



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

PRISCILA SANJUAN DE MEDEIROS

**INDICADORES AMBIENTAIS PARA FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA EM  
FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA  
ORIENTAL**

BELÉM-PA

2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

PRISCILA SANJUAN DE MEDEIROS

**INDICADORES AMBIENTAIS PARA FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA EM  
FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA  
ORIENTAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais da Universidade Federal do Pará, Museu Paraense Emílio Goeldi e EMBRAPA, como parte dos requisitos para obtenção do grau de doutor em Ciências Ambientais.

Linha de pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmicas Sócio-Ambientais.

Orientador: Dr. Leandro Valle Ferreira

BELÉM-PA

2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da UFPA

---

Medeiros, Priscila Sanjuan de, 1981-  
Indicadores ambientais para funcionalidade ecológica  
em florestas secundárias de diferentes idades na  
Amazônia oriental / Priscila Sanjuan de Medeiros. -  
2016.

Orientador: Leandro Valle Ferreira.  
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do  
Pará, Instituto de Geociências, Programa de  
Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Belém,  
2016.

1. Florestas tropicais - Conservação -  
Amazônia. 2. Bancos de sementes - Amazônia. 3.  
Ciência do solo - Amazônia. 4. Fungos do solo -  
Amazônia. 5. Invertebrado - Amazônia. I. Título.

CDD 22. ed. 577.3409811

---

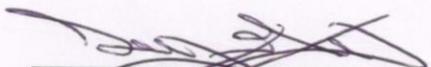
**PRISCILA SANJUAN DE MEDEIROS**

**INDICADORES AMBIENTAIS PARA FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA EM  
FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA  
ORIENTAL**

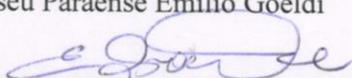
Tese apresentada para obtenção do grau de Doutora pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará em convênio com o Museu Paraense Emílio Goeldi e EMBRAPA – Amazônia Oriental. Área de concentração em Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

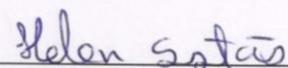
Data de aprovação: 17 / 06 / 2016

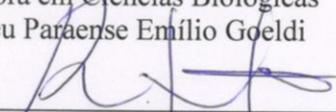
Banca Examinadora:

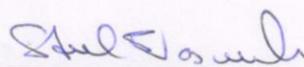
 Orientador

Prof. Dr. Leandro Valle Ferreira  
Doutor em Biologia  
Museu Paraense Emílio Goeldi

  
Prof. Dr. Edson José Paulino da Rocha  
Doutor em Meteorologia  
Universidade Federal do Pará

  
Profa. Dra. Helen Maria Pontes Sotão  
Doutora em Ciências Biológicas  
Museu Paraense Emílio Goeldi

  
Prof. Dr. Rafael de Paiva Salomão  
Doutor em Ciências Agrárias  
Museu Paraense Emílio Goeldi

  
Prof. Dr. Steel Silva Vasconcelos  
Doutor em Recursos e Conservação Florestal  
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

“Sonhar o sonho impossível,  
sofrer a angústia implacável,  
pisar onde os bravos não ousam,  
reparar o mal irreparável,  
enfrentar o inimigo invencível,  
tentar quando as forças se esvaem,  
alcançar a estrela inatingível:  
essa é a minha busca”

Dom Quixote de La mancha- Miguel de Cervantes

Aos meus,  
aos daqui, aos de lá e aos *d'além-mar*  
DEDICO

## AGRADECIMENTOS

“Aqueles que passam por nós,  
não vão sós, não nos deixam sós.  
Deixam um pouco de si e levam um pouco de nós”  
Pequeno `Príncipe. Saint Exupéry

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais pela infraestrutura e formação profissional.

Ao Museu Paraense Emílio Goeldi, em especial ao Departamento de Botânica e Estação Científica Ferreira Penna pela infraestrutura e apoio dos seus profissionais.

Ao Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD-Caxiuanã), recursos advindos do Programa PELD/CNPq, pelo financiamento.

A CAPES, pela concessão da bolsa de estudo. E a todos os brasileiros que financiaram todos esses anos de pesquisa com pagamento dos seus impostos. Obrigada ao governo brasileiro por investir em pesquisa e desenvolvimento, pois somente assim sairemos do subdesenvolvimento.

Ao Dr. Leandro Valle Ferreira, pela orientação, apoio e amizade. Obrigada por me aceitar e me respeitar, a mim e às minhas ideias.

A todos os auxiliares de campo, em especial o Sr. Renato, Sr. Mó e Sr. Pão, por toda a ajuda em campo. Vocês tornaram tudo mais leve. Meu mais profundo agradecimento.

Ao parataxonomista Luiz Carlos Lobato do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela identificação das espécies de plantas.

A todos os professores e colegas do curso de Pós-graduação, pelo incentivo e convivência agradável.

Aos membros da banca examinadora, pelas sugestões que foram essenciais para o resultado final desta tese.

Aos meus pais, que sempre se esforçaram ao máximo para que nada me faltasse, que me apoiaram em todas as minhas escolhas, e me deram todo o amor possível. Seus exemplos de luta, persistência e resignação sempre foram muito importantes para a construção da minha personalidade.

Ao João Fabricio pelo amor e companheirismo. Obrigada pela paciência nos momentos difíceis, por acreditar no meu potencial e me dar suporte em todos os aspectos da minha vida. Seu amor e apoio são extremamente importantes para mim.

Seria impossível descrever a importância de cada uma das pessoas que passaram por minha vida nos últimos anos. Alguns me acompanharam durante toda essa jornada, outros, somente passaram. Mas todos, de certa forma, conseguiram modificar minha vida e fazem parte disso. Meu muito obrigado a todos.

## RESUMO GERAL

Atualmente as florestas secundárias ocupam cerca 25% da região amazônica, e vem recebendo destaque pelos serviços ecossistêmicos que elas fornecem. Além do papel no sequestro de carbono e na proteção do solo e de mananciais, as florestas secundárias podem abrigar uma enorme diversidade. No entanto, são necessárias políticas públicas direcionadas para a manutenção do processo de sucessão dessas florestas, para que as mesmas possam contribuir com a manutenção da biodiversidade e prestação de serviços ambientais. O objetivo do trabalho foi avaliar a funcionalidade ecológica de florestas secundárias de diferentes idades, usando como indicadores dessa dinâmica sucessional a vegetação, o banco de sementes, a macrofauna do solo e os fungos micorrízicos arbusculares (FMA). O estudo foi desenvolvido em áreas de floresta primária e florestas secundárias de terra firme de diferentes idades na Floresta Nacional de Caxiuanã, no estado do Pará. Aplicou-se o método de cronosequência, que é a metodologia mais usada para estudos de sucessão. Foram selecionadas 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 hectares, sendo três áreas de floresta primária e 37 de floresta secundária (capoeira). O tempo de abandono destas áreas variou entre 1 e 40 anos e todas apresentam histórico de uso semelhante. Em cada área foi implantada uma parcela permanente onde os indivíduos vegetais foram amostrados (sub-bosque e estrato florestal) e onde foram realizadas as coletas de solo para a avaliação do banco de sementes e da densidade de fungos micorrízicos arbusculares. Nestas parcelas também foi aplicada a metodologia do Programa “Tropical Soil Biology and Fertility” (TSBF) para a amostragem da macrofauna do solo e das minhocas. Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso. Foram coletados dados de umidade do solo, abertura de dossel, estoque de serapilheira, peso seco de raízes finas e variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total). Para uma melhor compressão das relações entre as variáveis bióticas e abióticas os dados foram analisados e discutidos em uma abordagem contínua e outra categórica, classificando as áreas em quatro grupos de acordo com idade da floresta secundária (etapa 1- 0 a 10 anos; etapa 2- 10 a 25; etapa 3- 26 a 40; etapa 4- floresta primária). Variáveis da vegetação, bem como as formas de vida presentes no banco de sementes apresentaram forte relação com a idade da floresta secundária. O uso da macrofauna como bioindicador demonstrou ser uma excelente estratégia para o monitoramento das florestas secundárias, possibilitando a conservação destes habitats e o manejo correto de seus recursos. Já a

densidade e a biomassa de minhocas apresentaram fraca relação com o processo sucessional. Os fungos micorrízicos arbusculares mostraram-se bons indicadores na separação entre floresta primária e secundária. Com isso, temos variáveis ambientais da vegetação, do banco de semente e da macrofauna do solo que apresentam potencial para serem usadas em um índice de qualidade das funções ecossistêmicas em florestas secundárias de terra firme.

**Palavras-chave:** Vegetação secundária. Banco de semente. Macrofauna do solo. FMA.

### ABSTRACT

Currently secondary forests occupy about 25% of the Amazon region, and have received attention for ecosystemic services they provide. Beyond the role in carbon sequestration, soil protection and water sources, secondary forests can shelter an enormous diversity. However, public policies directed to the maintenance of the succession process these forests are required, so that they can contribute with maintenance of biodiversity and environmental services. The objective of this work was to evaluate the ecological functionality of secondary forests of different ages, using as indicators that successional dynamics vegetation, seed bank, soil macrofauna and arbuscular mycorrhizal fungi. The study was developed in areas of primary forest and secondary upland forest of different ages in Caxiuanã National Forest, in the state of Pará. We applied the Chronosequence method which is to the methodology most used for succession studies. 40 areas were selected, with an average size of 0.75 hectares, three areas of primary forest and 37 of secondary forest (capoeira). The time of abandonment these areas varies between 1 and 40 years and all have similar usage history. In each area it was implanted a permanent plot where vegetables individuals were sampled (understory and forest stratum) and where soil samples were taken to evaluate the seed bank and the density of arbuscular mycorrhizal fungi. In these plots was applied the methodology of Program "Tropical Soil Biology and Fertility" (TSBF) for the sampling of the soil macrofauna and earthworms. Six campaigns were conducted, three in the dry season and three in the rainy season. Were also collected soil moisture data, canopy opening, litter stock, amount of fine roots and soil physicochemical variables (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, sand coarse sand fine, Silt and clay full). For a better compression of the relationships between biotic and abiotic variables data were analyzed and discussed in an approach continues and other categorical, classifying areas into four groups according to age of the secondary forest (stage 1-0 to 10 years; stage 2 – 11 to 25; stage 3 26 to 40; stage 4 primary forest). Vegetation variables and the life forms present in the seed bank showed strong relationship with the age of the

secondary forest. The use of macrofauna as bioindicator demonstrated to be an excellent strategy for monitoring of secondary forests, enabling the conservation of these habitats and the correct management of their resources. Already the density and biomass of earthworms have low relationship with the successional process. The arbuscular mycorrhizal fungi showed up to be good indicators in the separation of primary and secondary forest. With this, we have environmental variables of vegetation, seed bank and soil macrofauna that have potential to be used in a quality index of ecosystemic functions in secondary upland forest.

**Keywords:** Secondary vegetation. Stock seed. Macrofauna. FMA. Earthworm.

## SUMÁRIO

CAPÍTULO I.....	21
Contextualização .....	22
1.1 Floresta Secundária na Amazônia .....	22
1.2 Cobertura e Uso da Terra-Agricultura tradicional.....	24
1.3 Sucessão e Cronossequência .....	26
1.4 Estrutura e função - Serviços ecossistêmicos.....	28
1.5 Indicadores de qualidade biológica .....	29
1.6 Referências .....	32
CAPÍTULO II .....	40
DINÂMICA SUCESSIONAL DA VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA: A VEGETAÇÃO COMO INDICADOR DE QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA .....	40
Resumo.....	41
2.1 Introdução.....	43
2.2 Material e Métodos.....	45
2.3 Resultados .....	53
2.4 Discussão.....	74
2.5 Conclusão .....	82
2.6 Referências .....	82
CAPÍTULO II .....	102
COMPOSIÇÃO DO BANCO DE SEMENTES DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS NA AMAZÔNIA ORIENTAL .....	101
Resumo.....	102
3.1 Introdução.....	104
3.2 Material e Métodos.....	106
3.3 Resultados .....	112
3.4 Discussão.....	124
3.5 Conclusão .....	129
3.6 Referências .....	129
CAPÍTULO IV .....	141
A MACROFAUNA DO SOLO COMO INDICADOR DA QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES .....	141

Resumo.....	142
4.1 Introdução.....	144
4.2 Material e Métodos.....	146
4.3 Resultados .....	153
4.4 Discussão.....	170
4.5 Conclusão .....	176
4.6 Referências .....	177
CAPÍTULO V .....	187
DENSIDADE E BIOMASSA DE MINHOCAS COMO INDICADOR DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES .....	187
Resumo.....	188
5.1 Introdução.....	190
5.2 Material e Métodos.....	191
5.3 Resultados .....	196
5.4 Discussão.....	204
5.5 Conclusão .....	207
5.6 Referências .....	207
CAPÍTULO VI.....	213
FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES COMO INDICADORA DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL .....	213
Resumo.....	214
6.1 Introdução.....	216
6.2 Material e Métodos.....	218
6.3 Resultados .....	221
6.4 Discussão.....	225
6.5 Conclusões .....	229
6.6 Referências .....	229
CAPÍTULO VII.....	241
PROPOSTA DE CRIAÇÃO DE UM ÍNDICE DE QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS PARA FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES PARA A AMAZÔNIA ORIENTAL .....	239
References .....	244

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo II

Figura 2.1: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012) .....	46
Figura 2.2: Variação da média mensal da precipitação dos anos de 2001-2008, com destaque para o período seco e chuvoso (Fonte: Projeto Esecaflo). .....	47
Figura 2.3: Relação entre o número de indivíduos (A) e a riqueza de espécie (B) de sub bosque com a idade da floresta secundária. ....	53
Figura 2.4: Diferenças na riqueza de espécies (A), DAP (B), fuste (C) e área basal (D) dos indivíduos de sub bosque nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente as áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. ....	55
Figura 2.5: Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS) da composição de espécies de sub bosque entre as quatro etapas de sucessão da floresta secundaria de terra firme Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente as áreas controles. ....	56
Figura 2.6: Relação entre o número de indivíduos (A) e a riqueza de espécie (B) do estrato florestal com a idade da floresta secundária.....	58
Figura 2.7: Número de indivíduos (A), riqueza de espécies (B), DAP (Diâmetro a altura do peito)(C) e área basal (D) do estrato florestal nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	60
Figura 2.8: Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS) da composição de espécies do estrato florestal entre as quatro etapas de sucessão da floresta secundaria de terra firme Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	60
Figura 2.9: Relação entre a umidade do solo e a idade das florestas secundárias (A); Relação da umidade do solo e abertura do dossel das áreas de floresta secundária (B); Umidade do solo nas quatro etapas do processo sucessional (C). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	62
Figura 2.10: Relação entre a serapilheira total (A), fração da serapilheira correspondentes às folhas (B), fração da serapilheira correspondentes aos galhos (C) e a idade de florestas secundárias. ....	65
Figura 2.11: A-Variação da quantidade de serapilheira total (A), folhas (B), galhos (C) e fração não identificada (D) entre o período seco e chuvoso. ....	66
Figura 2.12: A-Variação da serapilheira da fração referente a sementes e flor (E) entre o período seco e chuvoso. ....	66
Figura 2.13: Relação entre o peso seco de raízes finas e idade das áreas (A); quantidade de raízes finas entre as quatro etapas da sucessão em floresta secundária (B); peso seco de raízes finas entre o período seco e chuvoso (C). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	68
Figura 2.14: Relações entre a composição do sub-bosque e as variáveis abióticas com resultado significativo (* $p < 0.05$ ; ** $p < 0.0001$ ).....	70

Figura 2.15: Relações entre a composição do estrato florestal e as variáveis abióticas com resultado significativo (* $p < 0,05$ ; ** $p < 0,0001$ ).....	70
Figura 2.16: Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das 25 espécies com maior valor de importância. ....	71
Figura 2.17: : Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das variáveis ambientais .....	72
Figura 2.18. Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores das 25 espécies com maior valor de importância e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	73
Figura 2.19. Triplot de correlação (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores das 25 espécies com maior valor de importância e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	74

### Capítulo III

Figura 3.1: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012) .....	108
Figura 3.2: Curvas de rarefação da riqueza observada (Riq. obser.) e estimada (Riq. Est. Jack 1) do banco de sementes das florestas secundárias analisadas nesse estudo em relação aos períodos de coleta na estação seca e chuvosa.....	113
Figura 3.3: Relação entre a riqueza das espécies do banco de sementes e a idade da floresta secundária. ....	113
Figura 3.4: Relação entre o número de indivíduos arbóreo (A) e de ervas (B) do banco de sementes em relação à idade das florestas secundárias. ....	114
Figura 3.5: Relação entre o número de espécies arbóreas (A), de lianas (B) e de ervas (C) do banco de sementes com a idade das florestas secundárias. ....	115
Figura 3.6: Diferenças da densidade de indivíduos (A) e riqueza das espécies (B) do banco de semente entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	116
Figura 3.7: Diferenças entre o número de indivíduos arbóreos (A), número de indivíduos de ervas (B) e indivíduos de lianas (C) no banco de sementes entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	117
Figura 3.8: Diferenças entre o número de espécies arbóreas (A), número de espécies de ervas (B) e do número de espécies de lianas (C) no banco de sementes entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	118
Figura 3.9: Diferenças entre o número de indivíduos (A) e riqueza das espécies (B) do banco de sementes das áreas de floresta secundárias entre o período seco e chuvoso. ....	119
Figura 3.10: Relação do número de plântulas (A) e da riqueza das espécies (B) do período chuvoso com a idade das áreas de floresta secundária. ....	119

Figura 3.11: Distribuição da composição de espécies do banco de semente nas quatro etapas do processo sucessional através da análise de NMDS. Etapa 1- parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2 - 10 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	120
Figura 3.12: Separação na composição de espécies do banco de semente coletados no período seco e chuvoso. ....	120
Figura 3.13: Separação entre a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente e a composição florística das áreas de floresta secundárias amostradas, através da análise de NMDS. ..	122
Figura 3.14: Separação entre a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente e a composição da vegetação das áreas de floresta secundária dividida nas quatro etapas do processo sucessional, através da análise de NMDS. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	123
Figura 3.15: Relações entre a comunidade do banco de sementes e as diversas variáveis abióticas testadas com resultado significativo e os respectivos valores de correlação de Mantel (* $p < 0,05$ ; ** $p < 0,0001$ ). ....	124

## Capítulo IV

Figura 4.1: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012) .....	147
Figura 4.2: Proporção do número de indivíduos coletados entre os grupos taxonômicos. ....	153
Figura 4.3: Densidade de indivíduos da macrofauna (A) e a riqueza de grupos da macrofauna (B) em relação à idade da floresta secundária. ....	154
Figura 4.4 Diferenças na densidade de indivíduos (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. ....	155
Figura 4.5: Composição da comunidade da macrofauna entre as quatro etapas do processo de sucessão (Etapa 1 parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4-floresta primária). ....	155
Figura 4.6: Diferenças na densidade da macrofauna (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) entre as duas profundidades do solo e a serapilheira. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. ....	156
Figura 4.7: Diferenças na densidade de indivíduos (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) entre o período seco e chuvoso. ....	158
Figura 4.8: Relações entre a comunidade da macrofauna e as variáveis abióticas com os valores da correlação de Mantel (* $p < 0,05$ ; ** $p < 0,0001$ ). ....	159
Figura 4.9: Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das variáveis ambientais com maior valor de importância (y). ....	162
Figura 4.10: Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das 25 espécies com maior valor de importância (y). ....	163
Figura 4.11. Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos 30 grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	164

Figura 4.12. Triplot de distância (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos 30 grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	165
Figura 4.13. Relação entre a porcentagem de espécies que sofreram inibição extrema (IE) (A) e sofrem Estimulação moderada (B) com a idade das áreas em processo de sucessão.....	166
Figura 4.14. Porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) na diferentes idades do processo de sucessão. ....	166
Figura 4.15: Diferenças da porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (A), inibição moderada (B), estimulação moderada (C) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. ....	167
Figura 4.16: Porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	167
Figura 4.17: Diferenças entre o número de indivíduos sociais (A) e indivíduos predadores (B) entre as quatro etapas do processo sucessional. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.....	168
Figura 4.18: Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos cinco grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	169
Figura 4.19: Triplot de distância (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos cinco grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger. ....	170

## Capítulo V

Figura 5.1: Relação da densidade total (A), biomassa total (B) de minhocas em relação à idade das florestas secundárias.....	197
Figura 5.2: Relação da densidade de indivíduos jovens (A), densidade de indivíduos adultos (B), biomassa de indivíduos jovens (C) e biomassa de indivíduos adultos de minhoca (D) com a idade da floresta secundária.....	198
Figura 5.3: Diferenças do número de indivíduos (A) e biomassa (B) de minhocas entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.....	198
Figura 5.4: Diferenças na densidade de indivíduos jovens (A), densidade de indivíduos adultos (B), biomassa de indivíduos adultos (C) e biomassa de indivíduos adultos (D) entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. ....	199

Figura 5.5: Diferenças entre a densidade (A) e biomassa de minhocas (B) entre os períodos de seca e chuva. ....	200
Figura 5.6: Diferenças na densidade de indivíduos jovens (A), biomassa de indivíduos jovens (B), biomassa de indivíduos adultos (CE) e biomassa de indivíduos adultos de minhoca (DF) entre os períodos seco e chuvoso. ....	200
Figura 5.7: Densidade (A) e biomassa de minhocas (B) em uma cronosequência de floresta secundária. Período seco (vermelho) e chuvoso (preto).....	201
Figura 5.8.: Porcentagem das populações de minhoca que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) na diferentes idades do processo sucessional.....	203
Figura 5.9: Porcentagem das populações de minhoca que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	203

## Capítulo VI

Figura 6.1: Densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em relação à idade da floresta secundária.....	222
Figura 6.2: Relação entre a densidade de FMA e a idade da Floresta secundária no período seco (preto) e chuvoso (vermelho) (A) e na profundidade de 0-10 (vermelho) e 10-20 (preto) cm (B).....	222
Figura 6.3:Densidade de esporos de fungos micorrizicos arbusculares (FMA) entre as quatro etapas do processo sucessional. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	223
Figura 6.4:Média da densidade de esporos de FMA entre as duas diferentes camadas do solo amostradas.....	223
Figura 6.5:Média da densidade de esporos de FMA na profundidade de 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) entre o período seco e chuvoso. ....	224

