decomposição) (Figura 21 - AB). Isso pode estar relacionado as vias da decomposição em solos florestais. Em estágios iniciais de decomposição (OL), durante o processo de lavagem, os compostos mais lábeis (e.g., açúcares) e provavelmente carbono orgânico dissolvido (COD) favorecem ao estoque de carbono por serem a primeira fonte de energia para os microrganismos e fáceis de serem associados as frações minerais (i.e., silte e argila). O estudo de Cotrufo et. al., (2015) utilizando isótopos e litterbags mostrou que em estágios iniciais de decomposição o COD mineralizado apresentou forte correlação positiva com a biomassa microbiana, indicando uma alta utilização desses recursos lábeis pela microbiota, o que de certa maneira corroboram a evidência dos resultados encontrados neste estudo. Outrossim, os autores seguiram os produtos da utilização microbiana dos compostos lábeis e encontraram esses produtos complexados com a fração mineral do solo em estágios mais avançados de decomposição da matéria orgânica. Ou seja, esses compostos lábeis mineralizados são capazes de estabilizar o carbono no solo, principalmente em solos com textura fina e com alta capacidade de sorção como indica os estudos de Lal (2005) em solos florestais.

No mesmo sentido, Fanin et al., (2016) mostraram que a qualidade da serapilheira está associada com comunidades microbianas que apresentam diferentes estratégias de utilização do recurso orgânico disponível. Por exemplo, a serapilheira recalcitrante é colonizada geralmente por uma microbiota “eficiente”, isto é uma microbiota caracterizada por baixa liberação de enzimas, mas com um alto acúmulo de nutrientes na biomassa. Por outro lado uma serapilheira lábil é colonizada por uma microbiota “ineficiente” que libera muita enzima, mas acumula pouco nutriente na biomassa resultando em maior liberação de nutrientes no solo. Essa ideia pode ser associada as diferenças encontradas neste trabalho entre as camadas OL e OF e o estoque de carbono do solo. A camada OL se colonizada por microrganismos ineficientes pode liberar mais nitrogênio afetando consequentemente o estoque de

carbono do solo e diferenças na colonização microbiana entre as camadas OL e OF já foram evidenciadas por Trap et al., (2011a).

7.3.3 Mecanismos da mineralização de nutrientes e o efeito da textura no estoque de carbono do solo

Tanto o nitrogênio quanto o fósforo são importantes para o estoque de carbono no solo (CIAIS et al., 2013). Como os solos tropicais ferralíticos apresentam uma baixa abundância de fósforo (HÄTTENSCHWILER et al., 2011; QUESADA et al., 2010) que se encontram principalmente adsorvidos ou em formas ocluídas não estando prontamente disponíveis para as plantas (VITOUSEK et al., 2010) a fonte de fósforo para o solo é certamente provida pela serapilheira, ou seja, pela degradação das camadas orgânicas gerando fonte de fósforo orgânico. Entretanto, o fornecimento de fósforo e nitrogênio através da serapilheira depende da qualidade (i.e., N: P, C: N) (BARLOW et al., 2007; BERG, 2014), mineralização líquida dos substratos em decomposição ao longo do tempo (COTRUFO et al., 2013, 2015; MARKLEIN et al., 2016) e das estratégias e simbioses de plantas para adquirir os nutrientes (NEUMANN; GEORGE, 2010; READ; PEREZ-MORENO, 2003). Contudo, as vias de mineralização e absorção do fósforo e nitrogênio não são claras.

Os resultados não mostram nenhum efeito da qualidade da serapilheira no conteúdo de fósforo do solo (Figura 21-C e 22), a textura também parece não aumentar nem diminuir o conteúdo de fósforo no solo, pelo menos em pequena escala (0.25ha) como deste estudo, entretanto em larga escala existe uma associação da textura com os teores de fósforo como mostram Quesada et al., (2009) para a região amazônica. A qualidade das camadas das formas de húmus também não afetou o conteúdo de fósforo no solo (Fig 21-C), isso pode estar associado ao tipo de fósforo medido (i.e., orgânico vs mineral), pois estudos mostram associação entre as taxas de mineralização do fósforo na serapilheira e o acúmulo de fósforo orgânico no solo através da atividade enzimática (i.e., fosfatase) (CLEVELAND; TOWNSEND; SCHMIDT, 2002; DARCH et al., 2016). Adicionalmente, não houve um efeito do fósforo nos estoques de carbono (Figura 21-C e 22), isso mostra a dificuldade de relacionar o ciclo do fósforo e do carbono em solos tropicais florestais. Apesar de estudos já relacionarem o efeito do fósforo no processo de decomposição e

estabilização do carbono (CLEVELAND; TOWNSEND; SCHMIDT, 2002; MARKLEIN et al., 2016), no geral esses estudos mostram resultados contrastantes onde a limitação do fósforo pode restringir a mineralização do carbono (FISK; SANTANGELO; MINICK, 2015) ou aumentar a emissão de CO₂ (POEPLAU; HERRMANN; KÄTTERER, 2016).

Os solos antigos e lixiviados como os da Amazônia podem ser particularmente limitantes em fósforo, isso é visível pela baixa concentração de fósforo encontrada no solo deste estudo (0.0004%) (Tabela 8) que está coerente com os valores encontrados em solos amazônicos (QUESADA et al., 2010). Quesada et. al. (2010) argumentaram que quando o fósforo é muito baixo, a maior parte do nitrogênio não pode ser usado e se perde, eventualmente resultando em uma deficiência de nitrogênio. Isso pode acontecer porque em baixas disponibilidades de fósforo, a concentração de lignina na serapilheira é alta e a taxa de decomposição é baixa (HIROBE et al., 2004), resultando em uma baixa taxa em que o nitrogênio fica disponível. Dessa maneira, pouco fósforo pode levar a uma deficiência de nitrogênio e afetar a decomposição do carbono (Fig 22).

Entretanto, espécies fixadoras de nitrogênio são relativamente abundantes na área avaliada neste estudo (ARAGÃO et al., 2009; MERCADO et al., 2011) e dessa maneira o nitrogênio pode ser mais prontamente disponível do que o fósforo, isso é evidente pelos valores da relação N: P do solo (Tabela 8) que giram próximo de 500. Adicionalmente, espécies fixadoras estão associadas e podem sustentar grandes colônias de fungos micorrízicos que ajudam na absorção do fósforo (READ; PEREZ-MORENO, 2003). Além disso a malha de raízes presente nos solos amazônicos comumente ocorre muito superficial e entremeada a serapilheira (JORDAN; ESCALANTE, 1980). Esses mecanismos podem ser a resposta para os resultados do efeito do nitrogênio das formas de húmus no carbono do solo através do conteúdo de nitrogênio do solo, mas não do fósforo das formas de húmus no carbono através do fósforo do solo.