## Lista de Tabelas

### Capítulo II

Tabela 2.1: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies de sub bosque mais abundantes nas etapas 1 e 2 do processo sucessional. $DR=DA/DT \times 100$ onde DR-densidade relativa (%), DA-densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.....	54
Tabela 2.2: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies de sub-bosque mais abundantes nas etapas 3 e 4 do processo sucessional. $DR=DA/DT \times 100$ onde DR-densidade relativa (%), DA-densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.....	55
Tabela 2.3:Espécies de sub bosque mais correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6. Ocorrência das espécies com número de indivíduos por etapa do processo sucessional etapa1/etapa2/etapa3/etapa4.....	57
Tabela 2.4: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies do estrato florestal mais abundantes nas etapas 1 e 2 do processo sucessional. $DR=DA/DT \times 100$ onde DR-densidade relativa (%), DA- densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.....	58
Tabela 2.5: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies do estrato florestal mais abundantes nas etapas 3 e 4 do processo sucessional. $DR=DA/DT \times 100$ onde DR-densidade relativa (%), DA- densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.....	59
Tabela 2.6:Espécies do estrato florestal mais correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6. Ocorrência das espécies com número de indivíduos por etapa do processo de sucessão etapa1/etapa2/etapa3/etapa4.....	61
Tabela 2.7: Resultados da análise de Regressão Linear Simples das variáveis químicas do solo em relação à idade da vegetação secundária.....	63
Tabela 2.8: Análise de Variância–ANOVA e teste a posteriori de Tukey das variáveis químicas do solo (variáveis dependentes) entre as quatro etapas do processo sucessional (variável independente). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.....	63
Tabela 2.9: Médias das variáveis físico-químicas do solo nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.....	64
Tabela 2.10: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade do sub bosque. Em negrito destaca-se a maior correlação.....	69
Tabela 2.11: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade do estrato florestal. Em negrito destaca-se a maior correlação.....	69

### Capítulo III

Tabela 3.1: Porcentagem e número bruto (N) de indivíduos e de espécie por forma de vida nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.....	116
---	-----

Tabela 3.2: Espécies correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6. ....	121
---	-----

## Capítulo IV

Tabela 4.1: Composição dos grupos funcionais selecionados para este estudo segundo Barnes (2005). .....	149
Tabela 4.2: Classificação dos grupos em categorias de abundância (MERLIM, 2005).....	151
Tabela 4.3: Categorias de inibição e estimulação dos grupos da macrofauna do solo em resposta ao tratamento (WARDLE, 1995). ....	151
Tabela 4.4: Distribuição do número de indivíduos da macrofauna por grupo taxonômico ao longo dos três micro-habitat estudados. ....	157
Tabela 4.5: Total de organismos (número absoluto) encontrados no complexo serapilheira-Solo nas diferentes épocas de coleta. ....	157
Tabela 4.6: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade da macrofauna. Em negrito destaca-se a maior correlação. ....	159
Tabela 4.7: Resultados com valores significativos da correlação entre as variáveis físico-química do solo e os 10 grupos taxonômicos mais abundantes da área de estudo (não houve correlação com formicidae e Enchytraeidae) (S.C=sem correlação). ....	160
Tabela 4.8: Resultados com valores significativos da correlação entre as variáveis da vegetação e os 10 grupos taxonômicos mais abundantes da área de estudo (S.C=sem correlação). ....	160

## Capítulo V

Tabela 5.1: Classificação dos grupos em categorias de abundância (MERLIM, 2005).....	194
Tabela 5.2: Categorias de inibição e estimulação em resposta ao tratamento (WARDLE, 1995). ....	195
Tabela 5.3: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na densidade de minhocas. ....	201
Tabela 5.4: Resultado da Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na densidade de minhocas, com os valores para a diferença significativa em destaque. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. ....	202
Tabela 5.5: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na biomassa de minhocas. ....	202

## Capítulo VI

Tabela 6.1: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso), profundidade em que o solo foi coletado (0-10 cm e 10-20 cm) e suas interações na densidade de fungos micorrizicos arbusculares. (F :Valor do teste Anova fatorial; p: nível de significância). ....	224
--	-----

## Capítulo VII

Tabela 7.1: Parâmetros (físicos, químicos e biológicos) utilizados no presente estudo em relação à idade da floresta secundária (SR: sem relação, R+: relação positiva, R-: relação negativa)..... 243

## **CAPÍTULO I**

# **INDICADORES AMBIENTAIS PARA FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

# **1. INDICADORES AMBIENTAIS PARA FUNCIONALIDADE ECOLÓGICA EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

## **Contextualização**

### **1.1 Floresta Secundária na Amazônia**

As florestas secundárias ou capoeiras podem ser definidas como uma vegetação arbustivo-arbórea que se desenvolve após uma alteração de mais de 90% da cobertura da floresta primária (BROWN; LUGO, 1990). Esse processo pode ser resultante de ações antrópicas ou causas naturais (CONAMA, 1993). Já a floresta primária é caracterizada pela ausência de atividades antrópicas ou o tempo decorrido da intervenção humana é longo o suficiente para permitir que a composição de espécies e os processos ecológicos tenham se restabelecido, além de que, não deve haver a presença de espécies exóticas e a área deve ser grande o suficiente para manter as características naturais (FRA, 2015).

A região amazônica abriga mais da metade das florestas tropicais remanescentes no mundo, com a presença de alguns dos ecossistemas mais diversos (CAPOBIANCO et al., 2001). Na configuração atual dessa região, a floresta secundária destaca-se, juntamente com as áreas de florestas primárias, pastagens e cultivos agrícolas (LAURANCE et al., 2011), por sua importância, que vem crescendo tanto pelo aumento de sua extensão (MASSOCA et al. 2012) como pelo reconhecimento dos serviços ambientais que elas propiciam (CHAZDON et al., 2009; LUGO, 2009).

Na Amazônia brasileira, os processos de ocupação e expansão das atividades humanas são os principais responsáveis pela configuração atual da paisagem (MOUTINHO, 2009). A primeira fase dos grandes desmatamentos, nas décadas de 60 e 70, teve início com o estabelecimento dos projetos de mineração, construção de usinas hidrelétrica e incentivos do governo a expansão da pecuária e agricultura, além dos investimentos em infraestrutura (MOUTINHO, 2009; FERREIRA et al. 2012). Atualmente os incentivos governamentais à ocupação já não são tão volumosos, e esses agentes do desmatamento foram substituídos pela lucratividade da exploração madeireira, do agronegócio e da pecuária (MOUTINHO, 2009). Contudo, atualmente, obras tais como, a construção de usinas hidrelétricas nos estados de Rondônia e Pará colocaram esses estados como os recordistas no desmatamento da Amazônia (INPE, 2013).

O cenário do desmatamento na Amazônia Legal brasileira difere de região para região. No Mato Grosso, por exemplo, o principal responsável pelo desmatamento são as grandes plantações de soja e fazendas de criação de gado (FEARNSIDE, 2006). Em Rondônia, até recentemente, os pequenos agricultores foram os agentes mais importantes (FEARNSIDE, 2006), sendo que, nos últimos anos a construção das usinas hidrelétricas de Jirau e Santo Antônio contribuíram para colocar o município de Porto Velho, a capital do estado, como um dos recordistas em desmatamento (INPE, 2013).

No estado do Pará, devido a grande extensão territorial, a dinâmica do desmatamento é mais complexa; a parte sul e leste são dominados por grandes fazendas de pecuária e, em outras regiões, o desmatamento é causado principalmente por pequenos agricultores e a extração ilegal de madeira (FEARNSIDE, 2006). Recentemente, a construção da usina hidrelétrica de Belo Monte contribuiu para ao aumento do desmatamento no município de Altamira (INPE, 2013).

Uma das formas para conter o desmatamento seria promover o ordenamento territorial na região Amazônica tendo como instrumento o Zoneamento Ecológico-Econômico (FERREIRA et al., 2005; FERREIRA et al., 2012). No entanto, enquanto isso não ocorre, uma das principais formas de mitigar os impactos causados pelo desmatamento é o crescimento de florestas secundárias (CALENTANO et al., 2009). Durante esse processo as capoeiras absorvem carbono, restabelecem as funções hidrológicas, e promovem a recuperação da biodiversidade, a redução das perdas de nutrientes do solo e a redução da inflamabilidade da paisagem (NEPSTAD et al., 2001).

Estimativas mais recentes apontam que cerca de 25% da cobertura original da Floresta amazônica estejam recobertas por florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração (EMBRAPA; INPE, 2011; ADAMI et al., 2015). Com relação aos desmatamentos ocorridos entre 2008 e 2012, 55% da área desmatada tornaram-se áreas de pastagens (9.021 km<sup>2</sup>), 29% vegetação secundária (4.682 km<sup>2</sup>) e 0,4% foram usadas para a agricultura (69 km<sup>2</sup>). Desta forma, as áreas de vegetação secundárias na Amazônia passaram de 57.625 km<sup>2</sup> em 2008 para 63.162 km<sup>2</sup> em 2012 (ADAMI et al., 2015). Em média a idade destas florestas é de apenas 4,4 a 4,8 anos (NEEFF et al., 2006), o que indica que continuam sendo formadas.

Atualmente, as florestas secundárias são classificadas em três estágios sucessionais - inicial, intermediário e avançado (SALOMÃO et al., 2012). Esta classificação baseia-se

principalmente em características fisionômicas, tais como, biomassa total da superfície, tamanho de populações de árvores, composição de espécies e idade de regeneração pós-abandono, mas desconsidera a funcionalidade e a qualidade biológica dos estágios sucessionais (CHAZDON, 2012).

Para Guariguata e Osterag (2001), o processo de sucessão pela qual as florestas secundárias passam é complexo, sendo influenciado pela biologia das espécies, pela interação entre as espécies e pela interação de componentes bióticos e abióticos. Para Chazdon (2003) o processo de sucessão das florestas secundárias pode ser influenciado pela frequência e intensidade do distúrbio (ou uso de terra), disponibilidade de nutrientes, textura do solo, natureza da vegetação remanescente e por condições pós-distúrbio, tais como, tipos de manejo, colonização por espécies invasoras e pela dispersão de sementes a partir de áreas florestais do entorno (CHAZDON, 2012).

O estudo da diversidade de espécies em florestas secundárias tropicais tem sido assunto recorrente nas últimas décadas (UHL et al., 1988; SALDARRIAGA et al., 1988; BROWN; LUGO, 1990; TURNER et al., 1997; MORAN; BRONDIZIO, 1998; TUCKER et al., 1998; MORAN et al., 2000; CUBIÑA; AIDE, 2001; MESQUITA et al., 2001; PENA-CLAROS; BOO, 2002; BARLOW et al, 2007; LU et al., 2003; VIEIRA et al., 2003; FELDPAUSCH et al., 2007; LETCHER; CHAZDON, 2009; DENT; WRIGHT, 2009; NORDEN et al., 2009; COELHO et al. 2012; SALOMÃO et al., 2012). No entanto, ainda há poucos trabalhos que discutem os processos ecossistêmicos que ocorrem nessas áreas (JOHNSON, et al., 2000; DAVIDSON et al., 2004; VIEIRA; PROCTOR, 2007; HAYASHI, et al., 2012; BERENGUER et al. 2014; BERENGUER et al., 2015; POORTER et al., 2016).

## **1.2 Cobertura e Uso da Terra-Agricultura tradicional**

A agricultura tradicional de corte e queima é um dos principais responsáveis pela formação de florestas secundárias no bioma amazônico e no mundo (KENNARD, 2002; LANLY, 1982). Este método utiliza o fogo como principal ferramenta de eliminação da cobertura vegetal, e consiste em uma estratégia de rotação da área a ser cultivada (cultivo e pousio) para explorar o capital energético e nutritivo do complexo natural solo-vegetação da floresta (McGRATH, 1987). Contudo, sua eficácia é discutível e provoca grandes controvérsias na literatura especializada.

Alguns autores relatam que quando praticada tradicionalmente em grandes áreas florestadas, com baixa densidade populacional e longos períodos de pousio, o método de corte e queima não compromete severamente a fertilidade dos solos (KLEINMAN et al., 1995; JOHNSON et al., 2001; MENDOZA-VEJA et al., 2003), podendo ser de grande importância para aumentar a qualidade nutricional em regiões com solos pobres como na Amazônia. Outros estudos citam que o fogo usado na preparação do terreno e no controle de ervas daninha, resulta em perdas significativas de nutrientes, especialmente do nitrogênio e do fósforo (HÖLSCHER et al. 1997). Essa perda pode variar de 51% a 62%, respectivamente (KAUFFMAN et al, 1995). Para Rodrigues et al. (2007) este modelo de agricultura é insustentável, pois causa um declínio progressivo da produção do ciclo de cultivo.

Para Rosseau et al. (2010) a paisagem resultante do sistema de corte-queima é considerada amigável com o meio ambiente e a biodiversidade vegetal, mas a diminuição do tempo de pousio e a redução das florestas maduras na paisagem ameaçam a sustentabilidade desse modelo. O fato é que as mudanças nas formas de uso e cobertura do solo são dinâmicas e diversos fatores, tais como, o aumento populacional, a inserção no mercado e as restrições impostas pela legislação ambiental, tem causado a intensificação da agricultura tradicional e diminuição do tempo de pousio, o que acarreta perda da biodiversidade e de serviços ambientais (BYRON; ARNOLD, 1999; METZGER, 2002; MERTZ et al., 2005).

Do ponto de vista da biodiversidade o método de corte e queima promove uma perda no poder de regeneração da área degradada e, conseqüentemente, ocorre um empobrecimento da sucessão da vegetação, caracterizada pela presença proeminente de vegetação herbácea e pelo retardamento da fase de domínio da vegetação lenhosa (UHL, 1987; RODRIGUES et al., 2007). Massoca et al. (2012), em estudo realizado na Amazônia Central, relataram que áreas abandonadas após o uso do fogo têm menor riqueza de espécies e a sucessão é dominada pelo gênero *Vismia* sp, enquanto que em áreas com o uso menos intensivo, normalmente sem a ação do fogo, ocorre um rápido desenvolvimento da sucessão e a floresta secundária é mais rica em espécies e dominada pelo gênero *Cecropia* sp.

Períodos recorrentes de atividades agrícolas, após múltiplos ciclos de derrubada, também podem modificar a composição de espécies na sucessão das florestas secundárias, ocorrendo uma maior incidência de lianas e menor número de palmeiras (GEHRING, 2005). Em um estudo realizado na Amazônia peruana (COOMES et al., 2000) os autores demonstram que a intensificação do uso da terra e o encurtamento do pousio aceleram o

desgaste do solo, contribuindo para formação de florestas secundárias com baixo número de espécies.

Metzger (2002) relata que em áreas onde ocorre uma drástica redução e até exclusão do pousio, observa-se a degradação do solo e a diminuição da produtividade. O autor, conclui que a regeneração em áreas de pousio curto é mais lenta, formando o que ele denomina de "mosaico estacionário", representado por uma vegetação secundária estagnada com baixa riqueza de espécies. Homma (2002) define essas áreas como vegetações de juquiras, que são vegetações secundárias, que devido ao intenso uso não avançam no processo de sucessão vegetacional.

Outros estudos relatam que importantes grupos biológicos também apresentam perda de diversidade com a intensificação do uso da terra, tais como, a macrofauna do solo (BARROS et al., 2008) e os fungos micorrízicos arbusculares (COSTA et al., 1999). Rosseau et al. (2010) compararam áreas de roças tratadas com e sem fogo e com trituração da vegetação e relataram que houve a conservação de uma parcela exclusiva da biodiversidade do solo nas áreas que não foram tratadas com fogo, reforçando a necessidade de introduzir práticas agroflorestais sem fogo na agricultura familiar na região Amazônica.

### **1.3 Sucessão e Cronossequência**

Atualmente a sucessão pode ser entendida como um processo essencialmente demográfico de complexas relações entre o ambiente biótico e abiótico, cujos resultados afetam a estrutura e o funcionamento da comunidade e do ecossistema (PICKETT et al., 1987). Há algum tempo duas teorias se rivalizavam para explicar os processos sucessionais. De acordo com a visão determinista de Clements (1916), a sucessão seria um processo altamente ordenado e previsível, sendo que o resultado desse processo seria controlado unicamente pelo clima regional, caracterizando um sistema fechado e auto regulável. Já Gleason (1926) postulava que a sucessão faria parte de um sistema aberto, totalmente susceptível aos eventos de distúrbio, progredindo em função dos processos estocásticos (OLIVEIRA; JUNIOR, 2011).

Para Clements (1916) a sucessão pode ser primária ou secundária, sendo que ambas se dirigem a um estágio final chamado clímax. A sucessão primária ocorre em locais onde não há histórico de ocupação, enquanto que a sucessão secundária se origina em áreas onde houve a remoção total ou parcial de comunidades pré-estabelecida. Alguns autores não fazem

referência do progresso ao estágio clímax, uma vez que as interações são modificadas continuamente e distúrbios ocorrem frequentemente, o que acarreta constante substituição de espécies pela competição (PICKET 1976; CHAZDON 2008).

Para explicar a variação da riqueza e diversidade de espécies ao longo do processo de sucessão, dois modelos têm sido testados (OLIVEIRA; JUNIOR, 2011). No primeiro modelo, a diversidade de espécies aumenta assintoticamente através da sucessão até alcançar um equilíbrio (ODUM, 1969). No segundo, há um pico na riqueza e diversidade de espécies em um estágio intermediário, que logo decai com a intensificação da competição devido ao aumento da biomassa e cobertura vegetal no final da sucessão (PEET, 1992).

Acompanhar a dinâmica de sucessão da biota no tempo é uma tarefa difícil que exige projetos de longa duração e gerações de pesquisadores. A substituição do tempo pelo espaço, também conhecida pela abordagem de cronossequências, é a única alternativa viável para investigar mudanças temporais de uma sucessão (WILDI, 2002; PICKETT, 1987). Esses estudos são rápidos, de custo relativamente baixo e expressam padrões de mudanças que ocorrem durante o desenvolvimento da biota (ARAÚJO et al., 2005).

Uma cronossequência deve ser formada por um conjunto de sítios distintos em relação ao tempo ocorrido desde o distúrbio, mas similares em relação ao clima, solo, histórico de uso e condições ambientais (CHAZDON, 2012). Esse método possibilita uma análise da dinâmica temporal das comunidades utilizando áreas em diferentes estágios sucessionais (WILDI, 2002) e tem sido o método mais utilizado na ecologia na tentativa de construir e reconstruir a história ecológica nos diferentes estágios sucessionais (BROWN; LUGO, 1990; CHAZDON, 2008; WALKER et al., 2010).

Contudo, o método da cronossequência é criticado em seu principal pressuposto que considera que áreas distintas e de idades diferentes estão sob as mesmas influências ambientais e tendem a seguir trajetória sucessional semelhante, além disso, o método não fornece informações diretas sobre a dinâmica sucessional e desconsidera variações ambientais entre os sítios, algo que dificilmente ocorre na natureza (CHAZDON, 2008; CHAZDON, 2012). Apesar das limitações, o método é considerado viável, sendo capaz de melhorar como nenhum outro método nossa compreensão sobre o desenvolvimento das comunidades em um curto período de tempo, desde que suas inferências e pressupostos sejam analisados criteriosamente (WALKER et al., 2010; CHAZDON, 2012).

Na Amazônia brasileira, pesquisadores têm utilizado a abordagem de cronosequências para descrever o desenvolvimento estrutural e florístico de florestas secundárias (SALDARRIAGA et al., 1988; MORAN et al., 1996; ALMEIDA, 2000; VIEIRA, 1996; STEININGER, 2000; ARAÚJO et al. 2005; VIEIRA 2003; COELHO et al. 2003; CARIM 2007; PRATA 2010, COELHO et al. 2012; MAFRA 2014 ) e o efeito da intensidade do uso da terra sobre o acúmulo de biomassa vegetal em florestas secundárias (UHL, 1987; UHL et al., 1988; BUSCHBACHER et al., 1988; FEARNSSIDE; GUIMARÃES, 1996; MORAN et al., 2000; STEININGER, 2000). Esses estudos mostram que plantas invasoras e outras espécies com forma de vida herbáceas, junto com espécies lenhosas pioneiras, dominam o início da sucessão. Após 10 a 20 anos, as espécies pioneiras envelhecem e morrem causando mudanças da dominância para espécies de plantas típicas de estágios mais avançados e aumentando gradualmente a riqueza e diversidade de espécies.

A fim de criar uma cronosequência, e avaliar a sucessão ecológica em florestas tropicais, Dent e Wright (2009) examinaram 65 estudos comparando a diversidade faunística (aves, répteis, anfíbios, invertebrados e mamíferos) em florestas tropicais primárias e secundárias de diferentes idades. Em média, a proporção de animais de matas primárias presentes em florestas secundárias era de 58%. Mais de 50% das espécies presentes em florestas secundárias de menos de dez anos também apareciam em florestas primárias. A similaridade faunística entre estas e as florestas primárias aumentava de maneira significativa quanto maior o tempo desde o abandono, chegando a 80% nas florestas com mais de 50 anos.

#### **1.4 Estrutura e função - Serviços ecossistêmicos**

A estrutura de um ecossistema pode ser definida como o conjunto de populações e dos recursos abióticos, bem como a idade e a sua distribuição espacial. Juntas, essas variáveis fornecem as fundações sobre as quais os processos ecológicos ou funções ocorrem (TURNER; DAILY, 2008).

Já as funções ecossistêmicas são as constantes interações existentes entre os elementos estruturais de um ecossistema, que criam uma integridade sistêmica dentro dos ecossistemas (DALY; FARLEY, 2004). De modo geral, uma função passa a ser considerado um serviço ecossistêmico quando ela apresenta possibilidade/potencial de ser utilizada para fins humanos (HUETING et al.; 1998). Sendo assim, os serviços ecossistêmicos nada mais são que os benefícios que as pessoas obtêm dos ecossistemas (CHAPIN III et al., 2002).

De acordo com o grupo Millenium Ecosystem Assessment, criado pela ONU em 2000 para realizar a Avaliação Ecosistêmica do Milênio, os serviços fornecidos pelos ecossistemas são quatro: Provisão (de recursos), Regulação (climática, hídrica, dos gases, controle biológico), Informação (bens não materiais) e Suporte (refúgio, formação do solo) (ONU, 2005). Os serviços de suporte são os que sustentam a funcionalidade dos ecossistemas, e são necessários para a produção de todos os outros, dentre eles a formação dos solos, ciclagem dos nutrientes, produtividade primária e habitats (ONU, 2005).

Além do papel no sequestro de carbono, que contribui para a redução do efeito estufa, as florestas secundárias fornecem uma grande variedade de produtos e serviços, tais como: redução da pobreza, melhoria das condições sócio-econômicas das populações humanas, proteção do solo e de mananciais, além do fornecimento de madeira, seja como matéria-prima ou como carvão vegetal (VIEIRA et al., 1996; PEREIRA; VIEIRA, 2001; FAO, 2002). Quando bem manejadas, as florestas secundárias podem aliviar a pressão sobre a floresta primária remanescente e, assim, efetivamente auxiliar na conservação da biodiversidade e dos recursos genéticos (FAO, 2002).

Devido à crescente demanda da agricultura mecanizada, da pecuária extensiva e da gestão inapropriada, as florestas secundárias vêm sendo utilizadas de forma pouco sustentável. Os períodos de pousio estão ficando progressivamente mais curtos, resultando na depleção de nutrientes do solo e do aumento de espécies invasoras que inibem a regeneração natural e dificultam o processo de sucessão (FAO, 2002; CHAZDON, 2012).

Vieira e Gardner (2012) destacam o papel das florestas secundárias como um dos suportes para o desenvolvimento sustentável na Amazônia, sendo necessária a manutenção estrutural e funcional da biodiversidade dessa paisagem. Mas, para isso, são necessárias políticas públicas direcionadas para a manutenção do processo de sucessão dessas florestas, para que as mesmas possam contribuir com a manutenção da biodiversidade e prestação de serviços ambientais (BRANCALION et al., 2012).

## **1.5 Indicadores de qualidade biológica**

Indicadores são atributos que medem ou refletem o status ambiental ou a condição de sustentabilidade do ecossistema (DORAN; PARKIN, 1996). Por exemplo, para avaliar a qualidade do solo, um dos indicadores mais utilizado têm sido os organismos edáficos, tais como, a macrofauna de solo, que fornecem uma noção do estado atual e de mudanças

induzidas por fatores bióticos e abióticos ao longo do tempo (PAOLETTI; BRESSAN, 1996; PAOLETTI, 1999; BARETTA et al. 2007).

As alterações na macrofauna podem ser avaliadas quanto aos aspectos quantitativo (abundância, densidade de indivíduos, riqueza e diversidade de espécies) e qualitativo (composição de espécies) (MELO et al., 2009). A diversidade de espécies é desejada, pois o desequilíbrio dos diferentes grupos da macrofauna pode resultar em consequências impactantes, tais como, a explosão de pragas ou a destruição da estrutura física do solo que resultam na perda da fertilidade e da capacidade produtiva (BROWN et al., 2001). Dentre os diferentes grupos de macrofauna edáfica, os anelídeos tem se mostrado um excelente indicador da qualidade do solo, pois são sensíveis e reagem rapidamente a mudanças induzidas por atividades antrópicas e naturais (BROWN; DOMINGUEZ, 2010).

A serapilheira ou liteira, que é compreendida pelo material de origem vegetal e animal depositado na superfície do solo, vem sendo utilizada como um indicador da qualidade da regeneração florestal e sua quantificação e a comparação entre áreas permitem avaliar a qualidade e intensidade da ciclagem de nutrientes (MARTINS, 2001). A maior parte do processo de retorno de matéria orgânica e de elementos minerais para o solo florestal se dá por meio da produção de serapilheira e do posterior processo de decomposição (VITAL et al., 2004). Caldeira et al. (2008) evidenciaram que a serapilheira acumulada constitui a principal via de transferência de nutrientes como nitrogênio, potássio e cálcio para o solo, justificando assim a sua importância nos ciclos biogeoquímicos.

O dossel da floresta, definido como a cobertura superior formada pelas copas das árvores, também é usado como indicador (LOWMAN; WITTMAN, 1996). É esperado que o dossel torne-se cada vez mais fechado ao longo do processo sucessional, na medida em que as árvores cresçam e que suas copas se encontrem (MARTINS, 2001). Contudo, se ocorre uma baixa densidade de indivíduos e ou uma alta mortalidade, o dossel apresentará muitas falhas. Desta maneira, o nível de abertura do dossel pode ser um bom indicador da recuperação (MARTINS, 2001). Porém para o uso desse indicador é necessário uma análise da composição das espécies, uma vez que pode haver um bom sombreamento em uma floresta homogênea com baixa diversidade (MARTINS, 2001).

Martins (2010) relata que a composição de espécies do banco de sementes do solo deve ser utilizada como indicativo da recuperação florestal, pois um banco de sementes rico

em espécies invasoras ou ruderais sugere que, frente a um distúrbio natural, como a abertura de clareiras, estas espécies poderão vir a colonizar a área, podendo competir com as espécies nativas, afetando a sustentabilidade da floresta.

Outro indicador sensível às mudanças do manejo e uso dos solos são os fungos micorrízicos arbusculares – FMAs - (BATISTA et al., 2008). Os FMAs atuam nas várias escalas de um ecossistema, atuando no desenvolvimento dos indivíduos vegetais (facilitando a absorção de nutrientes), nas comunidades vegetais (influenciando sua diversidade e abundância) e por fim na estabilidade dos ecossistemas, atuando na dinâmica do carbono e agregação do solo (BERBARA et al., 2006). As diferentes formas de usos do solo podem alterar a estrutura da comunidade micorrízica, afetando suas funções e, conseqüentemente, a sustentabilidade dos ecossistemas (CORDEIRO et al., 2005; OEHL et al., 2004).

Cowles (1899) define a sucessão como um “processo que não caminha em linha reta e seus estágios podem ser lentos ou rápidos, diretos ou tortuosos” (apud TANSLEY, 1935). Portanto, estudar a variação da composição da vegetação nos diferentes estágios sucessionais (MASSOCA et al., 2012); o papel da macrofauna e sua diversidade no funcionamento do solo (LAVELLE, 1997; LAVELLE et al., 2006); a importância dos fungos micorrízicos arbusculares para a sobrevivência e o crescimento das plantas, bem como para a recuperação das áreas perturbadas (JANOS, 1996), é fundamental para avaliar a funcionalidade ecológica de florestas secundárias de diferentes idades. Em função disto está pesquisa assumiu como hipótese que há uma substituição de guildas de espécies e/ou grupos ao longo do processo de sucessão e dentre as diferentes classes de idade arbitrariamente estabelecidas.

Com isso, o objetivo geral do trabalho foi avaliar a funcionalidade ecológica de florestas secundárias de diferentes idades, usando como indicadores dessa dinâmica sucessional a vegetação, o banco de sementes, a macrofauna do solo e os fungos micorrízicos arbusculares.

A tese está estruturada em artigos científicos em que foram abordados os seguintes objetivos específicos:

- Avaliar a densidade, riqueza e composição da vegetação (árvores e arbustos) em florestas secundárias de diferentes idades e em floresta primária de terra firme.

- Avaliar a densidade, riqueza e composição da vegetação do banco de sementes de floresta primária de terra-firme e a florestas secundárias em diferentes idades;

- Avaliar a densidade, riqueza e composição dos grupos funcionais da macrofauna do solo entre áreas de florestas de terra-firme primária e florestas secundárias de diferentes idades;

- Avaliar a densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs), entre solos de floresta de terra-firme primária e florestas secundárias em diferentes idades.

## 1.6 Referências

- ADAMI, M.; GOMES, A. R.; COUTINHO, A. C.; ESQUERDO, J. C.; VENTURIERI, A. Dinâmica do uso e cobertura da terra no estado do Pará entre os anos de 2008 a 2012 In: XVII SIMPÓSIO BRASILEIRO DE SENSORIAMENTO REMOTO, 2015.
- ALMEIDA, A. S. Dinâmica da paisagem e ecologia de Florestas Primárias Remanescentes e Sucessionais no Município de São Francisco do Pará. Dissertação. 2000. Mestrado em Ciências Florestais. Faculdade de Ciências Agrárias do Pará.
- ARAÚJO, M. M.; TUCKER, J.; VASCONCELOS, S.; ZARIN, D. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Orienta. **Ciência Florestal**, v. 15, pp. 343-357. 2005.
- BARETTA, D. G; BROWN., G.; JAMES, S. W.; CARDOSO, E. J. B. N. Earthworm populations sampled using collection methods in Atlantic forests with *Araucaria angustifolia*. **Scientia Agricola**. v.64, p. 384–392. 2007.
- BARLOW, J. et al. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n.47, p. 18555-18560. 2007
- BARROS, E., et al. Comunidade da macrofauna do solo na Amazônia brasileira. In: Moreira, F.; Siqueira, J.; Brussaard L. (org). **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros**. Lavras, 2008. pp. 171-191.
- BATISTA, Q. R. et al. Bioqualidade de área degradada pela extração de argila, revegetada com *Eucalyptus* spp. e sabiá. **Revista Caatinga**. Mossoró, v.21, n.1, p.169-178. 2008.
- BERBARA, R.L.L.; SOUZA, F.A.; FONSECA, H.A.M. Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. In: FERNANDES, M.S. (Org.). **Nutrição mineral de plantas**. 09 ed. Viçosa, MG: UFV, 2006. pp. 53-88.
- BERENGUER, E. et al. A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. **Global Change Biology**, v.1, 2014.

- .BERENGUER, E. et al. Developing Cost-Effective Field Assessments of Carbon Stocks in Human-Modified Tropical Forests. **PLoS ONE**, v.10, n.8, 2015.
- BRANCALION, P. H. et al. Estratégias para auxiliar na conservação de florestas tropicais secundárias em paisagens alteradas. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**, Belém, v.7, p. 219-234, 2012.
- BROWN, G. G.; DOMINGUEZ, J. Uso das minhocas como bioindicadoras ambientais: **Acta Zoológica Mexicana**, v.26, p. 1-18. 2010. Número especial
- BROWN, G. et al. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. **Acta Zoológica Mexicana**, v.1, p. 79-110, 2001.
- BROWN, S.; LUGO, A. J. Tropical secondary forests. **Tropical Ecology**, v.6, pp. 1-32, 1990
- BUSCHBACHER, R.; UHL, C.; SERRÃO, E. A. Abandoned pastures in eastern Amazonia II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. **Journal of Ecology**, pp.682-699, 1988
- BYRON, N.; ARNOLD, M. What Futures for the People of the Tropical Forests? **World Development**, v.7, pp. 789-805.1999
- CALDEIRA, M., et al. Quantificação de serapilheira e de nutrientes em uma floresta ombrófila densa. Semina: **Ciências Agrárias**, v.29, pp. 53-68. 2008
- CALENTANO, D., et al. Litterfall dynamics under different tropical forest restoration strategies in Costa Rica. **Biotropica**, v.43, pp. 279-287, 2009.
- CAPOBIANCO, J.P.R. et al. **Biodiversidade na Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição dos benefícios**. Instituto Socioambiental, São Paulo. 2001. 540p.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P.;MOONEY, H. **Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology**. Springer. 2002.
- CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**, v.7, pp. 195- 218. 2012.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v.6, pp. 51-71. 2003.
- CLEMENTS, F. E. Plant succession an analysis of development of vegetation. Washington: **Carnegie Institution of Washington**, pp. 140-143, 1916.
- COELHO, R.F.R. et al. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. **Acta Amazonica**, v.33, n.4, pp. 563-582. 2003.
- COELHO, R. F. R.; MIRANDA, I. S.; MITJA, D. Caracterização do processo sucessionais no Projeto de Assentamento Benfica, sudeste do estado do Pará, Amazônia oriental. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v.7, n.3, pp. 251-282, 2012.
- COSTA, R. et al. Ocorrência de fungos MA em diferentes sistemas de uso da terra em Rondônia e Acre. p. 11p 1999.

- COOMES, O. T.; GRIMARD, F.; BURT, G. J. Tropical forests and shifting cultivation: secondary forest fallow dynamics among traditional farmers of the Peruvian Amazon. **Ecological Economics**, v.32, pp. 109-124. 2000
- CONAMA. **CONSELHO NACIONAL DE MEIO AMBIENTE (CONAMA)**. Resolução N<sup>o</sup> 10 de 1<sup>o</sup> de outubro de 1993. Disponível em: <[http://www.mp.ba.gov.br/atuacao/ceama/material/legislacoes/flora/resol\\_conama\\_10\\_93.pdf](http://www.mp.ba.gov.br/atuacao/ceama/material/legislacoes/flora/resol_conama_10_93.pdf)>. Acesso em: 20 abril 2015. 1993.
- CORDEIRO, M. et al. O. Colonização e densidade de esporos de fungos micorrízicos em dois solos do cerrado sob diferentes sistemas de manejo. **Pesq. Agropec. Trop.**, pp. 147-153. 2005.
- CUBIÑA, A.; AIDE, T.M. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. **Biotropica**, v. 33, n.2, pp. 260-267, 2001.
- DALY, H.; FARLEY, J. **Ecological Economics: principles and applications**. Washington, DC.: Island Press. 2004.
- DAVIDSON, E.A. et al. Nitrogen and Phosphorus of Biomass Growth in a Tropical Secondary Forest. **Ecological Applications**, v.14, n.4, p. 150-163. 2004.
- DENT, D. H.; WRIGHT, S. The future of tropical species in secondary forests: a quantitative review. **Biological Conservation**, pp. 2833-2843, 2009.
- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Quantitative indicators of soil quality: a minimum data set. In: DORAN, J. JONES, A. **Methods for assessing soil quality** (pp. 25-37). 1996. Madison: SSSA.
- EMBRAPA; INPE. **levantamento de informações de uso e cobertura da terra na Amazônia**: sumário executivo. 2011.
- FAO. Food and agriculture organization of the united nations. **WORKSHOP ON TROPICAL SECONDARY FOREST MANAGEMENT IN AFRICA**. Nairobi. 2002.
- FEARNSIDE, M. F. Desmatamento na Amazônia: dinâmica, impactos e controle. **Acta amazônica**, v.36, pp. 395 – 400, 2006.
- FEARNSIDE, P. M.; GUIMARÃES, W. M. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. **Forest Ecology and Management**, pp.35-46, 1996.
- FELDPAUSCH, T. R. et al. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. **Ecological Applications** v.14, n.4. pp. S164-S176, 2004.
- FERREIRA, L.V.; VENTICINQUE, E.; ALMEIDA, S.S. O Desmatamento na Amazônia e a importância das áreas protegidas. **Estudos Avançados** (USP. Impresso), v. 19, n.53, pp. 1-10, 2005.
- FERREIRA, L.V. et al. A vocação da Amazônia é florestal e a criação de novos Estados pode levar ao aumento do desflorestamento na Amazônia brasileira. **Estudos Avançados** (USP. Impresso), v.74, p. 187-200, 2012.

- FRA. The Forest Resources Assessment Programme- **Terms and Definitions. Food and agriculture organization of the united nation.** Disponível em [www.fao.org/forestry/fra](http://www.fao.org/forestry/fra). 2015.
- GEHRING, C. Biological nitrogen fixation in secondary regrowth and mature rainforest of central Amazonia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, pp.237-252, 2005.
- GUARIGUATA, M.; OSTERAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, v.148, pp. 185-206, 2001.
- HAYASHI, S. N. et al. Linking nitrogen and phosphorus dynamics in litter production and decomposition during secondary forest succession in the eastern Amazon. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v.7, pp. 283-295, 2012.
- HÖLSCHER, D. et al. Nutrient input-output budget of shifting agriculture in Eastern Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, pp.49-57, 1997.
- HOMMA, A.K.O. Biodiversidade na Amazônia: um novo Eldorado? *Revista de Política Agrícola*, Brasília, v.11, n.3, pp.61-71, 2002.
- HUETING, R. et al. The concept of environmental function and its valuation. *Ecological Economics*, pp. 31-35, 1998.
- INPE - Instituto Nacional Pesquisa Espacial. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites: sistema PRODES. São José dos Campos, São Paulo. Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>> . 2013.
- JANOS, D. Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In J. Frankland, N. Magan,; G. Gadd, **Fungi and environmental change** : British Mycological Society Symposium v. 20, pp. 129-162. 1996, Cambridge, UK: Cambridge University Press,
- JOHNSON, C. M. et al. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazônia. *Forest Ecology Management*, pp.245-252, 2001.
- KAUFFMAN, J. B. et al. Fire in the Brazilian Amazon: biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forests. *Oecologia*, pp.397-409, 1995.
- KENNARD, D. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, v.18, pp.53-66, 2002.
- KLEINMAN, P. J.; PIMENTEL, D.; BRYANT, R. B. The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, v.52, pp. 235-249, 1995.
- LAURANCE, W. F. et al. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, v.144, pp. 56-67, 2011.
- LAVELLE, P. B. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, pp. 159–193, 1997.

- LAVELLE, P., et al.. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology*, v.42, pp. 3-15, 2006.
- LETCHER, S. G.; CHAZDON. R. L. Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, v. 41, pp. 608-617, 2009.
- LOWMAN, M. D.; WITTMAN, P. K. Forest Canopies: Methods, Hypotheses and Future directions. *Annu. Rev. Ecological. System*, v.27, pp. 55-81, 1996.
- LU, D. et al. Classification of successional forest stages in the Brazilian Amazon basin. *Forest Ecology and Management* v.181, n.3, pp. 301-312, 2003.
- LANLY, J. P. Tropical Forest Resources. In FAO Forestry Paper. Rome: FAO.L 1982.
- LUGO, A.E. The Emerging Era of Novel Tropical Forests. *Biotropica*, 41, Pp. 589–591, 2009.
- MAFRA, N. A. **O processo sucessional na paisagem do Município do Oiapoque**, Estado do Amapá. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural da Amazônia- Belém, 2014. 74 f.
- MARTINS, S. V. Recuperação de matas ciliares. **Aprenda Fácil**. Viçosa: 2001.
- MARTINS, S.V. Recuperação de áreas degradadas: ações em áreas de preservação permanente, voçorocas, taludes rodoviários e de mineração. **Aprenda fácil**, Viçosa: 2010.
- MASSOCA, P. et al.. inâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia Central. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, pp. 235-250, 2012.
- MCGRATH, D. G. The role of biomass in shifting cultivation. *Human Ecology*, v.15, pp. 221-242. 1987.
- MELO, F. V. et al. A importância da meso e macrofauna do solo na fertilidade e como bioindicadores. **Boletim Informativo da SBCS**. 2009.
- MENDOZA-VEGA, J.; KARLTUN, E.; OLSSON, M. Estimations of amounts of soil organic and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management*, v.177, pp. 1-16. 2003.
- MERTZ, O.; WADLEY, R. L.; CHRISTENSEN, A. E. Local land use strategies in a globalizing world: Subsistence farming, cash crops and income diversification. *Agricultural Systems*, v.85, pp. 209-215, 2005.
- MESQUITA et al. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *The Journal of Ecology*, v.89, pp. 528-537, 2001.
- METZGER, J. P. Landscape dynamics and equilibrium in areas of slashand-burn agriculture with short and long fallow period (Bragantina region, NE Brazilian Amazon). *Landscape Ecology*, 17, pp. 419-431, 2002.
- MORAN, E. F. et al. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. *Forest Ecology and Management*, 93-108, 2000.

- MORAN, E. F. et al. Restoration of vegetation cover in the eastern Amazon. **Ecological Economics**, pp.41-54, 1996.
- MORAN, E. F.; BRONDIZIO, E. S. Land-use change after deforestation in Amazonia. In: D. LIVERMAN, E. F. MORAN, R. R. RINDFUSS; P. C. STERN (Eds.): **People and pixels: linking remote sensing and social science**: 94-120. National Academy Press, Washington.
- MORAN, E. F. et al.. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. **Forest Ecology and Management** v.139, n.1. pp. 93-108, 2000.
- MOUTINHO, P. Desmatamento na Amazônia: desafios para reduzir as emissões de gases de efeito estufa do Brasil. In FBDS, **Desmatamento na Amazônia: desafios para reduzir as emissões brasileiras**. 2009.
- NEEFF, T. et al. Area and Age of Secondary Forests in Brazilian Amazônia: **An Empirical Estimate**. **Ecosystems**, pp.609-623. 2006.
- NEPSTAD, D.; MOUTINHO, P.; MARKEWITZ, D. The recovery of biomass, nutrients stocks, and deep soil functions in secondary forests. In M. McClain, R. Victoria,; J. Richey, **Biogeochemistry of the Amazon** (p. 416). London: Oxford University Press. 2001.
- NORDEN, N. et al. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. **Oikos**, v. 120, n.1, pp. 143-151, 2011.
- ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. **Science** v.164, pp.262-270. 1969.
- OEHL, F. et al. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. **Appl. Environ. Microbiol.**, pp. 2816-2824. 2004.
- OLIVEIRA, M. C.; SILVA JÚNIOR, M.C. Evolução histórica das teorias de sucessão vegetal e seus processos. Revista CEPPG-CESUC. **Centro de Ensino Superior de Catalão**.24, pp.104-118. 2011.
- ONU. **Millennium Ecosystem Assessment**. Washington DC: Island Press. 2005.
- PAOLETTI, M. G.; M. BRESSAN. Soil Invertebrates as bioindicator of human disturbance. **Critical Reviews in Plant Sciences**. 15, pp. 21–62, 1996.
- PAOLETTI, M. G. Using bioindicator based on biodiversity to assess landscape sustainability. **Agriculture Ecosystems; Environment**. v.74, p.1–18. 1999.
- PENA-CLAROS, M.; BOO, H. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. **Journal of Tropical Ecology** 18, pp. 261-274, 2002.
- PEET, R.K. Community structure and ecosystem function. In: **Plant Succession: theory and prediction**. Glein-Lewin, D.C.; Peet, R.K; Veblen, T.T. (eds). Chapman; Hall: London, UK, pp. 103-151. 1992.
- PEREIRA, C.A.; VIEIRA, I.C.G. A importância das florestas secundárias e os impactos de sua substituição por plantios mecanizados de grãos na Amazônia. **Interciencia**, v. 26, pp. 337-341, 2001.

- PICKETT, S.T.A. Succession: an evolutionary interpretation. **American Naturalist** 110, pp.107-119, 1976.
- PICKETT, S. T.; COLLINS, S. L.; ARMESTO, J. J. Models, mechanisms and pathways of succession. **Botanical Review**, pp. 335-371, 1987.
- POORTER, L. B. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature** (London) 1, pp. 1-10, 2016.
- PRATA, S. S. et al. Floristic gradient of the northeast Paraense secondary forests. **Acta Amazonica** 40(3), pp. 523-534, 2010.
- RODRIGUES, M. A.; MIRANDA, I.; KATO, M. Flora e estrutura da vegetação secundária após o uso de diferentes trituradores florestais. **Pesquisa agropecuária brasileira**, 42, pp. 459-465, 2007.
- ROUSSEAU, G.X. et al. O enriquecimento e a trituração da capoeira promovem a conservação da biodiversidade do solo no mosaico da agricultura familiar na Amazônia Oriental. In: VIII Congresso Brasileiro de Sistemas Agroflorestais, 2011, Belém. Anais do VIII Congresso Brasileiro de Sistemas Agroflorestais. Belém : SBSAF; Embrapa Amazônia Oriental; UFRA; CEPLAC; EMATER; ICRAF, pp. 1-8, 2011.
- ROUSSEAU, G.X.; SILVA, P.R.S.; CARVALHO, C.J.R. Earthworms, ants and other arthropods as soil health indicators in traditional and no-fire agro-ecosystems from Eastern Brazilian Amazonia. **Acta Zoológica Mexicana**, 1, pp. 110-115, 2010.
- SALDARRIAGA, J. G. et al. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology**, 938-958, 1988.
- SALOMÃO, R. et al. Sistema capoeira classe: uma proposta de sistema de classificação de estágios sucessionais de florestas secundárias para o estado do Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v.7, pp. 297-317, 2012.
- STEININGER, M. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, pp. 689-708, 2000.
- TANSLEY, A. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, 16, pp. 284-307, 1935.
- TUCKER, J. M.; BRONDIZIO, E.S.; MORAN, E. Rates of forest regrowth in eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Brangantina regions, Pará State, Brazil. **Interciencia**, v.23, n.2, pp.64-73, 1998.
- TURNER, R.; DAILY, G. The Ecosystem Services Framework and Natural Capital Conservation. **Environmental and Resources Economics**, pp. 25-35, 2008.
- TURNER, I. M. et al. Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. **Biodiversity and Conservation** v.6, pp. 537-543. 1997.
- UHL, C. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. **Journal of Ecology**, v.75, pp. 377-407. 1987

- UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRÃO, E. A. S.. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology**, v. 76, n.3. pp. 663-681, 1988.
- VIEIRA, I. C .G.; GARDNER, T. A. Florestas Secundárias tropicais: ecologia e importância em paisagens antrópicas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, v. 7, pp. 191-194, 2012.
- VIEIRA, I. C. **Forest Succession after Shifting Cultivation in Eastern Amazonia. Scotland: Thesis (Ph.D).**
- VIEIRA, I. C. G. et al. O Renascimento da floresta no rastro da agricultura. **Ciência Hoje**, pp. 38-44, 1996.
- VIEIRA, I. C. G., et al. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. **Remote Sensing of Environment** 87, pp. 470-481, 2003,
- VIEIRA, I. C. G.; PROCTOR, J. Mechanisms of plant regeneration during succession after shifting cultivation in eastern Amazonia. **Plant Ecology** , v.192, n.2, pp.303-315, 2007.
- VITAL, A. R. et al. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. **Revista Árvore**, v.28, pp. 793-800, 2004.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. **Community Ecology**, v.3, pp. 181 – 189, 2002.