8. Conclusão geral

8.1 Importância das florestas tropicais no tempo e no espaço

As florestas tropicais são ecossistemas que contribuem, globalmente, para os ciclos biogeoquímicos. Dentre várias contribuições destacam-se a remoção de CO₂ da atmosfera e a reciclagem de água, a magnitude desses processos, no entanto, varia em no espaço e no tempo. Por exemplo, existe uma forte variação espacial nos estoques de biomassa acima do solo em florestas tropicais (POORTER et al., 2015) e há uma variação temporal na capacidade de sequestro de CO₂ das florestas tropicais (BRIENEN et al., 2015) que ainda é incerto até quando essa capacidade será mantida. A variação espacial e temporal desses processos está relacionada as variações nas condições abióticas (e.g., clima e solo) e condições bióticas (e.g., propriedades da vegetação) através das paisagens.

Além das mudanças globais nas paisagens florestais relacionadas as mudanças climáticas (i.e., aumento da temperatura, redução da precipitação), um dos principais impulsionadores das mudanças dos processos ecossistêmicos é a perda de biodiversidade que pode ser causada pelo desmatamento, fragmentação, mudança ambiental e uso do solo (e.g., exploração florestal). Estudos de campo e teóricos sobre a perda da biodiversidade fornecem informações importantes sobre a importância da diversidade de espécies para os processos ecossistêmicos e se concentram principalmente na produtividade da biomassa epígea, no estoque de carbono do solo e na ciclagem de nutrientes.

As florestas tropicais, no entanto, são muito diversas, estruturalmente complexas e compostas por formas de vida variadas e os efeitos de sua biodiversidade nos processos ecossistêmicos podem diferir dos efeitos em ecossistemas mais simples (i.e., monocultivos ou florestas temperadas). Por isso o papel da diversidade de espécies nos processos ecossistêmicos de florestas tropicais continua sendo discutido, pois os efeitos da perda da diversidade biológica, das mudanças nos ciclos dos nutrientes e conseqüentemente nos processos ecossistêmicos podem surtir mudanças globais irreversíveis que ameaçam o sucesso de diferentes espécies no tempo, incluindo a espécie humana.

Contudo, muitos estudos têm avaliado os efeitos sobre a diversidade e os ciclos de nutrientes separadamente para entender os processos ecossistêmicos usando diferentes atributos. Mas isso não revela o papel sistêmico e integrado das condições bióticas e abióticas nos processos ecossistêmicos e ainda limita uma análise espaço-temporal dos possíveis efeitos causados nos sistemas florestais tropicais. Para contornar esse problema, foi avaliado nesta tese o impacto do uso do solo nos processos ecossistêmicos ao longo de uma escala temporal de 30 anos, que permite entender e avaliar as consequências numa escala espacial e temporal significativas da paisagem. Adicionalmente, foi utilizada uma abordagem teórica voltada para dinâmica ecossistêmica que permite integrar o papel das condições bióticas e abióticas em sistemas florestais possibilitando um entendimento mais claro e um poder de espacialização muito maior do que a avaliação individual não integrada dos processos e propriedades.

8.2 Desmatamento e degradação florestal: os sistemas resilientes de longo prazo e as mudanças climáticas.

A concentração global de CO₂ atmosférico está aumentando em taxas sem precedentes e isso criou uma preocupação global sobre o aumento das temperaturas e os problemas associados. Durante a 21ª sessão da Conferência das Partes (COP) da Convenção das Nações Unidas sobre Mudanças Climáticas (UNFCCC) em 2015 em Paris, todos os países participantes concordaram em “conter o aumento da temperatura média global abaixo de 2° C relativo aos níveis pré-industriais”. Isso significa que as emissões de CO₂ e outros gases de efeito estufa precisam ser reduzidas e a absorção de CO₂ da atmosfera melhorada. A preocupação com as mudanças climáticas está crescendo em paralelo com a preocupação com outros problemas ambientais, como a taxa de extinção das espécies que também recebeu atenção política conforme ilustrado pela Convenção sobre Diversidade Biológica (CBD) para a conservação e uso sustentável da biodiversidade.

Nesse sentido as florestas tropicais são particularmente relevantes para a mitigação das alterações climáticas e para a conservação da biodiversidade. Porém, a competição entre áreas destinadas a preservação florestal e áreas destinadas para a

produção de alimentos, bioenergia e desenvolvimento urbano será cada vez mais acirrada no futuro e isso, sem dúvida, aumentará a pressão por desmatamento.

Diante disso durante a COP da UNFCCC em 2007 foi desenvolvido um mecanismo para a redução das emissões por desmatamento e degradação florestal (REDD), que é uma estratégia baseada em incentivos financeiros para conservar florestas tropicais e conseqüentemente o carbono armazenado nestas. Posteriormente durante a COP em 2008 foram incluídas nas pautas, de preocupação mundial, a conservação e o manejo sustentável de florestas e os aprimoramentos para preservar os estoques de carbono florestal e o REDD foi transformado em REDD⁺. No recente Acordo de Paris também é explicitamente mencionada a importância das florestas na redução das emissões e no aumento do sequestro de carbono e embora ainda não tenha sido adotada uma plataforma de pagamento ao REDD⁺ este pode ser um poderoso mecanismo para aumentar os estoques de carbono, melhorar a conservação e o manejo sustentável em florestas tropicais.

Assim, várias técnicas e abordagens foram propostas para aumentar o potencial de mitigação das florestas tropicais frente as mudanças climáticas mantendo os altos níveis de biodiversidade com viés sustentável. Aqui se conclui as técnicas e abordagens potencialmente bem-sucedidas e para os quais os resultados desta tese podem ter implicações: 1) manejo sustentável da floresta para produtos florestais madeireiros; 2) integração ecossistêmica para reduzir as emissões de carbono do desmatamento e degradação florestal; 3) aumento da cobertura florestal pela restauração da paisagem florestal.

8.3 Funcionamento de florestas tropicais a longo prazo

O manejo florestal de longo prazo não afetou os atributos da vegetação e do perfil de serapilheira solo. A diversidade florestal foi mantida entre os tratamentos que sofreram exploração florestal utilizando um manejo de impacto reduzido e a área controle que serviu como o parâmetro de um sistema florestal preservado. No nível dos atributos da vegetação conclui-se que a diversidade deve ter uma atenção especial quando se trata de manejo florestal. Primeiro devido ao fato da diversidade ser considerada como o motor do funcionamento florestal e que recuperar a diversidade florestal é um processo custoso e demorado. Segundo, ainda não se têm estudos com

evidências sólidas do valor da diversidade frente aos diversos serviços que esta pode proporcionar. Porém, este estudo mostrou que em 30 anos após uma exploração de madeira controlada a diversidade florestal atinge o nível de uma floresta preservada, contudo não foi possível afirmar se a retirada de espécies específicas podem causar algum impacto ao longo de vários ciclos de 30 anos. Isso evidencia a necessidade da manutenção de estudos que extrapolem as escalas temporais (e.g., 100, 200 anos). Contudo o manejo de impacto reduzido sugere uma alternativa segura para a exploração florestal sustentável em áreas com alta diversidade de espécies.

Por outro lado, o estoque de biomassa epígea exibiu um ciclo mais lento de recuperação da biomassa pré-exploração após o manejo reduzido. Mesmo após 30 anos a biomassa epígea das áreas exploradas não atingiu a quantidade referência das áreas controle. Mesmo não apresentando diferença estatística, a quantidade de biomassa nas áreas exploradas foi cerca de 90 Mg ha⁻¹ menor. Isso evidencia um problema para os esforços de sequestrar carbono na biomassa e tentar mitigar os efeitos atuais da emissão de CO₂ oriundos da exploração de biomassa epígea de florestas, bem como evidencia uma assincronia entre a recuperação da biomassa e a recuperação da diversidade mostrando que os processos ecossistêmicos apresentam resiliências diferenciadas ao longo do tempo.