## **CAPÍTULO II**

### **DINÂMICA SUCESSIONAL DA VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA: A VEGETAÇÃO COMO INDICADOR DE QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA**

## 2. DINÂMICA SUCESSIONAL DA VEGETAÇÃO SECUNDÁRIA, NO ESTADO DO PÁRA: A VEGETAÇÃO COMO INDICADOR DE QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA.

### Resumo

A análise das relações entre a vegetação e o ambiente permite detectar a influência da variação do ambiente na estrutura da sucessão em florestas secundárias. O objetivo do estudo foi avaliar as relações entre as variáveis bióticas e abióticas na dinâmica de sucessão de florestas secundárias de terra firme em diferentes idades na Floresta Nacional de Caxiuanã (PA) e para isso, aplicou-se o método de cronosequência, que é a metodologia mais usada para estudos de sucessão. Foram selecionadas 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 hectares, sendo três áreas de floresta primária e 37 de florestas secundárias (capoeira). O tempo de abandono destas áreas varia entre 1 e 40 anos e todas apresentam histórico de uso semelhantes. Em cada área foi implantada uma parcela de 5x5m e uma de 20x20m, onde foram amostrados, respectivamente, os indivíduos do sub-bosque ( $DAP \leq 10$  cm e altura  $\geq 2,0$  m) e do estrato florestal ( $DAP \geq 10$  cm). Foram coletados dados de umidade do solo, abertura de dossel, estoque de serapilheira, peso seco de raízes finas e variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total). Para uma melhor compreensão das relações entre as variáveis bióticas e abióticas os dados foram analisados e discutidos em uma abordagem contínua e outra categórica, classificando as áreas em quatro grupos de acordo com idade da floresta secundária (etapa 1- 0 a 10 anos; etapa 2- 11 a 25; etapa 3- 26 a 40; etapa 4- floresta primária). Foram identificados 1101 indivíduos, totalizando 54 famílias em 201 espécies. No estrato do sub-bosque não houve relação significativa do número de indivíduos com a idade da floresta secundária. Já o número de espécies aumenta com o aumento da idade. No estrato florestal houve um aumento do número de indivíduos e da riqueza com o aumento da idade. Quando o processo sucessional é categorizado, a menor riqueza do sub-bosque é encontrada na etapa 1, sendo que não há diferença significativa no número de indivíduos. No estrato florestal, o menor número de indivíduos e de espécies é observada na etapa 1, não havendo diferença entre demais áreas da floresta secundária e as áreas floresta primária. A composição de espécies do sub-bosque é distinta entre as quatro etapas o processo sucessional, com exceção das etapas 2 e 3. A idade apresentou um bom poder de explicação para a variação do peso seco de raízes finas, da porcentagem de umidade e de variáveis químicas do solo, em especial da quantidade de Ca,

N, Mg, Al e pH. As variáveis ambientais avaliadas explicam 73% da variabilidade das 25 espécies com maior valor de importância, sendo a idade da vegetação, cálcio e magnésio as variáveis mais influentes. De acordo com dados analisados, a quantidade de nitrogênio no solo, pH e o número de indivíduos do estrato florestal são adequados para compor um índice de qualidade do funcionamento de florestas secundária de terra firme.

**Palavras chave:** Composição florística. Sucessão secundária. Biodiversidade. Manejo. Amazônia.

## **SUCCESSIONAL DYNAMICS OF SECONDARY VEGETATION OF PARÁ, BRAZIL: VEGETATION AS QUALITY INDICATOR OF ECOSYSTEM FUNCTIONING**

### **Abstract**

The analysis of the relationship between vegetation and the environment can to detect the influence of environmental change in the succession structure in secondary forests. The objective of the study was to evaluate the relationship between biotic and abiotic variables in dynamic succession of secondary upland forest at different ages in Caxiuanã National Forest (PA). It is applied the Chronosequence method which is the method most used for succession studies. 40 areas were selected, with an average size of 0.75 hectares, three areas of primary forest and 37 secondary forest (capoeira). The abandonment time of the areas varies between 1 and 40 years and all have similar usage history. In each area it was implanted a plot of 5x5m and a 20x20m, where was sampled, respectively, the understory individuals (DBH  $\leq$  10 cm and height  $\geq$  2.0 m) and the forest stratum (DBH  $\geq$  10 cm). Were collected soil moisture data, canopy opening, stock litter, amount of fine roots and physicochemical characteristics of the soil (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, sand coarse sand fine, silt and clay full). For a better compression of the relationships between biotic and abiotic variables data were analyzed and discussed in an approach continues and other categorical, classifying areas into four groups according to age of the secondary forest (stage 1-0 to 10 years; stage 2 – 10 to 25; stage 3 26 to 40; stage 4 primary forest). 1101 individuals, totaling 54 families and 201 species were identified. In the extract of the understory there was no significant relationship between the numbers of individuals with age of secondary forest. Already the number of species increases with increasing age. In the forestry stratum there was an increase in the number of individuals

and richness with increasing age. When the successional process is categorized, the greatest richness of the understory is found in stage 1, and there is no significant difference in the number of individuals. In the forest stratum, the smaller number of individuals and species is noted in stage 1, with no difference between other areas of secondary forest and primary forest areas. The composition of the understory species is distinct between the four stages of the successional process, except for stage 2 and 3. Age was a good explanatory power for variation of the amount of fine roots, percentage of moisture and chemical variables of the soil, especially the amount of Ca, N, Mg, Al and pH. Environmental variables evaluated explain 73% of the variability of the 25 species with the highest importance value, being the age of the vegetation, calcium and magnesium the most influential variables. According to data analyzed, the amount of nitrogen in the soil, pH and the number of individuals in the forest stratum are suitable to compose a quality index of the functioning of secondary upland forest.

**Keywords:** Floristic composition. Secondary succession. Biodiversity. Management. Amazon.

## 2.1 Introdução

Em decorrência da crescente atividade antrópica, especialmente ligada à extração de madeira, pecuária extensiva e agricultura mecanizada de monocultura, as florestas tropicais vêm sendo substituídas por áreas abertas e florestas secundárias (BROWN; LUGO, 1990; INPE, 2013), em uma taxa de desmatamento que chega a 5.891 km<sup>2</sup> por ano na Amazônia Legal brasileira (INPE, 2013). Na região amazônica outra atividade que contribui na conversão de extensas áreas de floresta primária em florestas secundárias é a agricultura tradicional (KENNARD, 2002; CHINENE; DYNOODT, 1994).

Durante a formação da floresta secundária, ocorre um processo sucessional, em que as espécies herbáceas, arbustivas e lenhosas são gradativamente adicionadas e substituídas, no tempo e no espaço (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Diversos estudos têm demonstrado que a densidade de indivíduos tende a diminuir ao longo do processo sucessional, enquanto a área basal e o volume tendem a aumentar (BROWN; LUGO, 1990; GUARIGUATA et al., 1997).

A prestação de serviços ambientais pode ser reduzida em florestas secundárias em seus estágios sucessionais iniciais e intermediários, em comparação com os estágios mais avançados e com as florestas primárias (SCHNITZER et al.2011). As florestas secundárias destacam-se na prestação de serviços ambientais, por promoverem a proteção e a melhoria da qualidade do solo, melhoria da qualidade da água, ciclagem de nutrientes, estocagem de carbono (NEPSTAD et al., 2001), oferta de espécies úteis, sendo fonte de lenha, frutas, fibras e plantas medicinais (CHAZDON, 2008; DENEVAN; PADOCH, 1987; TOLEDO; SALICK, 2006), além do papel fundamental na recuperação da biota (NEPSTAD et al., 2001).

A eficiência da regeneração natural e o restabelecimento dos serviços ambientais prestados pelas florestas secundárias são determinados principalmente pelas condições físicas e químicas do solo, histórico de uso da terra, as condições microclimáticas e a distância da floresta primária que funciona como fontes de propágulos (UHL et al., 1988; CAMPELLO, 1998; HOLL et al., 1999; GUARIGUATA; OSTTERTAG, 2001)

De acordo com Doran e Parkin (1994), a qualidade do solo e do ambiente pode ser medida pela “capacidade que ele tem de sustentar a produtividade de plantas e animais”. As plantas são responsáveis pela entrada de energia e matéria nos ecossistemas, sendo fundamentais para manutenção da qualidade do solo e do ambiente, seja através das suas raízes ou da sua parte aérea. Como as plantas são a base da cadeia trófica terrestre, é a partir da biomassa vegetal que a biota edáfica tem fonte de alimento para se desenvolver (VEZZANI; MIELNICZUK, 2009). Nesse processo, ocorre a interação das plantas e organismos, resultando na construção da estrutura física do solo, que será tanto mais complexa quanto maior for à quantidade e diversidade de biomassa vegetal (VEZZANI; MIELNICZUK, 2009).

A diversidade de espécies vegetais também é responsável pela qualidade do ambiente, uma vez que quanto maior essa diversidade maior o número de espécies da biota do solo que serão estimuladas (VEZZANI; MIELNICZUK, 2009), favorecendo as interações entre os organismos, aumentando a complexidade e a funcionalidade do sistema. Portanto, analisar a dinâmica da sucessão da comunidade de plantas das florestas secundárias é de grande importância para podermos entender o funcionamento ecológico dos sistemas.

O objetivo deste capítulo foi avaliar a composição e estrutura da vegetação, bem com sua relação com variáveis ambientais em áreas de florestas secundárias de diferentes idades e de floresta primária de terra firme, localizadas nos estado do Pará.

## **2.2 Material e Métodos**

### **2.2.1 Área de estudo**

O estudo foi realizado na Estação Científica Ferreira Penna (ECFPn), localizada na Floresta Nacional de Caxiuanã (Flona de Caxiuanã) (1°13'86''S; 48°17'41.18''W) situada nos municípios de Portel e Melgaço, no estado do Pará (LISBOA, 1997).

A vegetação predominante na Flona de Caxiuanã é a floresta ombrófila densa de terra baixa, conhecida localmente por floresta de terra firme. Florestas densas aluviais, denominadas localmente de florestas de várzea e igapó, encraves de vegetação savanóide e ampla área de vegetação secundária (capoeira) de diferentes idades, resultado da ação antrópica também compõem o cenário da região (LISBOA, 1997; FERREIRA et al., 2012) (Figura 2.1).

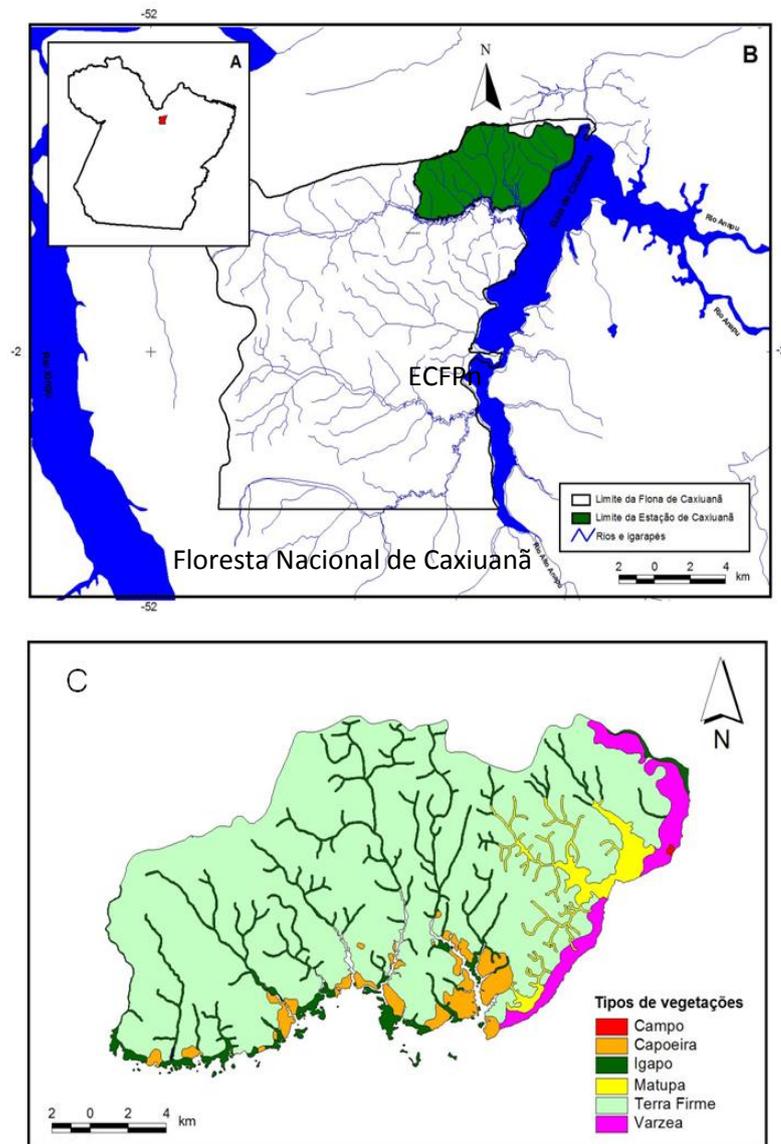


Figura 1: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012)

O clima da ECFPn, pela classificação de Köppen, é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático “Am” com uma curta estação seca. A temperatura média do ar oscila em torno de 26,7 °C, com mínima de 22 °C e máxima de 32 °C (COSTA et al., 2012). A precipitação anual média é de 1960 mm, não ultrapassando 3000 mm (MORAES et al., 2009; COSTA et al. 2009). Climatologicamente, o período chuvoso está compreendido entre janeiro e junho, e o período mais seco, entre julho e dezembro (Figura 2.2).

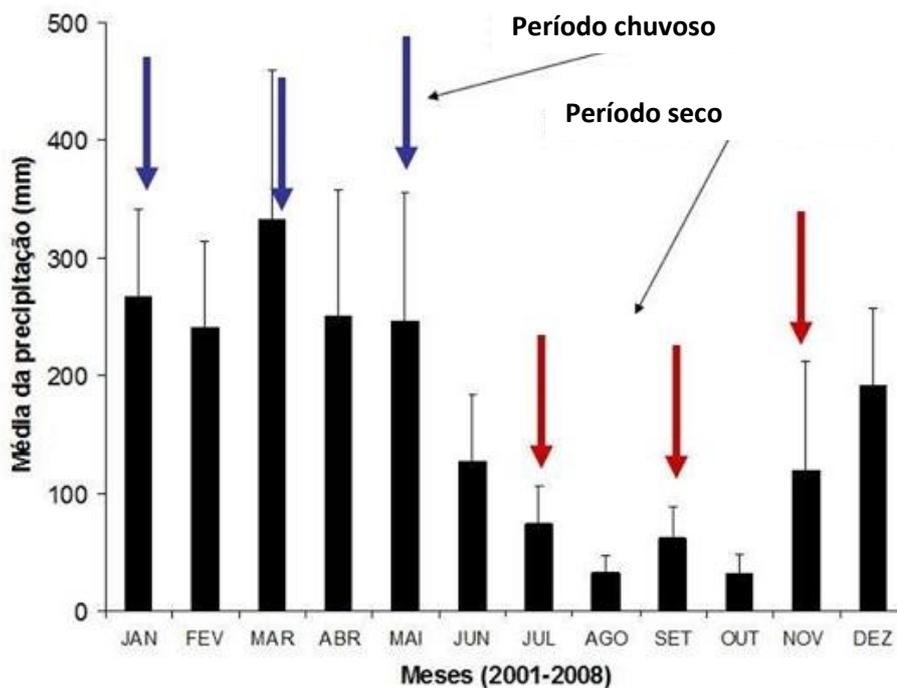


Figura 2: Variação da média mensal da precipitação dos anos de 2001-2008, com destaque para o período seco e chuvoso (Fonte: Projeto Esecaflor).

### 2.2.2 Históricos de uso da área

Em um passado remoto a Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã) foi habitada por índios, ocupação comprovada pela presença de 27 sítios arqueológicos (LISBOA et al., 2013). Atualmente cinco comunidades, de uma população miscigenada, ocupam a região de Caxiuanã, cujas principais atividades são: a agricultura de subsistência, pesca, caça e a coleta de produtos florestais e não florestais (LISBOA et al., 2013). A região da Baía de Caxiuanã, o local desse estudo, é ocupada por 24 famílias, com um total de 110 pessoas, cuja principal fonte de renda é a agricultura de subsistência (LISBOA et al., 2013).

As áreas de floresta secundária estudadas passaram pelo mesmo processo de uso que foi a derrubada da floresta para a agricultura. Onde o preparo das áreas de cultivo é feito no método de corte e queima, com um período de pousio de 4 anos, em média. A queima é feita no verão, nos meses de julho a setembro, e o plantio é feito no inverno, principalmente nos meses de dezembro e janeiro. As áreas com mais de 4 anos são áreas que já foram abandonadas depois de cerca 6 ciclos, em média.

Atualmente, na região, a espécie mais cultivada e que domina a maior extensão em plantação é a mandioca (*Manihot esculenta* L.- Euphorbiaceae), associada a plantios de abacaxi (*Ananas sativus* Schult; Schult F.), jerimum (*Curcubita pelo* L.) e melancia (*Citrullus vulgaris* Schrad. ex. Eckl.; Zeyh). Alguns moradores relataram que há mais de 40 anos, também houve nestas áreas o cultivo de arroz (*Oriza sativa* L. - Poaceae), feijão (*Vigna* sp.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) e milho (*Zea mays* L.).

### **2.2.3 Coleta de Dados**

O estudo seguiu a metodologia de cronossequência proposta por Chazdon (2012), uma das mais usadas para estudos de sucessão em regiões tropicais (COELHO et al. 2003; WILDI, 2002). Nessa abordagem metodológica assume-se que áreas espacialmente diferentes e com diferentes tempos de regeneração, sob condições bióticas e abióticas similares e usos equivalentes, constituem uma representação temporal do processo de sucessão (WILDI, 2002).

Foram selecionadas 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 hectares, sendo três áreas de floresta primária de terra firme e 37 áreas de floresta secundária de diferentes idades. O tempo de abandono das áreas variou entre 1 e 40 anos (Anexo 1), e o uso da terra foi semelhante. A idade e o uso das áreas foram identificados por meio de entrevistas com moradores locais. As medições da vegetação foram realizadas em julho de 2014 e as demais coletas foram realizadas nos meses de setembro e novembro de 2014 e janeiro, março, maio e julho de 2015.

#### ***Levantamento florístico***

Para realização do levantamento florístico, foram estabelecidas duas parcelas permanentes em cada área: uma de 5x5m para quantificação e identificação dos indivíduos com diâmetro entre 1 e 9 cm (a uma altura de 1,30 m do solo) e uma parcela de 20 x 20 m para quantificação e identificação dos indivíduos com DAP > 9,9 cm (a uma altura de 1,30 m do solo). Adotou-se como o estrato florestal aquela formação vegetal cujos espécimes têm DAP  $\geq$  10 cm (SALOMÃO et al., 2007).e sub-bosque aquela formação cujos indivíduos apresentam DAP entre 1 e 9,9 cm (KÖPP-HOLLUNDER et al., 2014).

As espécies foram identificadas por um parataxonomista do Museu Paraense Emílio Goeldi, de acordo com o sistema de classificação APGIII (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2009). Para atualização e confirmação da nomenclatura das espécies foi utilizada a Lista de Espécies da Flora do Brasil (JBRJ, 2014).

Os parâmetros fitossociológicos calculados foram: densidade relativa e valor de importância (VI) de cada espécie (MÜELLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974). Para avaliação estrutural da vegetação, foram utilizados os dados de diâmetro a altura do peito (DAP), área basal e fuste (estimado). A composição florística foi analisada quanto ao número de famílias, gêneros e espécies botânicas registradas.

### ***Abertura do dossel***

A amostragem da abertura de dossel foi feita com auxílio de uma câmera fotográfica digital. Para o cálculo foi utilizado o programa ImageJ, no qual a proporção de pixels é calculada após conversão da imagem original para preto e branco, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco. Com isso, obtém-se a porcentagem de área coberta ou aberta. Para cada parcela obteve-se a média da abertura do dossel a partir de cinco imagens.

### ***Umidade do solo***

Para avaliação da umidade gravimétrica, em cada parcela (20x20 m) foram retiradas três amostras de solo utilizando tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro e 10 cm de profundidade. Foi feita uma pesagem da amostra de solo assim que retirada e outra após secagem em estufa a 105 °C por 48 h (EMBRAPA, 1997). A umidade gravimétrica foi expressa em porcentagem e obtida conforme a fórmula:  $U_g = 100 (\text{Peso úmido} - \text{Peso seco}) / \text{Peso seco}$  (EMBRAPA, 1997). Foram realizadas seis coletas, sendo três coletas no período chuvoso (janeiro, março, maio) e três no período seco (julho, setembro, novembro).

### ***Atributos físico químicos do solo***

Em cada área amostrada foi retirada uma amostra composta do solo (12 amostras simples) para avaliação de atributos químicos e físicos, de acordo com os procedimentos recomendados por Embrapa (1997). As amostras foram enviadas para o laboratório de solos da Embrapa Amazônia Oriental onde foram analisadas a quantidade de matéria orgânica no

solo, fertilidade (K, P, Na, Ca, Mg, Al), N, pH e granulometria (Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total).

### ***Estoque de serapilheira***

O estoque de serapilheira foi coletado utilizando-se um gabarito de 25 x 25 cm (SCORIZA et al., 2012). Em cada parcela de 20 x 20 m, a cada coleta, foram coletadas três amostras, distantes 10 m uma da outra. Foram realizadas seis coletas sendo três no período chuvoso (janeiro, março, maio) e três no período seco (julho, setembro, novembro).

A serapilheira coletada foi separada nos seguintes frações: folhas, galhos, flores/frutos/sementes e outros (material não identificado). Após este processo, o material foi colocado separadamente em sacos de papel, seco em estufa a temperatura de 60°C (até atingir massa constante) e depois pesados em balança analítica para se obter massa seca (SCORIZA et al., 2012). Os valores são apresentados em grama por área coletada, que equivale a 25 cm<sup>2</sup>.

### ***Raízes finas no solo***

Para estimar o peso seco das raízes finas (diâmetro < 2 mm) foram coletadas amostras de solo com auxílio de um tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade. Para a separação das raízes finas, as amostras de solo foram peneiradas em peneira de 2 mm de malha em água corrente. Depois de separadas, as raízes foram colocadas em sacos de papel e levadas a estufa a 60 °C por 48 horas para obtenção do peso constante, para posterior pesagem em balança analítica (BARBOSA; SANTOS, 2009). Foram coletadas três amostras de solo em cada parcela (20x20m) por coleta. Totalizando seis coletas ao longo de um ano, sendo três coletas no período chuvoso (janeiro, março, maio) e três no período seco (julho, setembro, novembro). Os valores são apresentados em grama por volume amostrado.

## **2.2.4 Análise de dados**

A fim de verificar qual o melhor método para a análise das variáveis bióticas e abióticas nas florestas secundárias utilizamos a variável idade como uma variável contínua e como variável discreta (de acordo com Chazdon, 2008)

Na classificação de Chazdon (2008), que foi a classificação utilizada para categorizar o processo sucessional na área de estudo, as florestas secundárias são separadas de acordo com a idade em quatro etapas:

*Etapa 1 - Iniciação*, correspondente à primeira década pós-abandono, fase caracterizada pela colonização de espécies intolerantes e tolerantes à sombra, da germinação de sementes internas e externas ao sistema, rebrote de indivíduos remanescentes, alta mortalidade das herbáceas, rápido crescimento em altura e diâmetro de espécies lenhosas e pelo estabelecimento de espécies dispersas por aves e morcegos;

*Etapa 2 - Exclusão de caules*, período entre 11 e 25 anos pós-abandono, caracterizada pela diminuição da abertura do dossel, alta mortalidade de arbustos e lianas, declínio de espécies pioneiras de vida curta e a supressão de espécies intolerantes à sombra no sub-bosque e sub-dossel;

*Etapa 3 - Reiniciação do sub-bosque*, a partir de 26 anos pós-abandono, caracterizada pela alta mortalidade de pioneiras de vida longa e de espécies intolerantes à sombra, formação de clareiras, aumentando a heterogeneidade de luz no sub-bosque, maturidade reprodutiva de espécies de dossel e sub-dossel tolerantes à sombra e pelo surgimento de plântulas;

*Etapa 4- Áreas controles de floresta primária.*

Para testar a relação da riqueza de espécies, densidade de indivíduos, umidade do solo, quantidade de serapilheira, raízes finas e variáveis do solo (variáveis dependentes) em relação à idade das florestas secundárias e a abertura do dossel (variáveis independentes), foi usado o modelo de regressão linear simples (GOTELLI; ELLISON, 2004),

Para testar a relação da riqueza de espécies e densidade de plantas (variáveis dependentes) com as variáveis físicas (umidade do solo, areia grossa, areia fina, silte e argila), químicas (N, pH, MO, P, K, Na, Ca, Mg, Al) e a idade (variáveis independentes) (GOTELLI; ELLISON, 2004), foi usado um modelo de regressão múltipla.

As diferenças entre as variáveis dependentes (densidade, riqueza, raízes finas, serapilheira) entre as quatro etapas sucessionais, foram testadas usando um modelo de análise de variância simples (ANOVA de um fator), que permite analisar amostras com tamanho diferentes (AYRES et al. 2007). Para diminuir o efeito do desbalanceamento do tamanho das amostras optou-se pelo soma de quadrados tipo III (COIMBRA et al. 2006).

Quando o valor obtido na ANOVA foi significativo, o teste a posteriori de Tukey foi aplicado para identificar quais diferenças par a par são significativas (ZAR, 2009). Quando os pressupostos da análise não foram atingidos (amostras independentes, homogeneidade das variâncias, resíduos com distribuição normal) o teste equivalente não paramétrico Kruskal-Wallis e o teste posteriori Dunnett foram usados (ZAR, 2009).

O Teste t de Student, ou equivalente não paramétrico (Teste t com variâncias separadas), foi usado para verificar diferenças das variáveis dependentes (densidade e riqueza) entre o período seco e chuvoso (ZAR, 2009).

A composição da comunidade de plantas entre os quatro estágios do processo sucessional foi comparada através da MANOVA, com base no índice de similaridade de Bray Curtis (ZAR, 2009).

Para ordenar as relações florísticas, foi utilizado o Método de Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS). Este é um método baseado em uma matriz de distância, computada por uma medida de distância ou de similaridade, em que o algoritmo busca localizar os pontos de dados em duas ou mais dimensões (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Uma medida de estresse foi calculada para representar a incompatibilidade entre a ordem de classificação das distâncias nos dados e a ordem de classificação das distâncias na ordenação (KENT; COKER, 1992), sendo que, à medida que o estresse diminui até chegar a um mínimo, as amostras são deslocadas em uma direção. A NMDS foi realizada com as seguintes configurações: distância de medida de Sorensen (Bray-Curtis), melhor solução em duas dimensões e critério para estabilização = 0,000001

A análise BIOENV (CLARKE; WARWICK, 2001) foi utilizada para identificar quais variáveis ambientais teriam maior influência sobre o padrão da comunidade de plantas arbustivo-arbóreas. Correlações de Mantel entre matrizes foram usadas para avaliar a interdependência entre o desempenho das espécies e os diferentes conjuntos de dados ambientais (LEDUC et al., 1992). A correlação e a relação entre os dados de vegetação e dados ambientais foram analisadas por meio da Análise de Correlação Canônica e Análise de redundância canônica respectivamente (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012).

Os pacotes estatísticos utilizados nesse trabalho foram: R® v. 3.2.0; PRIMER ® v.6Beta; Statistica® v.7 . 2.4.1. e PC-ORD®. V. 5.15. Para todas as análises foram testados seus pressupostos e o nível significância foi fixado em 0,05. Todas as análises foram

conduzidas respeitando-se a premissa de homogeneidade de variâncias, sendo realizada a transformação logarítmica dos dados [ $\log(X + 1)$ ], quando necessário.

## 2.3 Resultados

### - Riqueza e composição florística

Nas 40 áreas estudadas, foram mensurados e identificados 1107 indivíduos, totalizando 54 famílias, 132 gêneros em 201 espécies (anexo 2).

#### Sub-bosque

No estrato do sub-bosque as famílias mais ricas foram: Rubiaceae (9 espécies e 7,6 % dos indivíduos), Myrtaceae (9 espécies e 5,2% dos indivíduos) e a Salicaceae (6 espécies e 3,2% dos indivíduos).

Não houve uma relação significativa do número de indivíduos ( $r^2=0,01$ ;  $p=0,42$ ) e a idade da floresta secundária (Figura 2.3A). Já o número de espécies ( $r^2=0,32$ ;  $p=0,0002$ ) aumenta com o aumento da idade da floresta (Figura 2.3B).

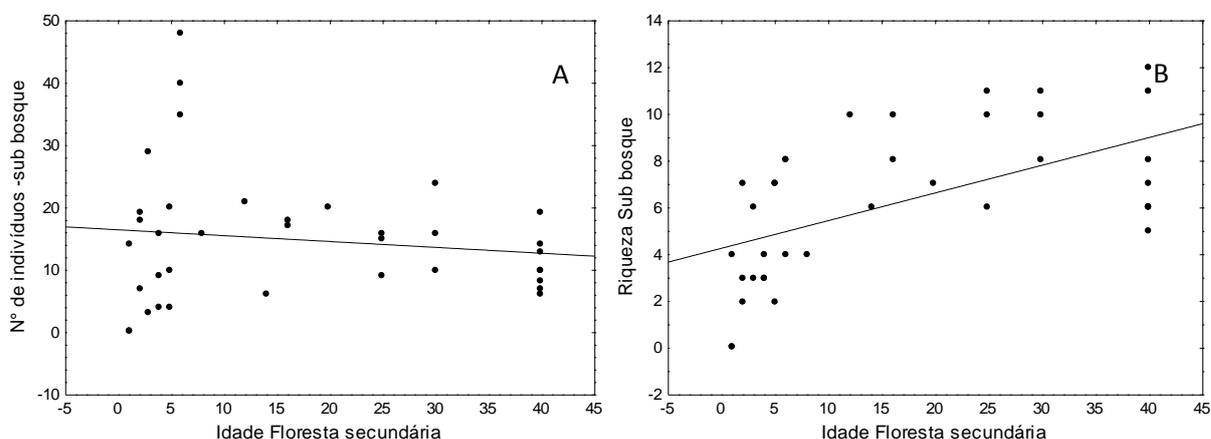


Figura 3: Relação entre o número de indivíduos (A) e a riqueza de espécie (B) de sub bosque com a idade da floresta secundária.

A idade da floresta secundária também se mostrou uma boa variável preditora (positiva) para explicar a variação do DAP ( $r^2=0,34$ ;  $p<0,0001$ ), a área basal ( $r^2=0,25$ ;  $p=0,001$ ) e altura do fuste ( $r^2=0,31$ ;  $p=0,0003$ ) dos indivíduos do sub-bosque.

Nas 18 parcelas da etapa 1 do processo sucessional foram registrados 293 indivíduos (407 ind./ha) e 44 espécies no sub-bosque, sendo as espécies mais comuns *Amphiodom effusus*, *Vismia guianensis* e *Coutarea hexandra* (Tabela 2.1). Na etapa 2 (oito parcelas) foram registrados 124 indivíduos (387,5 ind./ha) e 45 espécies, sendo as espécies mais comuns *Amphiodom effusus*, *Hirtella racemosa* e *Alibertia edulis* (Tabela 2.1).

Nas 11 parcelas classificadas na etapa 3, observaram-se 156 indivíduos (354,5 ind./ha) e 63 espécies sendo as mais comuns *Amphiodom effusus* (15%), *Hirtella racemosa* (12%) e *Davilla rugosa* (Tabela 2.2). Na etapa 4 (três parcelas) foram registrados 34 indivíduos (283,33 ind./ha) e 23 espécies, sendo as espécies mais comuns *Lecythis idatimon*, *Amphiodom effusus* e *Tetragastris panamensis* (Tabela 2.2).

Tabela 1: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies de sub bosque mais abundantes nas etapas 1 e 2 do processo sucessional.  $DR=DA/DT \times 100$  onde DR-densidade relativa (%), DA-densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.

<b>ETAPA 1</b>		<b>ETAPA 2</b>	
<b>Nome Científico</b>	<b>DR (%)</b>	<b>Nome Científico</b>	<b>DR (%)</b>
<i>Amphiodon effusus</i>	28,47	<i>Amphiodon effusus</i>	15,84
<i>Vismia guianensis</i>	10,22	<i>Hirtella racemosa</i>	14,85
<i>Coutarea hexandra</i>	7,30	<i>Alibertia edulis</i>	6,93
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	5,11	<i>Adenocalymma validum</i>	4,95
<i>Alibertia edulis</i>	4,01	<i>Couratari guianensis</i>	2,97
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	3,65	<i>Eugenia belemitana</i>	2,97
<i>Jacaranda copaia</i>	2,92	<i>Myrcia atramentifera</i>	2,97
<i>Lecythis idatimon</i>	2,92	<i>Thyrsodium spruceanum</i>	2,97
<i>Annona exsucca</i>	2,55	<i>Vochysia guianensis</i>	2,97
<i>Cecropia distachya</i>	2,55	<i>Amaioua guianensis</i>	1,98
<b>TOTAL</b>	<b>69,71</b>	<b>TOTAL</b>	<b>59,40</b>
<b>Outras espécies</b>	<b>30,29</b>	<b>Outras espécies</b>	<b>40,06</b>

Entre as quatro etapas do processo sucessional a menor riqueza foi encontrada na etapa 1 ( $F=13,90$ ,  $p<0,0001$ ) que difere significativamente das demais etapas (Figura 2.4A). Sendo que, não há diferença significativa no número de indivíduos do sub-bosque entre as quatro etapas do processo sucessional ( $H=0,15$ ,  $p=0,92$ ).

Os valores de DAP ( $F=8,64$ ,  $p<0,0001$ ) (Figura 2.4B) e fuste ( $F=10,58$ ,  $p<0,0001$ ) (Figura 2.4C) dos indivíduos arbustivos das etapas 1, 2 e 3 diferem significativamente entre si, mas não diferem da etapa 4. A área basal ( $F=4,94$ ,  $p=0,01$ ) só difere entre as etapas 1 e 3 (Figura 2.4D).

Tabela 2: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies de sub-bosque mais abundantes nas etapas 3 e 4 do processo sucessional.  $DR=DA/DT \times 100$  onde DR-densidade relativa (%), DA-densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.

ETAPA 3		ETAPA 4	
Nome Científico	DR	Nome Científico	DR
<i>Amphiodon effusus</i>	14,56	<i>Amphiodon effusus</i>	11,90
<i>Hirtella racemosa</i>	12,03	<i>Lecythis idatimon</i>	11,90
<i>Adenocalymma validum</i>	4,43	<i>Faramea crassifolia</i>	7,14
<i>Cupania scrobiculata</i> ,	4,43	<i>Tetragastris panamensis</i>	7,14
<i>Davilla rugosa</i>	4,43	<i>Ryania angustifolia</i>	4,76
<i>Ryania angustifolia</i>	3,80	<i>Eugenia flavescens</i>	4,76
<i>Eugenia belemitana</i>	3,16	<i>Eugenia patrisii</i>	4,76
<i>Lecythis idatimon</i>	3,16	<i>Vismia latifolia</i>	4,76
<i>Ambelania acida</i>	2,53	<i>Licania canescens</i>	4,76
<i>Cochlospermum orinocense</i>	2,53	<i>Casearia grandiflora</i>	4,76
<b>TOTAL</b>	<b>55,06</b>	<b>TOTAL</b>	<b>66,66</b>
<b>Outras espécies</b>	<b>44,06</b>	<b>Outras espécies</b>	<b>33,34</b>

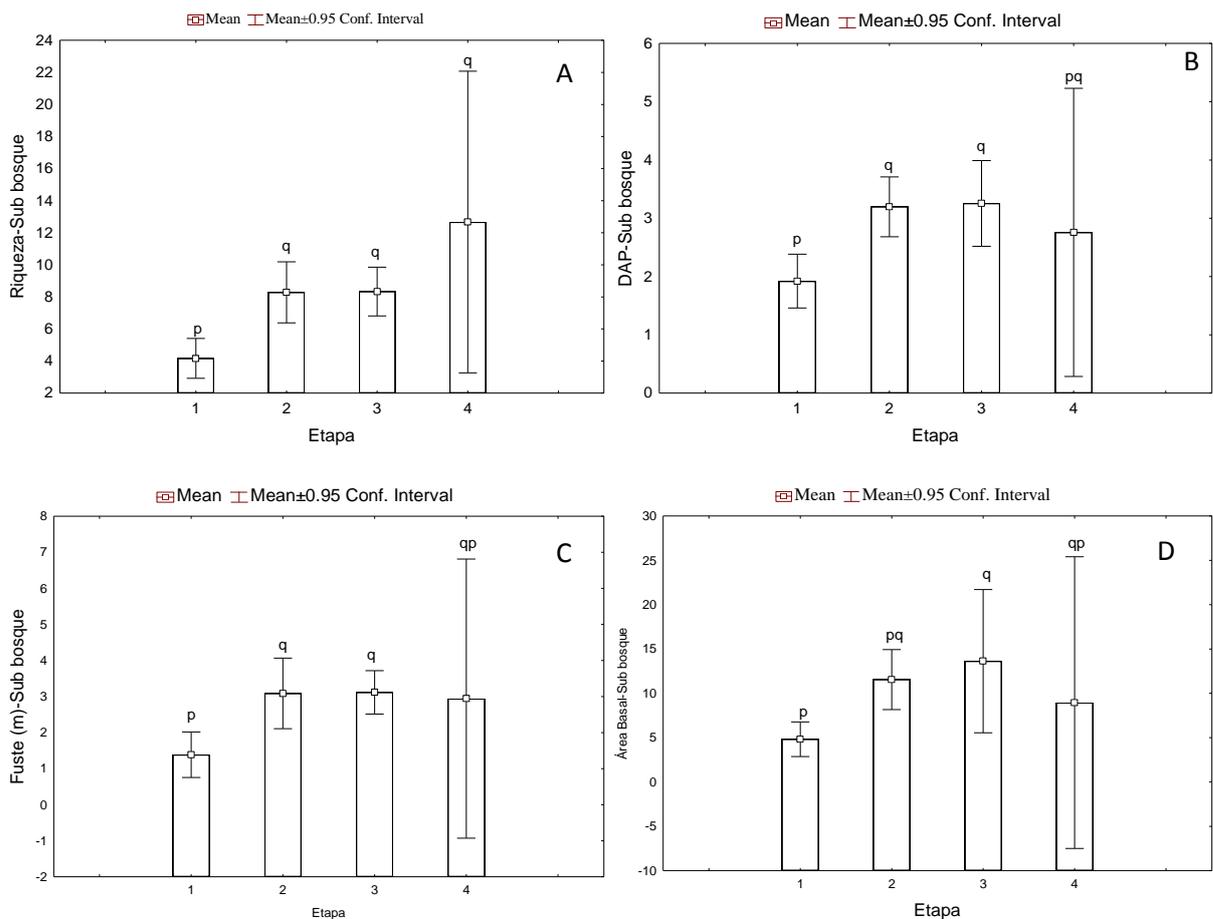


Figura 4: Diferenças na riqueza de espécies (A), DAP (B), fuste (C) e área basal (D) dos indivíduos de sub bosque nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente as áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

A análise de variância multivariada (MANOVA) indicou diferenças significativas ( $p=0,001$ ) na composição de espécies de sub-bosque entre as quatro etapas do processo sucessional, com exceção para as etapas 2 e 3 ( $p=0,51$ ) (Figura 2.5).

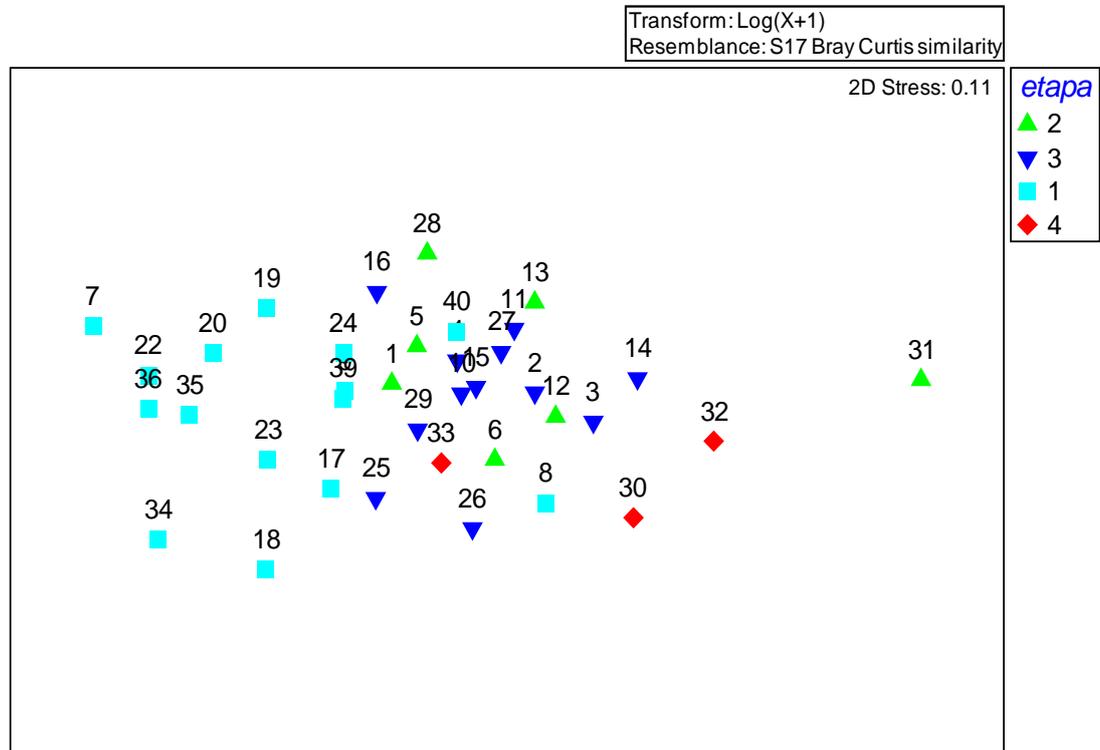


Figura 5: Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS) da composição de espécies de sub bosque entre as quatro etapas de sucessão da floresta secundária de terra firme Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

Com uma Análise de Coordenadas Principais (PCA) obtivemos as variáveis, 15 espécies (tabela 2.3), que estão mais relacionadas aos três primeiros eixos da `PCA e que juntos explicam 36,8% da variação da composição do sub bosque em relação as quatro etapas do processo sucessional. Sendo que as espécies *Annona exsucca*, *Cecropia distachya*, *Coutarea hexandra*, *Simaba cedron*, *Ocotea guianensis* e *Vismia guianensis* ocorrem apenas no sub bosque da etapa 1. Já as espécies *Adenocalymma validum* e *Cupania scrobiculata* são comuns às etapas 2 e 3 e por isso não permitem a separação da composição destas duas etapas.

Tabela 3: Espécies de sub bosque mais correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6. Ocorrência das espécies com número de indivíduos por etapa do processo sucessional etapa1/etapa2/etapa3/etapa4.

<b>Espécie</b>	<b>Ocorrência</b>	<b>Eixo 1 (20,5%)</b>	<b>Eixo 2 (8,8%)</b>	<b>Eixo 3 (7,4%)</b>
<i>Adenocalymma validum</i> (K. Schum.) L.G. Lohmann	0/5/7/0	<b>-0,749</b>		
<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich	11/7/1/0		<b>-1,12</b>	<b>1,09</b>
<i>Amphiodon effusus</i> Huber	78/16/23/5		<b>-7,34</b>	<b>0,93</b>
<i>Annona exsucca</i> DC.	7/0/0/0			<b>0,968</b>
<i>Cecropia distachya</i> Huber	7/0/0/0	<b>-0,677</b>		
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	3/3/1/0		<b>-0,654</b>	
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	20/0/0/0		<b>1,26</b>	<b>2,54</b>
<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	0/1/7/0		<b>-0,74</b>	
<i>Hirtella racemosa</i> Liam	3/15/19/0	<b>-1,63</b>	<b>-3,78</b>	<b>1,47</b>
<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	8/0/5/5		<b>-1,04</b>	
<i>Ocotea guianensis</i> Aubl.	2/0/0/0			<b>0,734</b>
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	10/0/1/0			<b>0,638</b>
<i>Ryania angustifolia</i> (Turcz.) Monach.	0/0/6/2	<b>-0,623</b>		
<i>Simaba cedron</i> Planch.	5/0/0/0		<b>0,631</b>	<b>0,867</b>
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	28/0/0/0		<b>1,3</b>	<b>2,63</b>

### Estrato florestal

No estrato florestal as famílias mais ricas foram: Fabaceae, com 24 espécies e 12,6 % dos indivíduos, Burseraceae, com dez espécies e 2,5% dos indivíduos e Lecythidaceae, com nove espécies e 5,5% dos indivíduos.

Houve uma relação positiva entre o número de indivíduos ( $r^2=0,57$ ;  $p<0,00001$ ) (Figura 2.6A) e riqueza de espécies ( $r^2=0,80$ ;  $p<0,00001$ ) (Figura 2.6B) com a idade da floresta secundária, ou seja, há um aumento do número de indivíduos e da riqueza com o avanço do processo sucessional.

A idade da floresta secundária também se mostrou uma boa variável preditora (positiva) para explicar a variação do DAP ( $r^2=0,58$ ;  $p<0,0001$ ), área basal ( $r^2=0,30$ ;  $p=0,0003$ ) e fuste ( $r^2=0,61$ ;  $p<0,0001$ ) dos indivíduos do estrato florestal.