Em relação aos atributos do perfil serapilheira-solo, o manejo florestal de longo prazo não afetou o status dos nutrientes relacionados aos ciclos biogeoquímicos. Evidenciado pela dinâmica das camadas da serapilheira em diferentes estágios de decomposição que ou não sofreram alteração com o manejo ou recuperam em longo prazo o mesmo status de florestas preservadas.

Finalmente, comparada com as florestas preservadas, as florestas manejadas apresentam a mesma diversidade e não perdem o status da qualidade química do perfil serapilheira-solo responsável em parte pelo ciclo de nutrientes, porém estocam menos carbono na biomassa epígea. Isso pode ter grandes consequências para o balanço regional de carbono na Amazônia, para a implementação de praticas de exploração florestal de baixo impacto e para as políticas públicas relacionadas aos programas por redução do desmatamento e degradação.

8.4 Atributos da vegetação e do perfil serapilheira-solo na estabilidade do carbono em florestas tropicais

Os atributos da vegetação estão intimamente ligados aos atributos do perfil serapilheira-solo e a relação entre esses dois compartimentos modela os estoques de carbono no solo. Dentro de um ecossistema florestal a vegetação é o compartimento que mais interage com os fatores abióticos. A variação na temperatura, precipitação e características do solo modelam fortemente o comportamento da vegetação florestal. Desta maneira, as espécies se tornam um filtro às mudanças que ocorrem no meio ambiente e consequentemente afetam o seu entorno. Atualmente duas teorias competem em prever se a diversidade é mais importante para a manutenção das funções do ecossistema (e.g., complementariedade de nichos e facilitação) ou se as características dos traços funcionais das espécies que dominam uma área se sobrepõem as demais e mantêm as funções ecossistêmicas (e.g., razão de massa). Nesta tese foram testadas as duas teorias num modelo integrado do funcionamento ecossistêmico tendo como foco os estoques de carbono no solo.

A diversidade assegura um aumento na biomassa florestal que por sua vez afeta os estoques de carbono, por outro lado as espécies dominantes determinam a qualidade da serapilheira que por sua vez também afeta o estoque de carbono. Desta maneira, a proteção e manutenção da diversidade é de certo modo mais importante do que o predomínio de espécies dominantes num ecossistema. Isso porque a diversidade age positivamente em dois compartimentos de carbono importantes para as políticas REDD⁺ e as mudanças climáticas: o carbono na biomassa epígea e no solo. A diversidade afetou diretamente a biomassa epígea, que no fim compreende uma fonte de carbono importante, mas também afetou o estoque de carbono no solo indiretamente evidenciando a importância que o aumento da diversidade de espécies tem no funcionamento e nos estoques de carbono de sistemas florestais tropicais. A diversidade também mostrou certa elasticidade em responder à mudanças em um período de tempo relativamente curto em termos relativos aos processos ecológicos.

Por outro lado, as espécies dominantes apresentam um forte controle da qualidade da serapilheira, que por sua vez é um compartimento do sistema florestal notadamente influenciador do processo de decomposição. Na verdade, grandes emissões de CO₂ para a atmosfera advêm do processo de decomposição. Assim, as

espécies dominantes estão controlando mudanças no sistema florestal que apresentam um ciclo muito mais curto do que o acúmulo de biomassa pela diversidade. Nesse sentido, a avaliação do processo de decomposição no solo através da serapilheira apresenta uma dependência de escala atrelada as espécies dominantes. Isso evidencia a importância em considerar a heterogeneidade espacial no interior das florestas tropicais para os estudos de emissão ou sequestro de carbono, evidenciando que o mosaico florestal determinado por espécies dominantes fornece uma dificuldade a ser vencida nos estudos de decomposição e estoque de carbono do solo.

8.5 Os futuros caminhos da geografia das florestas tropicais

Muitas das atividades e necessidades humanas diárias se beneficiam direta ou indiretamente da presença de vastas áreas de floresta tropical. Nesta tese, mostrou-se que a existência e a persistência de importantes processos ecossistêmicos em florestas tropicais num futuro próximo dependem de condições abióticas e bióticas e de ações e decisões humanas nas paisagens. Condições abióticas e bióticas incluindo diversidade, traços funcionais e características do perfil serapilheira-solo determinam os fluxos de processos ecossistêmicos de hoje e a sua estabilidade no futuro que ainda é incerto frente as mudanças globais.

Os esforços de pesquisa devem visar esclarecer ainda mais como os mecanismos subjacentes aos processos do ecossistema dependem da escala espacial e temporal e das condições locais e como eles são sensíveis à mudança global. Isto deve ser feito no nível local, a fim de melhorar o manejo florestal e salvaguardar ecossistemas sustentáveis e os meios de subsistência e no nível global, a fim de influenciar políticas nacionais e internacionais que abordem problemas globais e forneçam um quadro para a sustentabilidade. Ao combinar pesquisas ecológicas e socioeconômicas com desenvolvimentos políticos e tecnológicos adequados, poderá mudar o foco de sistemas lucrativos e simplificados de curto prazo para um foco em florestas rentáveis e de funcionamento ecológico a longo prazo que beneficiem a comunidade local e global. Conservar as florestas tropicais, estocar carbono e manter a diversidade é, e será um desafio, mas um desafio que deve ser superado para o benefício de todos os seres vivos na Terra.

9. Referências bibliográficas

ABDULLAH, S. A.; NAKAGOSHI, N. Forest fragmentation and its correlation to human land use change in the state of Selangor, peninsular Malaysia. **Forest Ecology and Management**, v. 241, n. 1–3, p. 39–48, 2007.

ALBERTI, G. et al. Soil C:N stoichiometry controls carbon sink partitioning between above-ground tree biomass and soil organic matter in high fertility forests. **iForest - Biogeosciences and Forestry**, v. 8, n. 2, p. 195, 2015.

ALLISON, S. D.; VITOUSEK, P. M. Extracellular Enzyme Activities and Carbon Chemistry as Drivers of Tropical Plant Litter Decomposition. **Biotropica**, v. 36, n. 3, p. 285–296, 1 set. 2004.

ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. **Biogeosciences**, v. 6, n. 12, p. 2759–2778, 1 dez. 2009.

BAHAR, N. H. A. et al. Leaf-level photosynthetic capacity in lowland Amazonian and high-elevation Andean tropical moist forests of Peru. **New Phytologist**, v. 214, n. 3, p. 1002–1018, 1 maio 2017.

BAKER, T. R. et al. Do species traits determine patterns of wood production in Amazonian forests? **Biogeosciences**, v. 6, n. 2, p. 297–307, 25 fev. 2009.

BAKKER, M. A.; CARREÑO-ROCA, G.; POORTER, L. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. **Functional Ecology**, v. 25, n. 3, p. 473–483, 2011.

BARLOW, J. et al. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 247, n. 1–3, p. 91–97, 2007.

BERG, B. Decomposition patterns for foliar litter – A theory for influencing factors. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 78, p. 222–232, 1 nov. 2014.

BERG, B.; MCCLAUGHERTY, C. **Plant litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration**. Berlin: Springer, 2003.

BERNOUX, M. et al. The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. **Geoderma**, v. 82, n. 1, p. 43–58, 1 fev. 1998.

BJORKMAN, A. D. et al. Plant functional trait change across a warming tundra biome. **Nature**, p. 1, 26 set. 2018.

BLASER, J. et al. Status of tropical forest management. ITTO Technical Series 38. **International Tropical Timber Organization, Yokohama, Japan**, 2011.

- BOLLEN, K. A. **Structural Equations with Latent Variables**. 1 edition ed. New York: Wiley-Interscience, 1989.
- BONAN, G. B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. **Science**, v. 320, n. 5882, p. 1444–1449, 2008.
- BONIFACIO, E.; FALSONE, G.; PETRILLO, M. Humus forms, organic matter stocks and carbon fractions in forest soils of northwestern Italy. **Biology and Fertility of Soils**, v. 47, n. 5, p. 555–566, 2011.
- BRAGAGNOLO, C. et al. Harvestmen in an Atlantic forest fragmented landscape: Evaluating assemblage response to habitat quality and quantity. **Biological Conservation**, v. 139, n. 3–4, p. 389–400, 2007.
- BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. **Ecological monographs**, v. 27, n. 4, p. 325–349, 1957.
- BRETHES, A. et al. Classification of forest humus forms: a French proposal. **Ann. For. Sci.**, v. 52, n. 6, p. 535–546, 1995.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. **Nature**, v. 519, n. 7543, p. 344–348, 2015.
- BURNS, R. G. et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 58, p. 216–234, 2013.
- BURNS, R. G.; DICK, R. P. **Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications**. [s.l.] CRC Press, 2002.
- CALDWELL, B. A. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. **Pedobiologia**, v. 49, n. 6, p. 637–644, 2005.
- CANELLAS, L.; SANTOS, G. DE A. Humosfera: tratado preliminar sobre a química das substâncias húmicas,[en línea]. **dos autores**, 2005.
- CANNON, C. H.; PEART, D. R.; LEIGHTON, M. Tree Species Diversity in Commercially Logged Bornean Rainforest. **Science**, v. 281, n. 5381, p. 1366–1368, 28 ago. 1998.
- CARDINALE, B. J. et al. The functional role of producer diversity in ecosystems. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 572–592, 1 mar. 2011.
- CARSON, W.; SCHNITZER, S. **Tropical Forest Community Ecology**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2011.
- CASTELLANO, M. J. et al. Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. **Global Change Biology**, v. 21, n. 9, p. 3200–3209, 1 set. 2015.

CASTRI, F. DI. **The hierarchical Uniqueness of Biodiversity**. (F. Gros, Ed.). In: UNIQUENESS AND UNIVERSALITY IN A BIOLOGICAL WORD. Biology International, 1995

CERRI, C. E. P. et al. Simulating SOC changes in 11 land use change chronosequences from the Brazilian Amazon with RothC and Century models. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Soil carbon stocks at regional scales. v. 122, n. 1, p. 46–57, 1 set. 2007.

CESÁRIO, F. V. et al. Formas de húmus: potencial e perspectivas de uso na avaliação da integridade funcional de fragmentos florestais da região serrana do Rio de Janeiro. In: PARRON, L. M. et al. (Eds.). . **Serviços ambientais em sistemas agrícolas e florestais do Bioma Mata Atlântica**. Brasília DF: Embrapa Floresta, 2015. p. 210–217.

CHATURVEDI, R. K.; RAGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. **Journal of Biosciences**, v. 36, n. 5, p. 963–981, 2011.

CHAVE, J. et al. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3177–3190, 1 out. 2014.

CHERTOV, O. G.; KOMAROV, A. S. Theoretical approaches to modelling the dynamics of soil organic matter. **Eurasian Soil Science**, v. 46, n. 8, p. 845–853, 8 ago. 2013.

CHRISTENSEN, J. H. et al. Climate Phenomena and their Relevance for Future Regional Climate Change. In: STOCKER, T. F. et al. (Eds.). . **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013. p. 1217–1308.

CIAIS, P. et al. Carbon and Other Biogeochemical Cycles. In: STOCKER, T. F. et al. (Eds.). . **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013. p. 465–570.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. **Forest Ecology and Management**, v. 80, n. 1, p. 235–244, 1 jan. 1996.

CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R.; SCHMIDT, S. K. Phosphorus Limitation of Microbial Processes in Moist Tropical Forests: Evidence from Short-term Laboratory Incubations and Field Studies. **Ecosystems**, v. 5, n. 7, p. 0680–0691, 1 nov. 2002.

- COLMAN, B. P.; SCHIMEL, J. P. Drivers of microbial respiration and net N mineralization at the continental scale. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 60, n. 0, p. 65–76, 2013.
- CONG, W.-F. et al. Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 5, p. 1163–1170, 1 set. 2014.
- CORNWELL, W. K. et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 1065–1071, 1 out. 2008.
- CORREIA, M. E. F.; ANDRADE, A. G. Formação de serapilheira e ciclagem de nutrientes. In: SANTOS, G. DE A. et al. (Eds.). . **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais**. Porto Alegre: Metrópole, 2008. v. 2p. 654.
- COTRUFO, M. F. et al. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? **Global Change Biology**, v. 19, n. 4, p. 988–995, 1 abr. 2013.
- COTRUFO, M. F. et al. Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. **Nature Geoscience**, v. 8, n. 10, p. 776–779, out. 2015.
- COX, P. M. et al. Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 78, n. 1–3, p. 137–156, 2004.
- CROWTHER, T. W. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. **Nature**, v. 540, n. 7631, p. 104–108, 1 dez. 2016.
- DA ROCHA, H. R.; MANZI, A. O.; SHUTTLEWORTH, J. Evapotranspiration. In: **Amazonia and Global Change**. [s.l.] American Geophysical Union, 2013. p. 261–272.
- DANTAS, M.; PHILLIPSON, J. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian ‘terra firme’ rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 1, p. 27–36, fev. 1989.
- DARCH, T. et al. Assessment of bioavailable organic phosphorus in tropical forest soils by organic acid extraction and phosphatase hydrolysis. **Geoderma**, v. 284, p. 93–102, 15 dez. 2016.
- DAVIDSON, E. A.; JANSSENS, I. A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. **Nature**, v. 440, n. 7081, p. 165–173, 9 mar. 2006.

DAVIDSON, E. A.; MARTINELLI, L. A. Nutrient Limitations to Secondary Forest Regrowth. In: **Amazonia and Global Change**. [s.l.] American Geophysical Union, 2013. p. 299–309.

DE MEDEIROS, E. V. et al. Soil organic carbon, microbial biomass and enzyme activities responses to natural regeneration in a tropical dry region in Northeast Brazil. **CATENA**, v. 151, p. 137–146, abr. 2017.

DENEFF, K. et al. Influence of dry-wet cycles on the interrelationship between aggregate, particulate organic matter, and microbial community dynamics. **Soil Biology & Biochemistry**, v. 33, n. 12–13, p. 1599–1611, 2001.