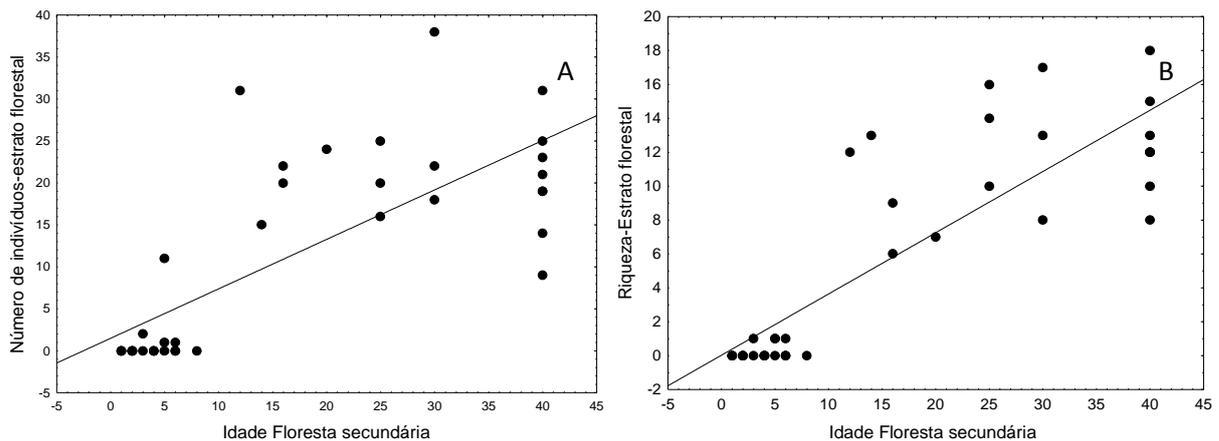


Figura 6: Relação entre o número de indivíduos (A) e a riqueza de espécie (B) do estrato florestal com a idade da floresta secundária.

No estrato florestal das parcelas categorizadas na etapa 1, foram registrados apenas 18 indivíduos (22,2 ind./ha) e três espécies: *Cecropia distachya* com 12 indivíduos, *Ceiba pentandra* com dois indivíduos e *Inga alba* com apenas um indivíduo (Tabela 2.4). Na etapa 2 foram registrados 170 indivíduos (531,2 ind./ha) e 54 espécies, sendo as mais abundantes: *Attalea maripa*, *Tapirira guianensis* e *Cochlospermum orinocense* (Tabela 2.4).

Nas parcelas que estão na etapa 3 foram registrado 256 indivíduos (581 ind./ha) e 82 espécies no estrato florestal, sendo as mais abundantes: *Cochlospermum orinocense*, *Vochysia vismiifolia* e *Quiina florida* (Tabela 2.5). Na etapa 4 foram registrados 58 indivíduos (483 ind/ha) e 31 espécies, sendo as mais abundantes: *Jacaranda copaia*, *Lecythis idatimon* e *Inga alba* (Tabela 2.5).

Tabela 4: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies do estrato florestal mais abundantes nas etapas 1 e 2 do processo sucessional.  $DR = DA/DT \times 100$  onde DR- densidade relativa (%), DA- densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.

ETAPA 1		ETAPA 2	
Nome Científico	DR (%)	Nome Científico	DR
<i>Cecropia distachya</i>	80	<i>Attalea maripa</i>	8,45
<i>Ceiba pentandra</i>	13,33	<i>Cochlospermum orinocense</i>	7,04
<i>Inga alba</i>	6,66	<i>Tachigali paraensis</i>	7,04
		<i>Tapirira guianensis</i>	7,04
		<i>Croton matourensis</i>	4,22
		<i>Goupia glabra</i>	4,22
		<i>Cecropia distachya</i>	3,52
		<i>Ocotea guianensis</i>	3,52
		<i>Bertholletia excelsa</i>	2,81
		<i>Hirtella racemosa</i>	2,81
<b>TOTAL</b>	<b>100</b>	<b>TOTAL</b>	<b>50,70</b>
<b>Outras espécies</b>		<b>Outras espécies</b>	<b>49,30</b>

Tabela 5: Nome científico e densidade relativa (DR) das dez espécies do estrato florestal mais abundantes nas etapas 3 e 4 do processo sucessional.  $DR=DA/DT \times 100$  onde DR-densidade relativa (%), DA- densidade absoluta da espécie por etapa; DT- Densidade total por etapa.

<b>ETAPA 3</b>		<b>ETAPA 4</b>	
<b>Nome Científico</b>	<b>DR</b>	<b>Nome Científico</b>	<b>DR</b>
<i>Cochlospermum orinocense</i>	8,51	<i>Jacaranda copaia</i>	28,57
<i>Hirtella racemosa</i>	4,44	<i>Inga alba</i>	9,09
<i>Quiina florida</i>	4,44	<i>Lecythis idatimon</i>	9,09
<i>Vochysia vismiifolia</i>	4,44	<i>Licania octandra</i>	5,19
<i>Attalea maripa</i>	4,07	<i>Vouacapoua americana</i>	3,89
<i>Myrcia atramentifera</i>	4,07	<i>Goupia glabra</i>	2,59
<i>Amphiodon effusus</i>	4,07	<i>Pouteria decorticans</i>	2,59
<i>Protium heptaphyllum</i>	3,70	<i>Cecropia distachya</i>	2,59
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	2,96	<i>Eschweilera coriacea</i>	2,59
<i>Tapirira guianensis</i>	2,59	<i>Astrocaryum aculeatum</i>	2,59
<b>TOTAL</b>	<b>43,3</b>	<b>TOTAL</b>	<b>68,83</b>
<b>Outras espécies</b>	<b>56,7</b>	<b>Outras espécies</b>	<b>31,37</b>

O menor número de indivíduos ( $H=28,27$ ,  $p<0,001$ ) (Figura 2.7A) e de espécies ( $H=28,85$   $p<0,001$ ) (Figura 2.7B) do estrato florestal ocorreu na etapa 1 do processo sucessional, que difere significativamente da demais etapas.

Houve diferença significativa nos valores de DAP (Figura 2.7C) ( $F=33,04$ ,  $p<0,001$ ) e de fuste ( $F=55,94$ ,  $p<0,001$ ) dentre as quatro etapas do processo sucessional. Sendo que, os menores valores são observados na etapa 1, que difere significativamente das demais etapas, mas as demais etapas não diferem entre si.

A área basal dos indivíduos do estrato florestal apresenta diferença significativa ( $H=26,58$   $p<0,001$ ) entre as quatro etapas do processo sucessional, onde a etapa 1 difere das etapas três e quatro (Figura 2.7D).

A análise de variância multivariada (MANOVA) indicou diferenças significativas ( $P=0,003$ ) na composição de espécies do estrato florestal entre as quatro etapas, diferenciando a etapa 1 e 2 ( $P=0,02$ ), 1 e 3 ( $P=0,004$ ), 3 e 4 ( $P=0,009$ ). Essa separação pode ser observada no gráfico da NMDS (Figura 2.8).

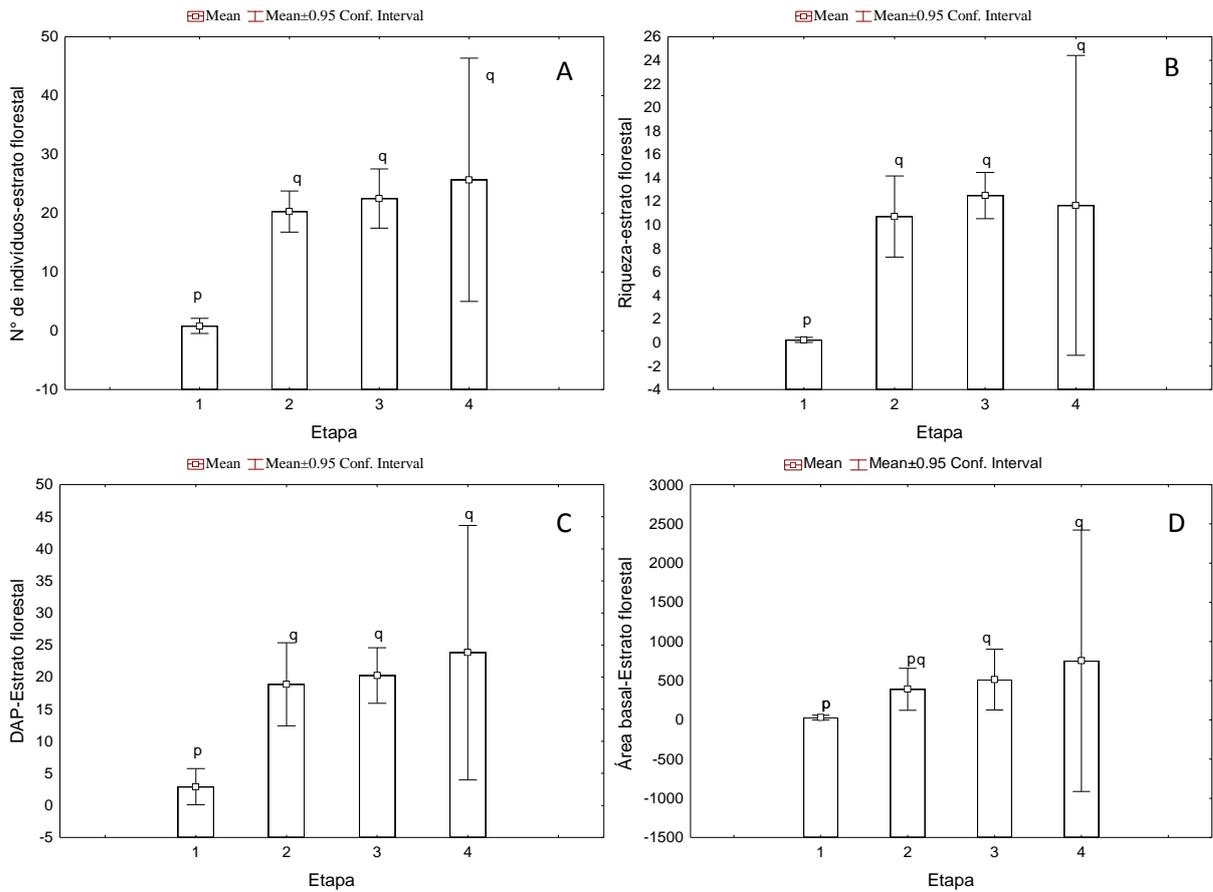


Figura 7: Número de indivíduos (A), riqueza de espécies (B), DAP (Diâmetro a altura do peito)(C) e área basal (D) do estrato florestal nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

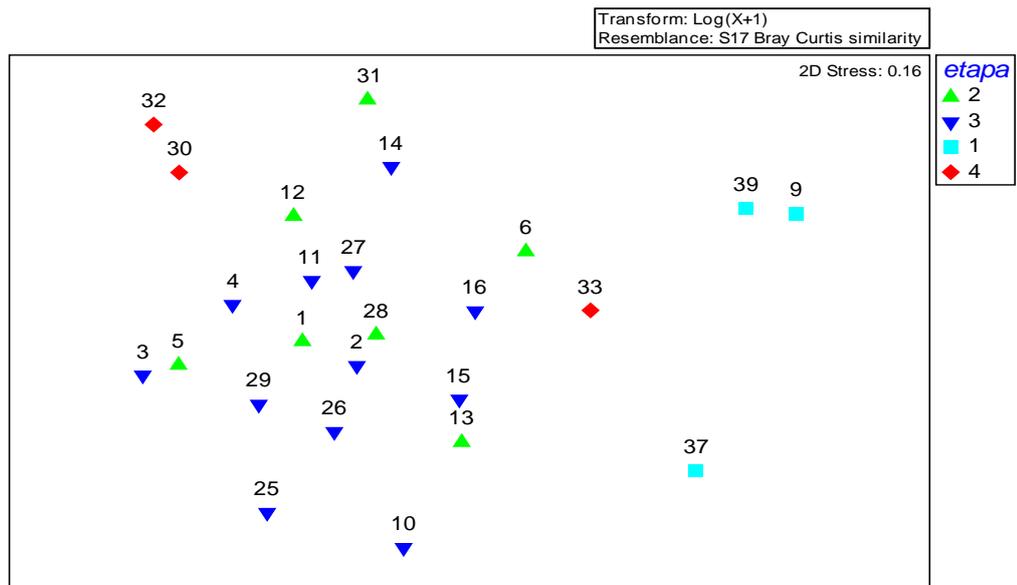


Figura 8: Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS) da composição de espécies do estrato florestal entre as quatro etapas de sucessão da floresta secundária de terra firme Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

Os três primeiros eixos da PCA explicam juntos 30,2 da variação da composição de espécies florestais em relação às quatro etapas do processo sucessional. Sendo que, 26 espécies (Tabela 2.6) estão relacionadas a estes três eixos, ou seja, estão relacionadas à separação da composição de espécies nas quatro etapas.

Observa-se que as espécies *Cecropia distachya* e *Inga alba* são comuns as etapa 1 e 4 o que não permitem a separação da composição destas duas etapas. Destacam-se também as espécies que são exclusivas das etapas 2 e 3 (*A. effusus*, *A. maripa*, *C. orinocense*, *D. capreifolia*, *G. schomburgkiana*, *H. racemosa*, *I. heterophylla*, *M. atramentifera*, *P. schomburgkiana*, *T. guianensis*).

Tabela 6: Espécies do estrato florestal mais correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6. Ocorrência das espécies com número de indivíduos por etapa do processo de sucessão etapa1/etapa2/etapa3/etapa4.

<b>Espécie</b>	<b>Ocor.</b>	<b>Eixo 1 (11,7%)</b>	<b>Eixo 2 (10%)</b>	<b>Eixo 3 (8,5%)</b>
<i>Amphiodon effusus</i> Huber	0/1/11/0	<b>-1,49</b>		<b>-1,13</b>
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.	0/0/3/0			<b>-,745</b>
<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	0/12/11/0		<b>-1,85</b>	
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	0/0/7/0	<b>-0,643</b>		<b>-,449</b>
<i>Cecropia distachya</i> Huber	12/5/1/2		<b>-2,03</b>	
<i>Cochlospermum orinocense</i> (Kunth) Steud	0/10/23/0	<b>-1,9</b>	<b>-3,13</b>	
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	0/0/5/0		<b>-0,89</b>	
<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	0/0/5/0			<b>-0,64</b>
<i>Diospyros capreifolia</i> Mart. ex Hiern	0/1/4/0			<b>-,726</b>
<i>Dipteryx magnifica</i> (Ducke) Ducke	0/0/2/0			<b>0,603</b>
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	0/6/7/2	<b>-1,02</b>	<b>1,23</b>	<b>0,672</b>
<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	0/3/4/0	<b>-0,778</b>		
<i>Hirtella racemosa</i> Lam	0/4/12/0	<b>-1,04</b>	<b>0,681</b>	<b>1,11</b>
<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	1/0/3/7		<b>-1,06</b>	
<i>Inga heterophylla</i> Willd.	0/2/4/0	<b>-0,725</b>		
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	0/0/3/32	<b>-0,6</b>	<b>-0,778</b>	
<i>Lecythis idatimon</i>	0/0/1/7	<b>0,617</b>		
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem.; Schult.) Kuntze	0/0/0/4	<b>0,607</b>		
<i>Myrcia atramentifera</i> Barb.Rodr	0/3/11/0	<b>-0,781</b>		<b>-0,95</b>
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	0/0/5/0			<b>0,776</b>
<i>Phanera splendens</i> (Kunth) Vaz	0/0/3/0			<b>-,745</b>
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers	0/4/8/0	<b>-1,23</b>	<b>0,871</b>	<b>-1,39</b>
<i>Quiina florida</i> Tul.	0/0/12/0	<b>-1,54</b>	<b>1,16</b>	<b>-,824</b>
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0/10/7/0	<b>-1,27</b>		<b>0,753</b>
<i>Vochysia vismiifolia</i> Spruce ex Warm.	0/0/12/0		<b>0,759</b>	
<i>Xylopia nitida</i> Dunal	0/2/5/1	<b>-0,997</b>		

### - Umidade do solo

Houve um aumento da umidade do solo em relação ao avanço da idade da floresta secundária ( $r^2= 0,36$   $p< 0.0001$ ) (Figura 2.9A) e uma diminuição em relação à abertura do dossel ( $r^2= 0,32$ ;  $p< 0.0001$ ) (Figura 2.9B).

Houve diferença significativa na umidade do solo entre as quatro etapas do processo sucessional ( $F=7.30$ ;  $p=0.0006$ ), com diferenças significativas entre as etapas 1 e 3 ( $p=0.0006$ ) e 3 e 4 ( $p=0.03$ ) (Figura 2.9C).

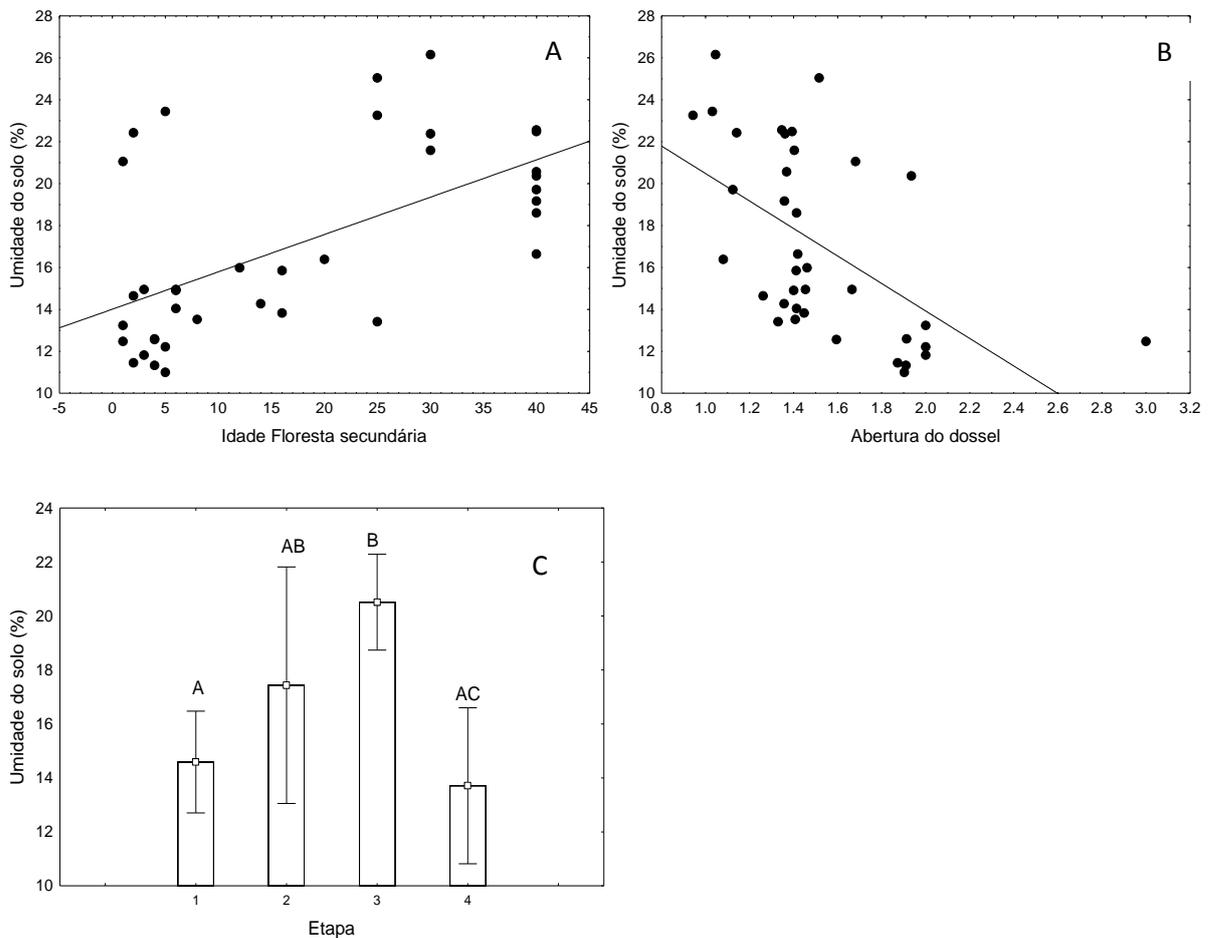


Figura 9: Relação entre a umidade do solo e a idade das florestas secundárias (A); Relação da umidade do solo e abertura do dossel das áreas de floresta secundária (B); Umidade do solo nas quatro etapas do processo sucessional (C). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

### -Caracterização Físico-química do solo

Houve uma relação significativa das variáveis químicas do solo em relação à idade da floresta secundária, com exceção do fósforo (Tabela 2.7). As variáveis pH, teor de cálcio e

magnésio no solo diminuíram com o avanço da idade da vegetação secundária. Já os tores de nitrogênio, matéria orgânica, potássio, sódio e alumínio aumentaram com o avanço da idade da floresta secundária (Tabela 2.7).

Tabela 7: Resultados da análise de Regressão Linear Simples das variáveis químicas do solo em relação à idade da vegetação secundária.

Variáveis	Regressão Linear-Idade	
	r <sup>2</sup>	p
N (%)	+0,39	0,0001
MO (g/kg)	+0,14	0,019
pH (água)	-0,52	0,000
P (mg/dm <sup>3</sup> )	0,002	0,786
K (mg/dm <sup>3</sup> )	+0,22	0,003
Na (mg/dm <sup>3</sup> )	+0,17	0,010
Ca (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	-0,38	0,000
Mg (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	-0,37	0,000
Al (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	+0,48	0,000

Quando aplicada a Análise de variância (ANOVA) para verificar diferenças nas médias das variáveis químicas do solo entre os quatro estágios sucessionais, verificam-se diferenças significativas no pH, na quantidade de N, K, Ca, Mg, Al, (Tabela 2.8). Sendo que, a média do pH e da quantidade de cálcio é superior no estágio 1. A quantidade de N foi menor na etapa 1 e na etapa 4, bem como a quantidade de K. A quantidade de Al foi superior na etapa 3 e Mg na etapa 1 (Tabela 2.9).

Tabela 8: Análise de Variância–ANOVA e teste a posteriori de Tukey das variáveis químicas do solo (variáveis dependentes) entre as quatro etapas do processo sucessional (variável independente). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles

Variáveis	Anova/ Kruskal- wallis		Teste de Tukey/Dunn (p)					
	F	p	1x2	1x3	1x4	2x3	2x4	3x4
N (%)	7,361	0,001	0,028	0,001				
MO (g/kg)	2,825	0,052						
pH (água)	19,695	0,000	0,000	0,000	0,001			
P (mg/dm <sup>3</sup> )	0,067	0,977						
K (mg/dm <sup>3</sup> )	3,300	0,031		0,019				
Na (mg/dm <sup>3</sup> )	2,626	0,065						
Ca (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	9,467	0,000	0,008	0,000	0,032			
Mg (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	8,576	0,000	0,013	0,001				
Al (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	11,830	0,000	0,039	0,000				0,026

Tabela 9: Médias das variáveis físico-químicas do solo nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles

Variáveis	Etapa 1	Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4
N (%)	0,076	0,13	0,14	0,08
MO (g/kg)	18,4	31,1	32,2	20,4
pH (água)	5,6	4,6	4,4	4,3
P (mg/dm <sup>3</sup> )	1,94	2	2	1,6
K (mg/dm <sup>3</sup> )	8,4	10,8	13,1	9,3
Na (mg/dm <sup>3</sup> )	4,2	5,5	8,5	6
Ca (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	1,76	0,37	0,17	0,13
Mg (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	2,28	0,6	0,3	0,3
Al (cmol <sub>c</sub> /dm <sup>3</sup> )	0,92	2,74	4,05	1,26
Areia grossa (g/kg)	542	386	250	481
Areia Fina (g/kg)	193	195	157	277
Silte (g/kg)	156	283	411	149
Argila total (g/kg)	108	134	181	93

### ***- Estoque de Serapilheira***

#### *Serapilheira x sucessão*

Observou-se um aumento do estoque de serapilheira ( $r^2=0,02$ ;  $p=0,03$ ) (Figura 2.10A); da quantidade da fração da serapilheira correspondente às folhas ( $r^2=0,10$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 2.10B) e da quantidade da fração da serapilheira correspondente aos galhos ( $r^2=0,07$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 2.10C) com o aumento da idade da floresta secundária.