DENEFF, K. et al. Microaggregate-associated carbon as a diagnostic fraction for management-induced changes in soil organic carbon in two Oxisols. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 5, p. 1165–1172, 2007.

DENEFF, K.; SIX, J. Clay mineralogy determines the importance of biological versus abiotic processes for macroaggregate formation and stabilization. **European Journal of Soil Science**, v. 56, p. 469–479, 2005.

DIAMOND, J. M. **Collapse: How societies choose to fail or succeed**. [s.l.] Penguin Group USA, 2006.

DIDHAM, R. K. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. **Oecologia**, v. 116, n. 3, p. 397–406, 1 set. 1998.

DONAGEMA, G. K. et al. Manual de métodos de análise de solo. **Embrapa Solos-Documentos (INFOTECA-E)**, 2011.

EDWARDS, J. R. et al. On the nature and direction of relationships between constructs and measures. **Psychological Measurement**, p. 155–174, 2000.

EIVAZI, F.; TABATABAI, M. A. Glucosidases and galactosidases in soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 20, n. 5, p. 601–606, 1 jan. 1988.

FANIN, N. et al. Does variability in litter quality determine soil microbial respiration in an Amazonian rainforest? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 5, p. 1014–1022, 1 maio 2011.

FANIN, N.; BERTRAND, I. Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 94, p. 48–60, 2016.

FEELEY, K. J. et al. Decelerating growth in tropical forest trees. **Ecology Letters**, v. 10, n. 6, p. 461–469, 1 jun. 2007.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M. et al. Atmospheric deposition, CO₂, and change in the land carbon sink. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 9632, 29 ago. 2017.

FINEGAN, B. et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 191–201, 2015.

FISK, M.; SANTANGELO, S.; MINICK, K. Carbon mineralization is promoted by phosphorus and reduced by nitrogen addition in the organic horizon of northern hardwood forests. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 81, p. 212–218, 1 fev. 2015.

FORNARA, D. A.; TILMAN, D. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 2, p. 314–322, 1 mar. 2008.

FOUDYL-BEY, S.; BRAIS, S.; DROUIN, P. Litter heterogeneity modulates fungal activity, C mineralization and N retention in the boreal forest floor. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 100, p. 264–275, set. 2016.

FRASER, L. H. et al. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. **Science**, v. 349, n. 6245, p. 302–305, 17 jul. 2015.

GARAY, I. (CENTRE N. DE LA R. S.; KINDEL, A.; DE JESUS, R. M. Diversity of humus forms in the Atlantic Forest ecosystems (Brazil). The table-land Atlantic Forest. **Acta Oecologica (France)**, 1995.

GARAY, I. E. . Avaliação do status da Biodiversidade ao nível do Ecosistema. In: **Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento**. Petrópolis: Editora Vozes, 2001.

GARCÍA PALACIOS, P. et al. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 1045–1053, 1 ago. 2013.

GHOLZ, H. L. et al. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. **Global Change Biology**, v. 6, n. 7, p. 751–765, 1 out. 2000.

GIANFREDA, L.; RAO, M. A.; VIOLANTE, A. Adsorption, activity and kinetic properties of urease on montmorillonite, aluminium hydroxide and AL(OH)_x-montmorillonite complexes. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 24, n. 1, p. 51–58, 1 jan. 1992.

GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecology Letters**, v. 4, n. 4, p. 379–391, 22 jul. 2001.

GOURLET-FLEURY, S. et al. Silvicultural disturbance has little impact on tree species diversity in a Central African moist forest. **Forest Ecology and Management**, v. 304, p. 322–332, 15 set. 2013.

- GRACE, J. B. et al. Ecology in the Real World: How Might We Progress? In: DR, S. M.; DR, S. C.; DR, M. N. (Eds.). . **Real World Ecology**. [s.l.] Springer New York, 2009. p. 293–302.
- GRACE, J. B. et al. On the specification of structural equation models for ecological systems. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 1, p. 67–87, 1 fev. 2010.
- GRACE, J. B. et al. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. **Nature**, v. advance online publication, 13 jan. 2016.
- GRACE, J. B.; BOLLEN, K. A. Representing general theoretical concepts in structural equation models: the role of composite variables. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 15, n. 2, p. 191–213, 2008.
- GRACE, J.; MITCHARD, E.; GLOOR, E. Perturbations in the carbon budget of the tropics. **Global Change Biology**, v. 20, n. 10, p. 3238–3255, 1 out. 2014.
- GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 1 dez. 1998.
- GUARIGUATA, M. R.; BALVANERA, P. Tropical forest service flows: Improving our understanding of the biophysical dimension of ecosystem services. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 9, p. 1825–1829, 10 out. 2009.
- GÜSEWELL, S. N. P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. **New Phytologist**, v. 164, n. 2, p. 243–266, 1 nov. 2004.
- HARTEMINK, A. E.; MCSWEENEY, K. (EDS.). **Soil Carbon**. 2014 edition ed. [s.l.] Springer, 2014.
- HERNANDEZ FILHO, P. et al. **Relatório final: projeto de inventário florestal na Floresta Nacional do Tapajós**. [s.l.] INPE, 1993.
- HILLEL, D. **Introduction to Environmental Soil Physics**. Burlington: Academic Press, 2003.
- HIROBE, M. et al. Leaf-litter decomposition of 15 tree species in a lowland tropical rain forest in Sarawak: decomposition rates and initial litter chemistry. **Journal of Forest Research**, v. 9, n. 4, p. 341–346, 1 nov. 2004.
- HOOOPER, D. U. et al. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3–35, 1 fev. 2005.
- HOUGHTON, R. A. Aboveground Forest Biomass and the Global Carbon Balance. **Global Change Biology**, v. 11, n. 6, p. 945–958, 1 jun. 2005.
- HOUGHTON, R. A. et al. The Regional Carbon Budget. In: **Amazonia and Global Change**. [s.l.] American Geophysical Union, 2013. p. 409–428.

HOYLE, R. H. **Handbook of structural equation modeling**. [s.l.] Guilford Press, 2012.

HURLBERT, S. H. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. **Ecology**, v. 52, n. 4, p. 577–586, 1 jul. 1971.

HUYSEN, T. L. VAN; PERAKIS, S. S.; HARMON, M. E. Decomposition drives convergence of forest litter nutrient stoichiometry following phosphorus addition. **Plant and Soil**, v. 406, n. 1–2, p. 1–14, 1 set. 2016.

IBAMA. **Floresta nacional do Tapajós: Plano de manejo** Ministério do Meio Ambiente, , 2004.

IBGE. Mapa de vegetação do Brasil. **Diretório: mapas/tematicos/mapas_murais/vegetacao.pdf** Acesso em, v. 14, 2004.

IPCC. **Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.

JANZEN, H. H. Carbon cycling in earth systems—a soil science perspective. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 104, n. 3, p. 399–417, dez. 2004.

JORDAN, C. F.; ESCALANTE, G. Root Productivity in an Amazonian Rain Forest. **Ecology**, v. 61, n. 1, p. 14–18, 1980.

KANDELER, E. et al. Response of soil microbial biomass and enzyme activities to the transient elevation of carbon dioxide in a semi-arid grassland. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 38, n. 8, p. 2448–2460, 1 ago. 2006.

KENZO, T. et al. Changes in above- and belowground biomass in early successional tropical secondary forests after shifting cultivation in Sarawak, Malaysia. **Forest Ecology and Management**, v. 260, n. 5, p. 875–882, 30 jul. 2010.

KINDEL, A. et al. Quantificação dos horizontes húmicos e dinâmica da decomposição de material foliar em solos florestais. **Comunicado Técnico EMBRAPA**, v. 1, n. 21, p. 1–8, 2003.

KINDEL, A.; GARAY, I. Caracterização de Ecossistemas da Mata Atlântica de Tabuleiros por meio das Formas de Húmus. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 25, n. 2, p. 551–563, 2001.

KINDEL, A.; GARAY, I. Humus form in ecosystems of the Atlantic Forest, Brazil. **Geoderma**, v. 108, n. 1–2, p. 101–118, 2002.

KIRKBY, C. A. et al. Stable soil organic matter: A comparison of C:N:P:S ratios in Australian and other world soils. **Geoderma**, v. 163, n. 3–4, p. 197–208, 15 jul. 2011.

KLINKA, K.; WANG, Q.; CARTER, R. E. **Relationships Among Humus Forms, Forest Floor Nutrient Properties, and Understory Vegetation**. Text. Disponível em: <http://landbouwwagennld.library.ingentaconnect.com/content/saf/fs/1990/00000036/00000003/art00008>>. Acesso em: 26 abr. 2017.

KORKMAZ, S.; GOKSULUK, D.; ZARARSIZ, G. MVN: An R Package for Assessing Multivariate Normality. **The R Journal**, v. 6, n. 2, p. 151–162, 2014.

KRUSKAL, J. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. **Psychometrika**, v. 29, n. 2, p. 115–129, 1964.

KUNITO, T. et al. Aluminum and acidity suppress microbial activity and biomass in acidic forest soils. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 97, p. 23–30, jun. 2016.

KUNSTLER, G. et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 14 jan. 2016.

LACERDA, A. E. B. DE; KANASHIRO, M.; SEBBENN, A. M. Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 255, n. 3, p. 1034–1043, 20 mar. 2008.

LAL, R. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. **Geoderma**, v. 123, n. 1–2, p. 1–22, 2004.

LAL, R. Forest soils and carbon sequestration. **Forest Ecology and Management**, Forest Soils Research: Theory, Reality and its Role in Technology Selected and Edited Papers from the 10th North American Forest Soils Conference held in Saulte Ste. Marie, Ontario, Canada, 20-24 July 2003. v. 220, n. 1–3, p. 242–258, 10 dez. 2005.

LALIBERTÉ, E.; ZEMUNIK, G.; TURNER, B. L. Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. **Science**, v. 345, n. 6204, p. 1602–1605, 26 set. 2014.

LANGE, M. et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. **Nature Communications**, v. 6, p. 6707, 7 abr. 2015.

LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. **Biological Conservation**, v. 144, n. 1, p. 56–67, 2011.

LEHMANN, J.; KLEBER, M. The contentious nature of soil organic matter. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 60–68, 3 dez. 2015.

LEWIS, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. **Nature**, v. 457, n. 7232, p. 1003, fev. 2009.

LINDENMAYER, D. B.; LAURANCE, W. F.; FRANKLIN, J. F. Global Decline in Large Old Trees. **Science**, v. 338, n. 6112, p. 1305–1306, 7 dez. 2012.

LLOYD, J. et al. 1.8 - Should Phosphorus Availability Be Constraining Moist Tropical Forest Responses to Increasing CO₂ Concentrations? In: **Global Biogeochemical Cycles in the Climate System**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 95–114.

LOHBECK, M. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, n. 6, p. 1211–1216, 2013.

LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. **Ecology**, v. 96, n. 5, p. 1242–1252, 1 maio 2015.

LORANGER, G.; PONGE, J. F.; LAVELLE, P. Humus forms in two secondary semi-evergreen tropical forests. **European Journal of Soil Science**, v. 54, n. 1, p. 17–24, 2003.

LU, D. Aboveground biomass estimation using Landsat TM data in the Brazilian Amazon. **International Journal of Remote Sensing**, v. 26, n. 12, p. 2509–2525, 20 jun. 2005.

LUO, L.; MENG, H.; GU, J.-D. Microbial extracellular enzymes in biogeochemical cycling of ecosystems. **Journal of Environmental Management**, v. 197, p. 539–549, 15 jul. 2017.

MALHI, Y. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. **Global Change Biology**, v. 12, n. 7, p. 1107–1138, 1 jul. 2006.

MALHI, Y. et al. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. **Science**, v. 319, n. 5860, p. 169–172, 11 jan. 2008.

MALHI, Y. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 1, p. 65–75, 1 jan. 2012.

MANNING, P. et al. Simple measures of climate, soil properties and plant traits predict national-scale grassland soil carbon stocks. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 5, p. 1188–1196, 1 out. 2015.

MANZONI, S.; PORPORATO, A. Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 41, n. 7, p. 1355–1379, 2009.

MARGALEF, O. et al. Global patterns of phosphatase activity in natural soils. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1337, 2 maio 2017.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F. Light-Dependent Leaf Trait Variation in 43 Tropical Dry Forest Tree Species. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 4, p. 515–525, 2007.

MARTÍNEZ-GARZA, C.; BONGERS, F.; POORTER, L. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? **Forest Ecology and Management**, v. 303, p. 35–45, 2013.

MARTINS, S. C. et al. Soil texture and chemical characteristics along an elevation range in the coastal Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Geoderma Regional**, v. 5, n. Supplement C, p. 106–116, 1 ago. 2015.

MATAMALA, R. et al. Impacts of Fine Root Turnover on Forest NPP and Soil C Sequestration Potential. **Science**, v. 302, n. 5649, p. 1385–1387, 2003.

MATYSSEK, R. et al. **Climate change, air pollution and global challenges: understanding and perspectives from forest research**. [s.l.] Newnes, 2013. v. 13

MAZZEI, L. et al. Above-ground biomass dynamics after reduced-impact logging in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 3, p. 367–373, 2010.

MENDIBURU, F. DE. **agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research**. [s.l.: s.n.].

MERCADO, L. M. et al. Variations in Amazon forest productivity correlated with foliar nutrients and modelled rates of photosynthetic carbon supply. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1582, p. 3316–3329, 27 nov. 2011.

MIDGLEY, G. F. Biodiversity and Ecosystem Function. **Science**, v. 335, n. 6065, p. 174–175, 13 jan. 2012.

MILNE, E. et al. Soil carbon, multiple benefits. **Environmental Development**, v. 13, p. 33–38, jan. 2015.

MOLES, A. T. et al. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? **Journal of Vegetation Science**, v. 25, n. 5, p. 1167–1180, 1 set. 2014.

MOUJAHID, L. E. et al. Effect of plant diversity on the diversity of soil organic compounds. **PLOS ONE**, v. 12, n. 2, p. e0170494, 2 jun. 2017.