Não houve relação significativa da quantidade de flores e frutos ( $r^2=0,019$ ;  $p=0,09$ ) e do componente de miscelânea ( $r^2=0,001$ ;  $p=0,60$ ) em relação à idade da floresta secundária.

Observa-se uma diferença significativa na fração das folhas ( $F=2,29$ ;  $p=0,06$ ) entre as quatro etapas do processo sucessional, sendo essa diferença entre as etapas 1 e 3 ( $F=7,12$ ;  $p=0,0001$ ). A fração dos galhos ( $F=2,37$ ;  $p=0,07$ ), miscelânea ( $F=1,62$ ;  $p=0,18$ ), e a fração de flores e sementes ( $F=1,45$ ;  $p=0,22$ ) não apresentaram diferenças significativas entre as quatro etapas.

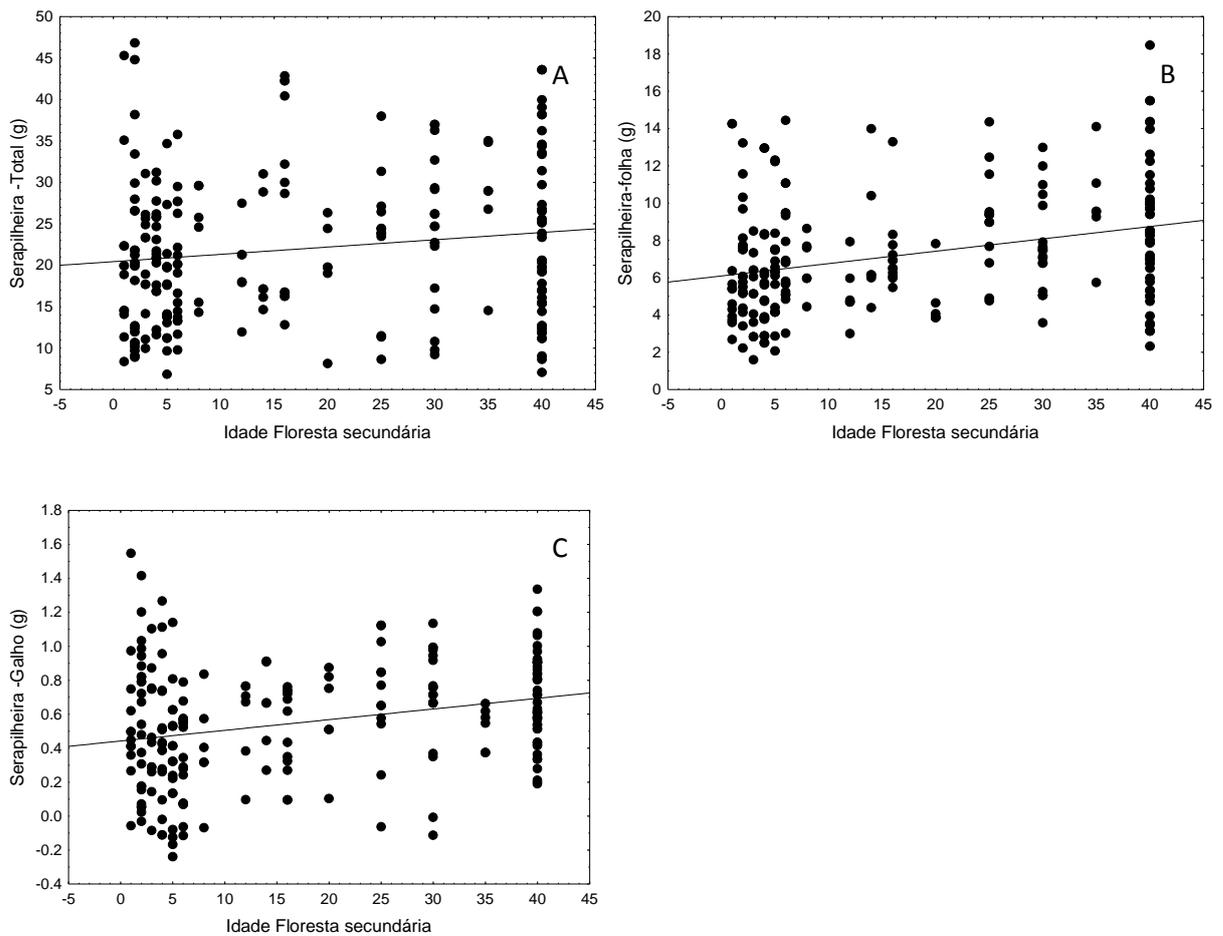


Figura 10: Relação entre a serapilheira total (A), fração da serapilheira correspondentes às folhas (B), fração da serapilheira correspondentes aos galhos (C) e a idade de florestas secundárias.

### Serapilheira x sazonalidade da precipitação

Há uma diferença significativa na quantidade de serapilheira total ( $t=-8,92$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 2.11A), das folhas ( $t=-5,26$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 2.11B), dos galhos ( $t = -5,84$ ;  $p = 0,0001$ , Figura 2.11C) e da fração não identificada ( $t = -5,77$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 2.11D) entre o período chuvoso e seco. Já para a fração da serapilheira correspondente aos frutos e sementes não foi verificada diferença ( $t = -0,12$ ;  $p\text{-valor} = 0,89$ ) (Figura 2.12).

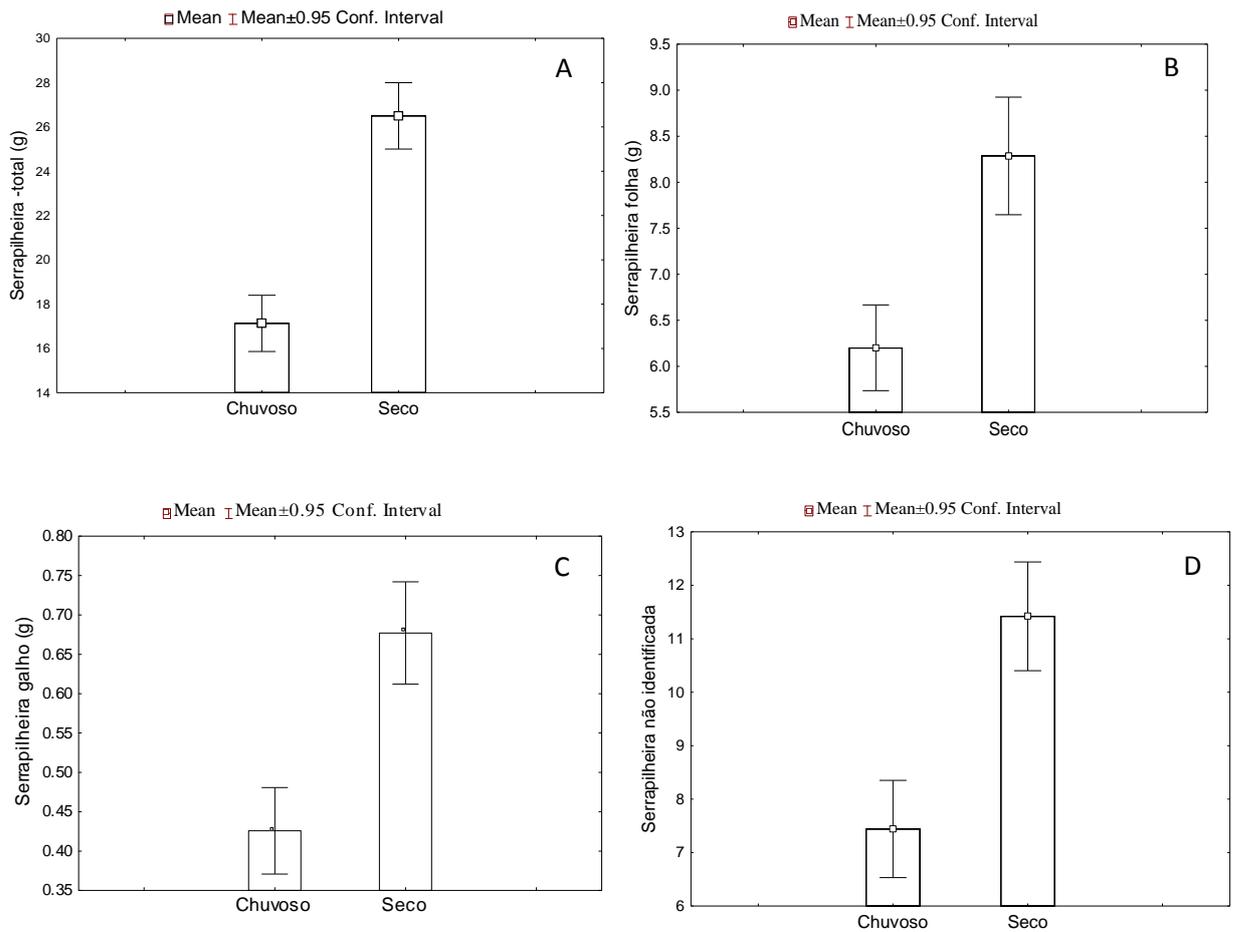


Figura 11: A-Variação da quantidade de serapilheira total (A), folhas (B), galhos (C) e fração não identificada (D) entre o período seco e chuvoso.

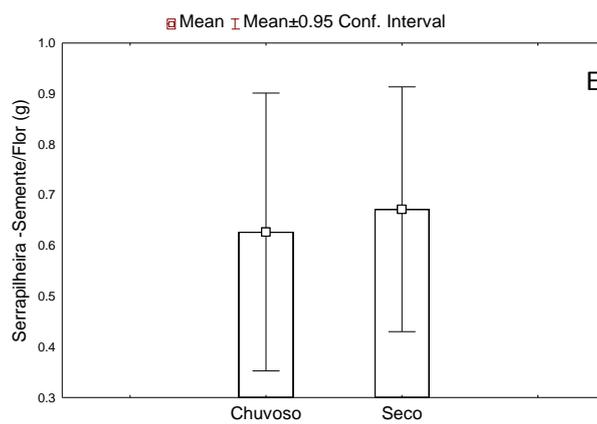


Figura 12: A-Variação da serapilheira da fração referente a sementes e flor (E) entre o período seco e chuvoso.

### *Serapilheira x Sucessão x sazonalidade da precipitação*

As relações entre a serapilheira e suas frações com a idade da floresta secundária não são iguais entre o período seco e chuvoso.

No período chuvoso apenas as folhas ( $r^2= 0,03$ ;  $p= 0,04$ ) e a fração referente aos galhos ( $r^2= 0,10$ ;  $p= 0,0005$ ) apresentaram um aumento significativo com o avanço da idade. Já serapilheira total ( $r^2= 0,009$ ;  $p= 0,29$ ), semente/flor ( $r^2= 0,01$ ;  $p= 0,37$ ) e a fração referente à miscelânea ( $R^2= 0,004$ ;  $p= 0,46$ ) não apresentaram esta relação.

Para o período chuvoso os modelos de regressão múltipla como idade, densidade de indivíduos, riqueza de espécies vegetais, diâmetro a altura do peito e área basal dos indivíduos ajudam a aumentar essa explicação para a fração dos galhos ( $r^2= 0,19$ ;  $p< 0,0005$ ) (influência da riqueza, idade e área basal) e para a miscelânea ( $r^2= 0,11$ ;  $p= 0,003$ ), (influência da idade e área basal).

Já o comportamento dos dados no período seco é similar aos dados do ano todo, porém com maior poder de explicação. A quantidade de serapilheira total ( $R^2=0,05$ ;  $p=0,01$ ), fração da serapilheira correspondente às folhas ( $R^2=0,20$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 5B) e a fração da serapilheira correspondente aos galhos ( $R^2=0,07$ ;  $p=0,003$ ) estão relacionados à idade da floresta secundária.

Para o período seco os modelos de regressão múltipla melhoram a explicação de cerca de 27% da variação da fração folhas ( $p<0,00001$ ) e 20% da fração dos galhos da serapilheira ( $p=0,0003$ ).

#### ***- Peso seco de raízes finas no solo***

Há um aumento significativo do peso seco de raízes finas no solo ( $r^2=0,23$ ;  $p<0,0001$ ) em relação à idade da floresta secundária (Figura 2.13A). Não há diferença significativa no peso seco de raízes finas entre o período seco e chuvoso ( $t$  para variâncias separadas=-1,54;  $p=0,12$ ) (Figura 2.13B).

Há uma diferença significativa do peso das raízes finas no solo em relação às quatro etapas do processo sucessional ( $H =131,4$   $p=0,0001$ ), sendo as menores quantidades observadas nas etapas 1 e 4, que diferem significativamente das etapas 2 e 3 ( $p=0,82$ ) (Figura 2.13C).

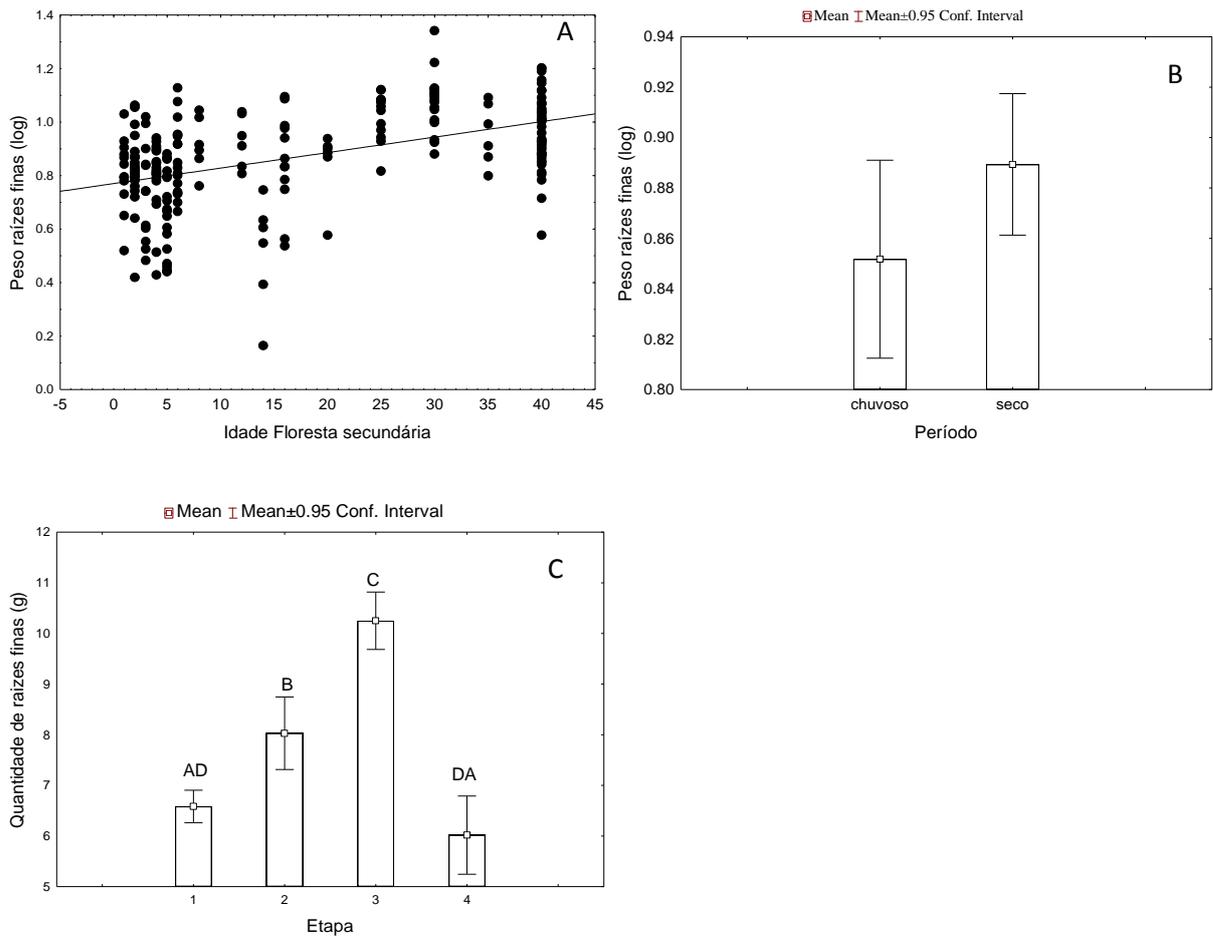


Figura 13: Relação entre o peso seco de raízes finas e idade das áreas (A); quantidade de raízes finas entre as quatro etapas da sucessão em floresta secundária (B); peso seco de raízes finas entre o período seco e chuvoso (C). Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

### ***-Relações entre o ambiente, o tempo e a comunidade***

As variáveis ambientais que melhor explicaram a composição das espécies de plantas do sub-bosque foram a idade da vegetação secundária (v1), pH do solo (v6) e a quantidade de cálcio no solo (v10) (Tabela 2.10) .

Já para o estrato florestal, as variáveis ambientais que melhor explicam a composição de espécies são: a idade da vegetação secundária (v1), pH do solo (v6) e quantidade de magnésio no solo (v11) (Tabela 2.11).

Tabela 10: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade do sub bosque. Em negrito, maior correlação.

Variável	Combinações de variáveis –BioEnv	Correlação
v1 - Idade	v6	0.4151
v2 - Dossel	v1 v6	0.4371
v3 - Umid. solo	<b>v1 v6 v10</b>	<b>0.4462</b>
v4 - N	v1 v6 v10 v11	0.4447
v5 - MO	v1 v6 v8 v10 v11	0.4434
v6 - pH	v1 v6 v8 v10 v11 v12	0.4335
v7 - P	v1 v6 v7 v8 v10 v11 v12	0.4326
v8 - K	v1 v2 v6 v7 v8 v10 v11 v12	0.4255
v9 - Na	v1 v2 v3 v6 v7 v8 v10 v11 v12	0.4217
v10 - Ca	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v10 v11 v12	0.4106
v11 - Mg	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v10 v11 v12 v13	0.3939
v12 - Al	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13	0.3746
v13 - Areia grossa	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v16	0.3557
v14 - Areia Fina	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v16	0.3371
v15 - Silte	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16	0.3127
v16 -Argila total	v1 v2 v3 v4 v5 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16	0.2744

Tabela 11: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade do estrato florestal. Em negrito, maior correlação.

Variável	Combinações de variáveis –BioEnv	Correlação
v1 - Idade	v1	0.3101
v2 - Dossel	v1 v6	0.3915
v3 - Umid. solo	<b>v1 v6 v11</b>	<b>0.3972</b>
v4 - N	v1 v6 v10 v11	0.396
v5 - MO	v1 v2 v3 v6 v16	0.3924
v6 - pH	v1 v2 v3 v6 v12 v16	0.3892
v7 - P	v1 v2 v3 v6 v8 v11 v16	0.3873
v8 - K	v1 v2 v3 v6 v8 v11 v12 v16	0.3856
v9 - Na	v1 v2 v3 v6 v8 v11 v12 v14 v16	0.3818
v10 - Ca	v1 v2 v3 v6 v8 v10 v11 v12 v14 v16	0.3715
v11 - Mg	v1 v2 v3 v4 v6 v8 v10 v11 v12 v14 v16	0.3566
v12 - Al	v1 v2 v3 v4 v6 v8 v9 v10 v11 v12 v14 v16	0.341
v13 - Areia grossa	v1 v2 v3 v4 v6 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v16	0.3278
v14 - Areia Fina	v1 v2 v3 v4 v6 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16	0.3126
v15 - Silte	v1 v2 v3 v4 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16	0.2843
v16 -Argila total	v1 v2 v3 v4 v5 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16	0.257

Nas figuras 2.14 e 2.15 observam-se as relações entre as variáveis e os respectivos valores da correlação de Mantel.

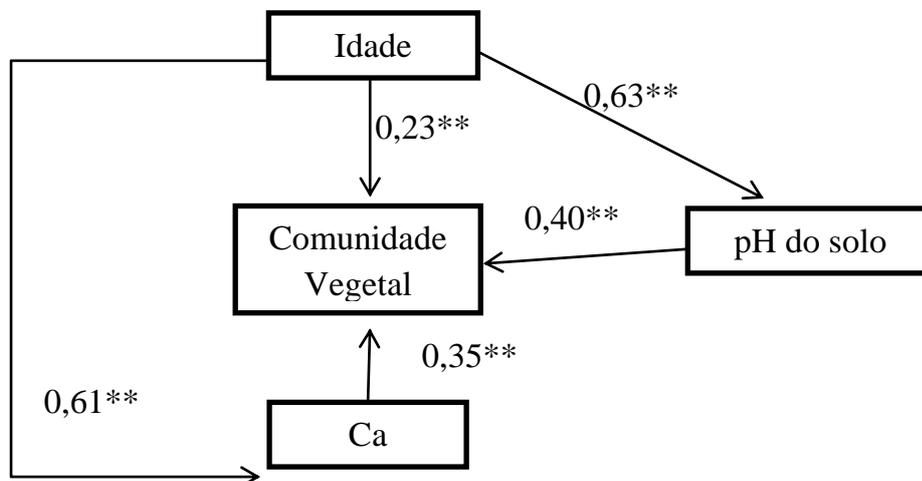


Figura 14: Relações entre a composição do sub-bosque e as variáveis abióticas com resultado significativo (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ ).

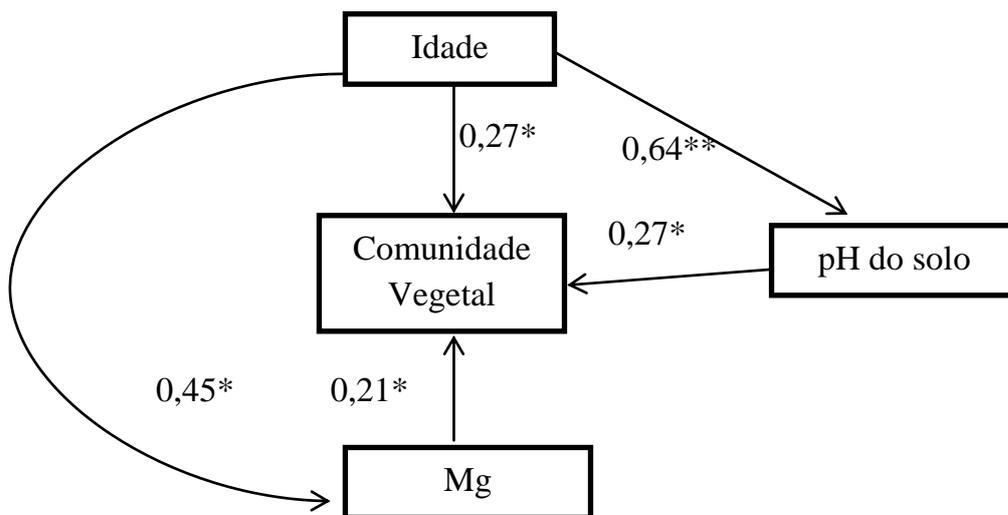


Figura 1515: Relações entre a composição do estrato florestal e as variáveis abióticas com resultado significativo (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ ).