MURPHY, J.; RILEY, J. P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. **Analytica Chimica Acta**, v. 27, n. Supplement C, p. 31–36, 1 jan. 1962.

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

NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Efeitos de área e de borda sobre a estrutura florestal em fragmentos de floresta de terra-firme após 13-17 anos de isolamento. **Acta Amazonica**, v. 36, p. 183–192, 2006.

NAVARRETE, A. A. et al. Land-use systems affect Archaeal community structure and functional diversity in western Amazon soils. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 35, n. 5, p. 1527–1540, out. 2011.

NEUMANN, E.; GEORGE, E. Nutrient Uptake: The Arbuscular Mycorrhiza Fungal Symbiosis as a Plant Nutrient Acquisition Strategy. In: **Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function**. [s.l.] Springer, Dordrecht, 2010. p. 137–167.

NEWBOLD, T. et al. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, v. 520, n. 7545, p. 45–50, 2 abr. 2015.

NGO, K. M. et al. Carbon stocks in primary and secondary tropical forests in Singapore. **Forest Ecology and Management**, v. 296, n. 0, p. 81–89, 2013.

NOGUEIRA, E. M. et al. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. **Forest Ecology and Management**, v. 256, n. 11, p. 1853–1867, 20 nov. 2008.

NORMAH, M. N.; CHIN, H. F.; REED, B. M. (EDS.). **Conservation of Tropical Plant Species**. 2013 edition ed. New York: Springer, 2012.

OKSANEN, J. et al. **vegan: Community Ecology Package**. [s.l.: s.n.].

OLANDER, L. P.; VITOUSEK, P. M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. **Biogeochemistry**, v. 49, n. 2, p. 175–191, 1 maio 2000.

OTTO-ZIMMERMANN, K. From Rio to Rio + 20: the changing role of local governments in the context of current global governance. **Local Environment**, v. 17, n. 5, p. 511–516, 1 maio 2012.

PAN, Y. et al. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. **Science**, v. 333, n. 6045, p. 988–993, 2011.

PANDEY, R. et al. Physiological and molecular alterations in plants exposed to high [CO₂] under phosphorus stress. **Biotechnology Advances**, v. 33, n. 3, p. 303–316, 1 maio 2015.

PARROTA, J.; KNOWLES, O. Restauração florestal em áreas de mineração de bauxita na Amazônia. **Restauração Ecológica de Ecossistemas Naturais. Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais-FEPAF, Botucatu**, p. 307–330, 2003.

PAUL, E. A. The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 98, p. 109–126, jul. 2016.

PEÑA-CLAROS, M. et al. Beyond reduced-impact logging: Silvicultural treatments to increase growth rates of tropical trees. **Forest Ecology and Management**, Moving

beyond reduced impact-logging towards a more holistic management of tropical forests. v. 256, n. 7, p. 1458–1467, 20 set. 2008.

PETCHEY, O. L.; HECTOR, A.; GASTON, K. J. How Do Different Measures of Functional Diversity Perform? **Ecology**, v. 85, n. 3, p. 847–857, 1 mar. 2004.

PIETSCH, K. A. et al. Global relationship of wood and leaf litter decomposability: the role of functional traits within and across plant organs. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 9, p. 1046–1057, 1 set. 2014.

PINARD, M. A.; PUTZ, F. E. Retaining Forest Biomass by Reducing Logging Damage. **Biotropica**, v. 28, n. 3, p. 278–295, 1996.

PLA, L.; CASANOVES, F.; RIENZO, J. D. **Quantifying Functional Biodiversity**. 2012 edition ed. Dordrecht ; New York: Springer, 2011.

POEPLAU, C.; HERRMANN, A. M.; KÄTTERER, T. Opposing effects of nitrogen and phosphorus on soil microbial metabolism and the implications for soil carbon storage. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 100, p. 83–91, set. 2016.

PONGE, J. F. Heterogeneity in soil animal communities and humus forms: patterns in space and time. **Going underground: ecological studies in forest soils**, p. 33–44, 1999.

PONGE, J.-F. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 935–945, 2003.

PONGE, J.-F. Horizons and Humus Forms in Beech Forests of the Belgian Ardennes. **Soil Sci. Soc. Am. J.**, v. 63, n. 6, p. 1888–1901, 2011.

PONGE, J.-F. Plant–soil feedbacks mediated by humus forms: A review. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 57, p. 1048–1060, fev. 2013.

PONGE, J.-F.; CHEVALIER, R. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. **Forest Ecology and Management**, v. 233, n. 1, p. 165–175, 2006.

POORTER, L. et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 11, p. 1314–1328, 1 nov. 2015.

POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211–214, 11 fev. 2016.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf Traits Are Good Predictors of Plant Performance across 53 Rain Forest Species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733–1743, 2006.

PRESCOTT, C. E. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? **Biogeochemistry**, v. 101, n. 1–3, p. 133–149, 1 dez. 2010.

- PUTZ, F. E. et al. Reduced-impact logging: Challenges and opportunities. **Forest Ecology and Management**, Moving beyond reduced impact-logging towards a more holistic management of tropical forests. v. 256, n. 7, p. 1427–1433, 20 set. 2008.
- PYLE, E. H. et al. Dynamics of carbon, biomass, and structure in two Amazonian forests. **Journal of Geophysical Research**, v. 113, 2008.
- QUESADA, C. A. et al. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. **Biogeosciences Discuss.**, v. 6, n. 2, p. 3993–4057, 2009.
- QUESADA, C. A. et al. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. **Biogeosciences**, v. 7, n. 5, p. 1515–1541, 17 maio 2010.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2014.
- RANTALAINEN, M.-L. et al. Influence of resource quality on the composition of soil decomposer community in fragmented and continuous habitat. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 36, n. 12, p. 1983–1996, 2004.
- RAO, M. A.; VIOLANTE, A.; GIANFREDA, L. Interaction of acid phosphatase with clays, organic molecules and organo-mineral complexes: kinetics and stability. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 32, n. 7, p. 1007–1014, 1 jul. 2000.
- READ, D. J.; PEREZ-MORENO, J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? **New Phytologist**, v. 157, n. 3, p. 475–492, 1 mar. 2003.
- ROGELJ, J. et al. Paris Agreement climate proposals need a boost to keep warming well below 2 °C. **Nature**, v. 534, n. 7609, p. 631, jun. 2016.
- ROSCHER, C. et al. Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. **PLOS ONE**, v. 7, n. 5, p. e36760, 2012.
- ROSILLO-CALLE, F. et al. (EDS.). **The Biomass Assessment Handbook: Energy for a sustainable environment**. 2 edition ed. London ; New York: Routledge, 2015.
- RUBINSTEIN, A.; VASCONCELOS, H. L. Leaf-Litter Decomposition in Amazonian Forest Fragments. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 6, p. 699–702, 2005.
- RUIZ-BENITO, P. et al. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 3, p. 311–322, 1 mar. 2014.
- SABOGAL, C. et al. **Manejo florestal empresarial na Amazônia Brasileira**. [s.l.] Cifor, 2006.

SANTOS, H. G. DOS et al. **Sistema Brasileiro de Classificação de Solos**. 3^o Edição ed. [s.l.] Embrapa, 2013.

SCHILLING, E. M. et al. Forest composition modifies litter dynamics and decomposition in regenerating tropical dry forest. **Oecologia**, p. 1–11, 28 maio 2016.

SCHMIDT, M. W. I. et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. **Nature**, v. 478, n. 7367, p. 49–56, 6 out. 2011.

SEEBER, J.; SEEBER, G. U. H. Effects of land-use changes on humus forms on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol). **Geoderma**, v. 124, p. 215–222, 2005.

SESSIONS, J. **Harvesting operations in the Tropics**. [s.l.] Springer, 2007.

SHUKLA, G.; VARMA, A. **Soil enzymology**. [s.l.] Springer Science & Business Media, 2010. v. 22

SILVA, J. N. M.; DE CARVALHO, J. O. P.; LOPES, J. DO. Inventário florestal de uma área experimental na Floresta Nacional do Tapajós. **Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 1985.

SIST, P.; FERREIRA, F. N. Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. **Forest Ecology and Management**, v. 243, n. 2–3, p. 199–209, 31 maio 2007.

SISTI, C. P. J. et al. Change in carbon and nitrogen stocks in soil under 13 years of conventional or zero tillage in southern Brazil. **Soil and Tillage Research**, v. 76, n. 1, p. 39–58, mar. 2004.

SLIK, J. W. F. et al. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 12, p. 1261–1271, 1 dez. 2013.

SMITH, P. et al. Biogeochemical cycles and biodiversity as key drivers of ecosystem services provided by soils. **SOIL**, v. 1, n. 2, p. 665–685, 19 nov. 2015.

SOHI, S. P. et al. A procedure for isolating soil organic matter fractions suitable for modeling. **Soil Science Society of America Journal**, v. 65, n. 4, p. 1121–1128, 2001.

SOLOMON, A. M.; SHUGART, H. **Vegetation Dynamics & Global Change**. [s.l.] Springer Science & Business Media, 2012.

SPOHN, M.; KUZYAKOV, Y. Phosphorus mineralization can be driven by microbial need for carbon. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 61, p. 69–75, 1 jun. 2013.

STEINBEISS, S. et al. Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. **Global Change Biology**, v. 14, n. 12, p. 2937–2949, 1 dez. 2008.

STEPHENSON, N. L. et al. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. **Nature**, v. 507, n. 7490, p. 90, mar. 2014.

STOCKMANN, U. et al. The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 164, n. 0, p. 80–99, 2013.

SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Los Angeles: University of California, 1979.

TABATABAI, M.A. Soil enzymes. In: **Methods of Soil Analysis. Part 2: Microbiological and Biochemical Properties**. [s.l.] Soil Science Society of America, 1994. p. 775–833.

TILMAN, D. The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles. **Ecology**, v. 80, n. 5, p. 1455–1474, 1 jul. 1999.

TILMAN, D. et al. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 843–845, 26 out. 2001.

TOLEDO, M. et al. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 254–264, 2011.

TRAP, J. et al. Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 7, p. 1490–1497, 2011a.

TRAP, J. et al. Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-year-old pure beech forest chronosequence. **Annals of Forest Science**, v. 68, n. 3, p. 595–606, 2011b.

TRAP, J. et al. PLS-regressions highlight litter quality as the major predictor of humus form shift along forest maturation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 57, n. 0, p. 969–971, 2012.

TRUMBORE, S.; BARBOSA DE CAMARGO, P. Soil Carbon Dynamics. In: **Amazonia and Global Change**. [s.l.] American Geophysical Union, 2013. p. 451–462.

VAN DER SANDE, M. T. et al. Old-growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. **Ecological Monographs**, v. 86, n. 2, p. 228–243, 1 maio 2016.

VAN DER SANDE, M. T. et al. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 5, p. 1223–1234, 1 set. 2017.

VASCONCELOS, H. L.; LUIZÃO, F. J. Litter Production and Litter Nutrient Concentrations in a Fragmented Amazonian Landscape. **Ecological Applications**, v. 14, n. 3, p. 884–892, 2004.

- VELOSO, H. P. et al. Manual técnico da vegetação brasileira. **Rio de Janeiro: IBGE**, 1992.
- VINCENT, A. G.; TURNER, B. L.; TANNER, E. V. J. Soil organic phosphorus dynamics following perturbation of litter cycling in a tropical moist forest. **European Journal of Soil Science**, v. 61, n. 1, p. 48–57, 1 fev. 2010.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882–892, 1 maio 2007.
- VITOUSEK, P. M. et al. Nutrient limitations to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park. **Biogeochemistry**, v. 23, n. 3, p. 197–215, 1 jan. 1993.
- VITOUSEK, P. M. et al. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. **Ecological Applications**, v. 20, n. 1, p. 5–15, 1 jan. 2010.
- VITOUSEK, P. M.; SANFORD, R. L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual review of ecology and systematics**, v. 17, p. 137–167, 1986.
- WAKEEL, A. et al. Forest management and land use/cover changes in a typical micro watershed in the mid elevation zone of Central Himalaya, India. **Forest Ecology and Management**, v. 213, n. 1–3, p. 229–242, 2005.
- WARDLE, D. A. et al. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. **Science**, v. 304, n. 5677, p. 1629–1633, 11 jun. 2004.
- WARING, B. G. Exploring relationships between enzyme activities and leaf litter decomposition in a wet tropical forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 64, p. 89–95, set. 2013.
- WASAKI, J. et al. Root Exudation, Phosphorus Acquisition, and Microbial Diversity in the Rhizosphere of White Lupine as Affected by Phosphorus Supply and Atmospheric Carbon Dioxide Concentration. **Journal of Environmental Quality**, v. 34, n. 6, p. 2157–2166, 1 nov. 2005.
- WRIGHT, S. J. et al. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. **Ecology**, v. 91, n. 12, p. 3664–3674, 2010.
- YACHI, S.; LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 96, n. 4, p. 1463–1468, 16 fev. 1999.
- YUAN, Z.; CHEN, H. Y. H. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. **Global Ecology and Biogeography**, v. 18, n. 5, p. 532–542, 1 set. 2009.

ZACHOS, F. E.; HABEL, J. C. (EDS.). **Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas**. 2011 edition ed. Heidelberg Germany ; New York: Springer, 2011.

ZANELLA, A. et al. Humusica 1, article 2: Essential bases—Functional considerations. **Applied Soil Ecology**, 2017a.

ZANELLA, A. et al. Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms—Specific terms and diagnostic horizons. **Applied Soil Ecology**, 24 jul. 2017b.

ZANELLA, A.; PONGE, J.-F.; BRIONES, M. J. I. Humusica 1, article 8: Terrestrial humus systems and forms – Biological activity and soil aggregates, space-time dynamics. **Applied Soil Ecology**, 20 set. 2017.

ZANNE, A. E. et al. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. 20 fev. 2009.

ZHOU, W.-J. et al. Direct effects of litter decomposition on soil dissolved organic carbon and nitrogen in a tropical rainforest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 81, n. 0, p. 255–258, fev. 2015.

ZIMMERMANN, M.; BIRD, M. I. Temperature sensitivity of tropical forest soil respiration increase along an altitudinal gradient with ongoing decomposition. **Geoderma**, v. 187–188, p. 8–15, 1 out. 2012.