De acordo com a análise de Correlação Canônica (CCorA) a variabilidade das variáveis ambientais (umidade do solo, quantidade de N, MO, pH, P, K, Na, Ca, Mg, Al, Areia grossa e fina, argila, silte) (X) explica 73% da variabilidade das 25 espécies (Y) com maior valor de importância (Anexo 3) ( $R^2X/Y=0,73$ ), enquanto que a inversa é fraca ( $R^2X/Y=0,43$ ).



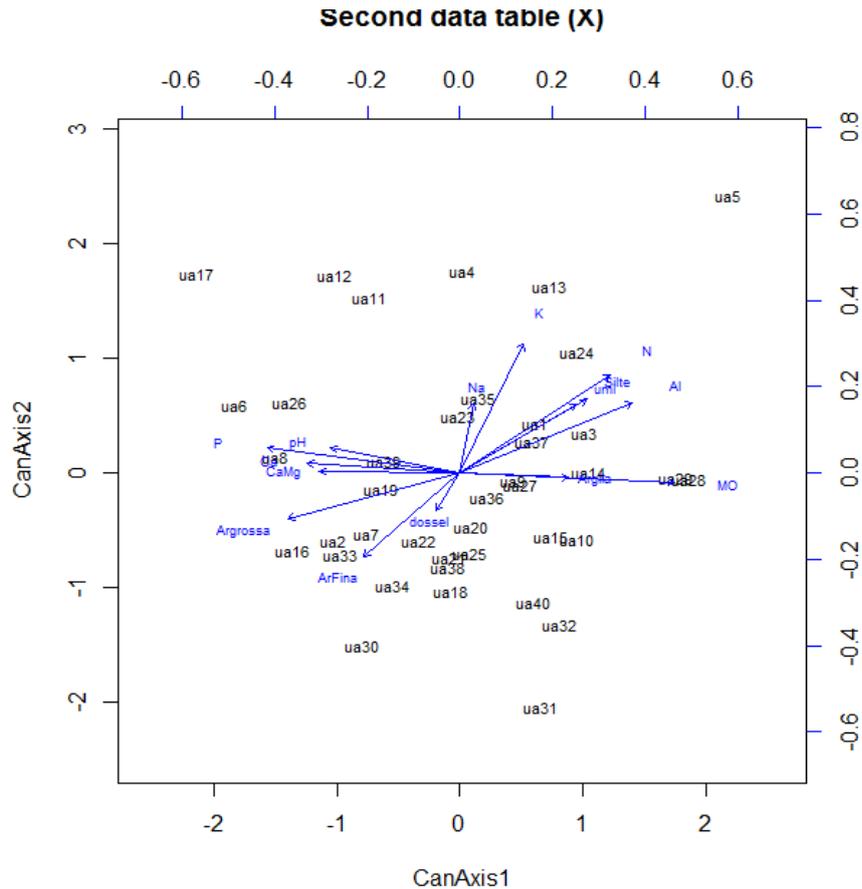


Figura 1717: Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das variáveis ambientais .

Os coeficientes de determinação ( $R^2$ ) e coeficiente de determinação ajustado ( $R^2a$ ) entre as 25 espécies com maior valor de importância e as variáveis ambientais foram 0,52 e 0,14, respectivamente.

Os resultados da RDA são considerados Triplot, uma vez que é formado por três entidades no plano: locais (subunidades amostrais - ua), variáveis de resposta (espécies -sp) e as variáveis explicativas (variáveis ambientais). Nas figuras 2.18 e 2.19 formam-se dois grupos: um grupo à esquerda formado particularmente por parcelas com idade superior a 12 anos que estão relacionados a um grupo de variáveis ambientais (K, Na, MO, Al, Umidade, argila, silte) e outro grupo a direita, formado por parcelas com menos de 8 anos, que estão relacionadas a um outro grupo de variáveis (Ca, Mg, dossel, areia fina, areia grossa). Porém a maioria das espécies registradas apresenta um padrão de distribuição menos evidente.

A maioria das espécies encontram-se relacionadas umas a outras, todas agrupadas ao centro, e com uma relação com o P, exceto as espécies *Amphiodon effusus* (sp1), *Coutarea hexandra* (sp6), *Hirtella racemosa* (sp10), *Lecythis idatimon* (sp13) e *Vismia guianensis* (sp21) (Figura 2.16).

A espécie *Coutarea hexandra* está correlacionada com o dossel (Figura 2,18); cerca de 55% dos indivíduos desta espécie ocorre em áreas com abertura de dossel acima de 25%. As espécies *Goupia glabra* e *Vochysia vismifolia* estão fortemente correlacionadas com a idade da floresta secundária; todos os indivíduos destas espécies ocorrem em áreas com mais de 20 anos pós distúrbio.

A espécie *Vismia guianensis* está correlacionada com teor de cálcio e magnésio no solo, ou seja, quanto maiores os teores desses nutrientes maior o número de indivíduos. A espécie *Amphiodon effusus* apresenta correlação com o potássio, ou seja, quanto maior a concentração desse elemento no solo, maior é o número de indivíduos (Figura 2.18). A espécie *Lecythis idatimon* (sp13) não está correlacionada com nenhuma das variáveis ambientais, indicando que a mesma está relacionada a condições ecológicas intermediárias (Figura 2.18)

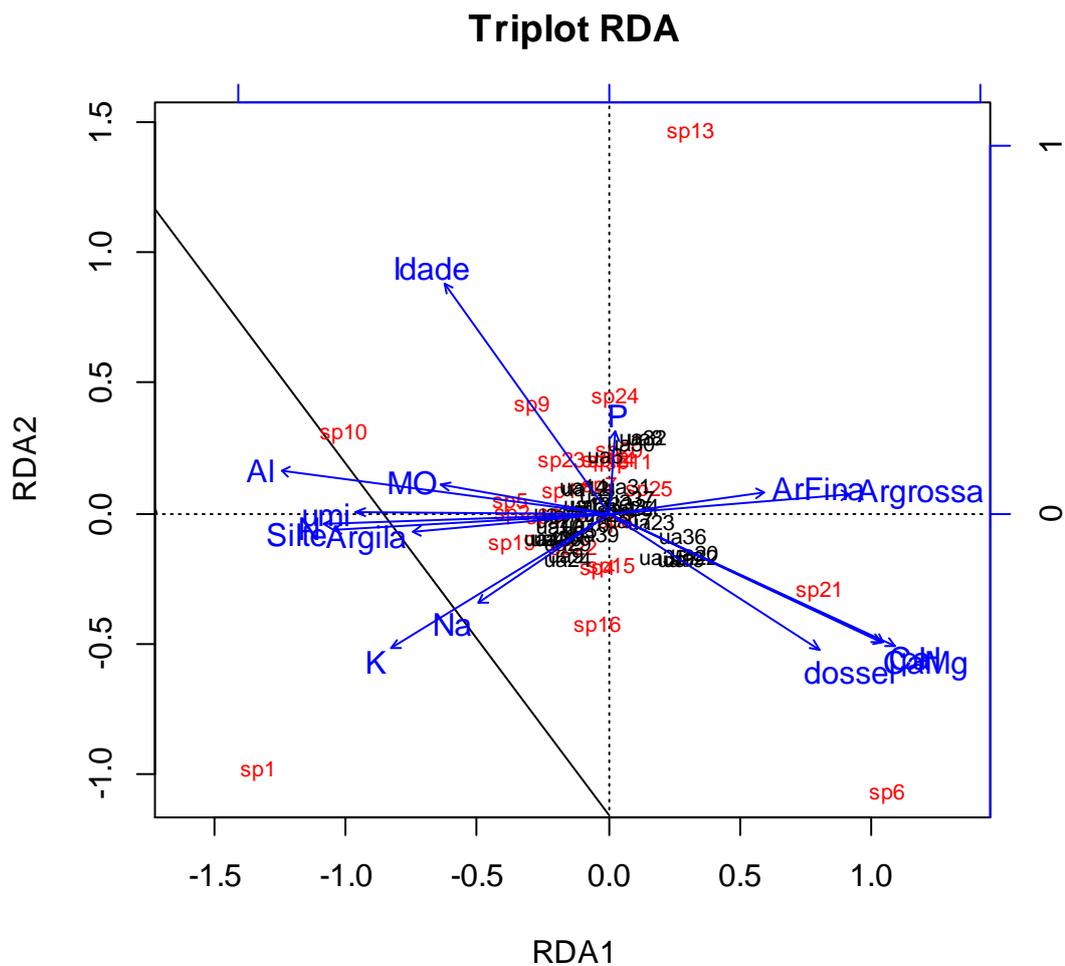


Figura 18. Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores das 25 espécies com maior valor de importância e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

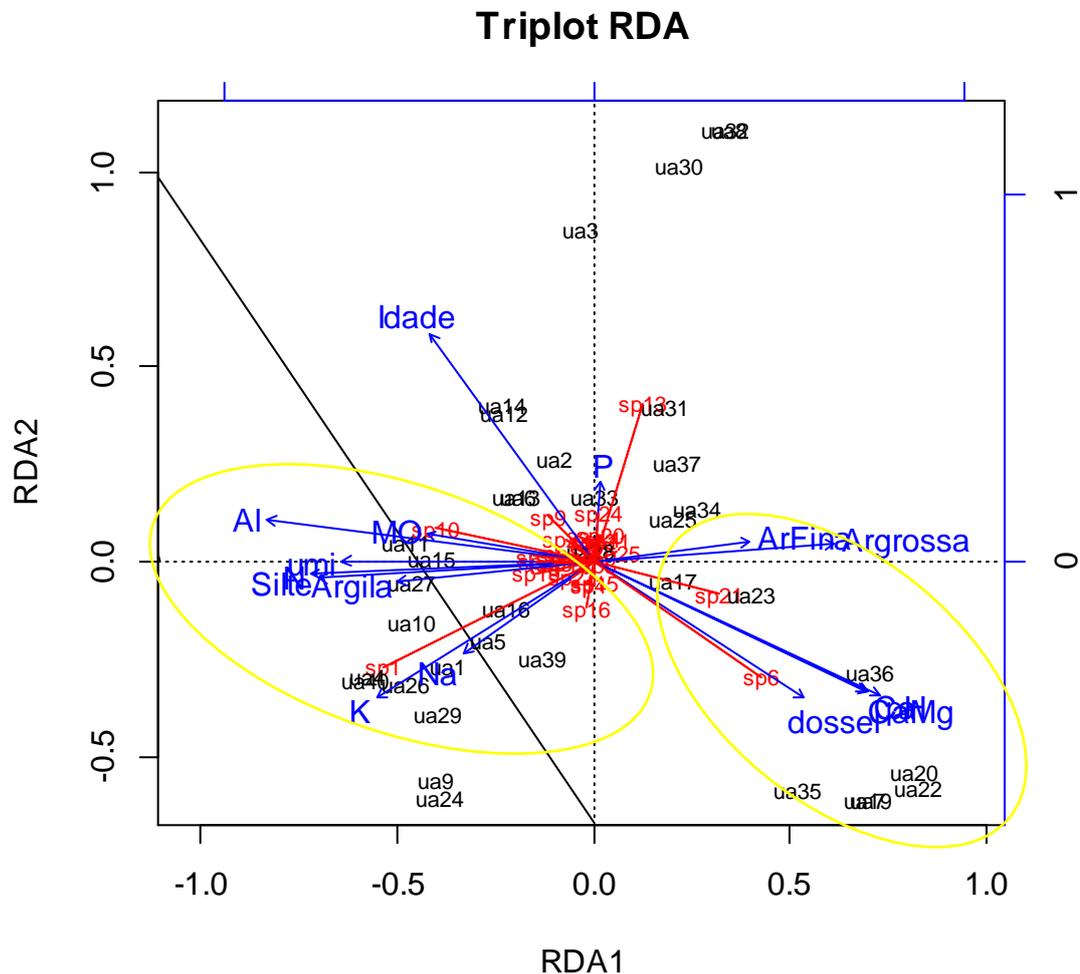


Figura 19. Triplot de correlação (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores das 25 espécies com maior valor de importância e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

## 2.4 Discussão

### - *Riqueza e composição florística*

No sub-bosque não há uma relação significativa entre o número de indivíduos e a idade da floresta secundária. Porém observa-se um número maior de plantas nos primeiros anos da sucessão. Mafra (2014) em um estudo realizado no Amapá, também na Amazônia Oriental, com capoeiras jovens (4-8 anos), velhas (mais de 10 anos) e floresta primária, verificou que a densidade de indivíduos do sub-bosque é alta nas capoeiras jovens, diminui nas capoeiras mais velhas e aumenta nas florestas primárias. Esse favorecimento para o desenvolvimento

das espécies de sub bosque nos primeiros anos do processo sucessional é justificado pela teoria de Tilman (1988). De acordo como autor, os primeiros anos do processo sucessional são caracterizados, geralmente, pelo grande déficit em nutrientes e alta incidência luminosa, o que permite a colonização por um ou mais grupos de espécies oportunistas representadas por diversas espécies de plantas pioneiras que dominam o sub-bosque. Com o avanço do processo sucessional e o com o aumento da produção de serapilheira e o início das atividades de organismos decompositores, a disponibilidade de nutrientes e da biomassa de plantas aumenta e a incidência luminosa diminui, o que favorece o desenvolvimento de espécies arbóreas e inibe o desenvolvimento de espécies pioneiras de sub-bosque (TILMAN, 1988).

Estudos relatam que a riqueza de espécies do estrato florestal em florestas tropicais aumenta rapidamente nos primeiros anos da sucessão, alcançando valores comparáveis aos das florestas maduras nos primeiros quinze anos (SALDARRIAGA et al., 1988; KAPPELLE et al., 1996; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; KENNARD, 2002; PEÑA-CLAROS, 2003). Os resultados obtidos neste estudo corroboram com estes dados, pois se observou um aumento da riqueza e do número de indivíduos do estrato florestal com a idade da floresta secundária, sendo que, a riqueza de espécies não difere significativamente a partir da etapa 2.

Considerando apenas um dos estratos (sub-bosque ou estrato florestal) e categorizando o processo sucessional (inicial, intermediário e tardio), alguns estudos citam o aumento no número de espécies ao longo da sucessão (COELHO et al. 2003; VIEIRA et al. 2003; COELHO et al. 2012). Mafra (2014) não verificou diferenças na riqueza de espécies de sub-bosque entre floresta secundária jovens (4-8 anos), velhas (mais de 10 anos) e floresta primária. Resultado que difere do observado neste estudo, onde a riqueza da etapa 1 é significativamente menor em relação às etapas 2, 3 e 4.

Mafra (2015) também relata que nos mesmos ambientes sucessionais a densidade de indivíduos e a riqueza de espécies são maiores no estrato inferior, quando comparado ao estrato superior, resultado que difere do registrado nesse estudo onde, com exceção da etapa 1 (1-10 anos), a maior densidade e riqueza são encontradas nos estratos florestais.

Para Guariguata e Ostertag (2001) em áreas de florestas secundárias tropicais ocorre um rápido acúmulo de biomassa nos primeiros 15 anos de sucessão seguido de mudanças mais lentas, sendo necessárias muitas décadas para que a área basal atinja valores próximos das florestas maduras. No entanto, neste estudo, observa-se que a área basal do estrato

florestal, embora aumente com a idade da floresta secundária, não difere significativamente entre as etapas 2 a 4, ou seja, desde a etapa 2 temos condições de estrutura de área basal semelhante à floresta primária (etapa 4). Já o sub bosque não apresenta o mesmo resultado, ou seja, houve aumento da área basal.

Apesar da estrutura florestal (número de indivíduos, DAP, área basal) e a riqueza de espécies serem semelhantes a partir da etapa 2, a composição de espécies é bastante distante entre as quatro etapas. Sendo que, dentre as espécies mais abundantes no de sub-bosque, muitas são exclusivas da etapa 1 (*Annona exsucca*, *Cecropia distachya*, *Coutarea hexandra*, *Ocotea guianensis*, *Simaba cedron*, *Vismia guianensis*) e apenas *Amphiodon effusus* ocorreu nas quatro etapas do processo sucessional. Já no estrato florestal, dentre as espécies mais abundantes, *Aspidosperma multiflorum*, *Casearia arbórea*, *Couratari guianensis*, *Cupania scrobiculata*, *Dipteryx magnífica*, *Oenocarpus distichus*, *Phanera splendens*, *Quiina florida* e *Vochysia vismiifolia* ocorreram apenas na etapa 3 e apenas *Cecropia distachya* ocorreu nas quatro etapas.

A espécie *Cecropia distachya* é responsável por cerca de 80% da densidade relativa do estrato florestal da etapa 1. De acordo com Massoca et al (2012) uma vegetação dominada pelo gênero *Cecropia* ocorre em áreas com histórico de uso menos intensivo, onde ocorre um rápido desenvolvimento da sucessão. Os autores ainda citam, que devido a diferenças na estratégia de crescimento e alocação de biomassa, áreas dominadas por *Cecropia* são estratificadas verticalmente e apresentam um sub-bosque mais adensado e diversificado. Áreas dominadas por esse gênero tendem a seguir o modelo clássico de sucessão ecológica, no qual há uma diminuição da luz e o desenvolvimento da vegetação ao longo do tempo, o que limita o crescimento de plântulas e o recrutamento de espécies pioneiras e favorece o recrutamento de espécies tolerantes à sombra, promovendo a substituição de espécies e o avanço da sucessão (CAPERS et al., 2005; CHAZDON, 2008; MASSOCA et al, 2012).

*Attalea maripa* esteve presente em grande número nas etapas 2 e 3 e ausente na etapa 1 e 4. O que corrobora com a hipótese de que esta espécie funciona como uma indicadora de antropização de ecossistemas, sendo sensível às alterações ecológicas resultantes da cultura agrícola de corte e queima (ARAÚJO et al., 2012).

As espécies mais abundantes na área de estudo também são citadas como mais abundantes ou como as espécies mais importantes nos estudos de Araújo et al. (2005), Carim

et al., (2007), Prata et al. (2010) e Coelho et al. (2012) que avaliaram os processos sucessionais em florestas secundárias na região amazônica.

### ***-Umidade do solo***

O aumento da umidade do solo com a idade da floresta secundária era o esperado, uma vez que, a maior incidência luminosa nas capoeiras jovens resulta em maior temperatura e menor umidade do solo (MASSOCA et al. 2012). A baixa umidade no solo afeta especialmente o crescimento e estabelecimento de plântulas e outros processos dependentes do microclima, tais como, a ciclagem de nutrientes (PEARSON et al., 2002; VASCONCELOS et al., 2007).

Embora a variável idade da floresta secundária possa ser considerada razoável para explicar o comportamento da variável umidade do solo, percebe-se que, com a análise de regressão, não fica clara a semelhança entre as taxa de umidade da etapa 1 e 4, que são as menores. Sendo necessárias duas diferentes análises (contínua e categórica) para uma melhor compreensão do comportamento desta variável no processo de regeneração da floresta.

Estudos vêm demonstrando que solos sob florestas primárias apresentam médias de umidade menor em relação à floresta secundária devido ao maior potencial de transpiração das árvores de grande porte, bem como maiores taxas de infiltração por consequência de maior permeabilidade (SHARMA et al.,1987; BEST et al., 2003). Já em solos onde ocorrem queimadas, o fogo produz um horizonte superficial repelente à água e prejudica a capacidade de infiltração do solo ao destruir sua matéria orgânica (BACELLAR, 2005). Estes dois fatos, justificam as menores taxas de umidade encontradas na etapa 4 (floresta primária) e na etapa 1 (capoeiras de 1 a 10 anos).

A maior variação de umidade do solo entre os períodos seco e chuvoso ocorreu na etapa 3, com uma variação de 6,8%. A menor variação ocorreu na floresta primária (4,35%). Para Camargo e Kapos (1995) a estrutura mais desenvolvida e estratificada encontrada em florestas secundárias mais velha e em florestas primárias seriam responsáveis por variações menores na umidade do solo. No entanto, essa maior variação da umidade do solo na etapa 3, pode estar relacionada ao surgimento de clareiras, que segundo Chazdon (2008) seria uma característica desta etapa, onde ocorre alta mortalidade de espécies pioneiras e de espécies intolerantes à sombra.

Além da abertura do dossel, que explica 32% da variação da umidade do solo, outra variável que corrobora para explicar esta variação é quantidade de argila. A alta proporção de argila no solo proporciona maior armazenamento de água, bem como uma diminuição na velocidade de infiltração, ocasionado maior permanência da umidade no horizonte superior (BRONICK; LAL, 2005). Embora os dados não apresentem uma diferença significativa na proporção de argila entre as quatro etapas do processo sucessional, as maiores porções foram observadas na etapa 2 e 3, onde temos as maiores taxas de umidade gravimétrica.

### ***Caracterização físico-química do solo***

Os dados apresentados neste estudo, em relação à qualidade físico-química do solo, estão de acordo com os registrados por Davidson e Martinelli (2009), os autores relatam uma perda de nutrientes devido à extração madeireira, fogo, erosão, emissões gasosas do solo e lixiviação hidrológica, especialmente do nitrogênio e fósforo. Para os autores, com o passar do tempo e o envelhecimento da floresta secundária essas taxas voltam a aumentar. Em contrapartida, o Ca, Mg e K presentes na biomassa lenhosa seriam conservados em grande parte como cinzas após o fogo, diminuindo com o passar dos anos (DAVIDSON; MARTINELLI 2009). No entanto, o comportamento do fósforo e do potássio, observado na área de estudo, difere dos registrados por Davidson e Martinelli (2009), já que não houve variação do teor de fósforo ao longo do processo sucessional e o potássio aumentou com o aumento da idade da floresta secundária. Já Johnson et al. (2001) não verificaram diferença significativa na quantidade de nutrientes no solo de florestas secundárias em comparação com uma floresta primária, exceto no P da camada superior do solo (5cm), que era mais alto na floresta primária.

Em geral o pH das áreas estudadas é bastante ácido, em geral, com pH inferior a 5,5. As condições resultantes dos baixos valores de pH podem limitar o desenvolvimento das plantas, tanto pelo efeito sobre a disponibilidade de nutrientes, como pela concentração de alumínio que aumenta a níveis tóxicos em valores de pH abaixo de 5,5 (MALAVOLTA, 1980; MARSCHNER, 1995). Na floresta primária a média do pH é 4,4, já nas áreas mais jovens (etapa 1) a média é de 5,6, chegando a 6,8 em algumas parcelas. O comportamento do pH nas capoeiras mais jovens é explicado por Brady e Weil (1999), que citam que as queimadas afetam a capacidade de troca de cátions, ocorrendo aumento do pH, o que pode estar favorecendo ao desenvolvimento do processo sucessional na etapa 1.

### ***- Estoque de Serapilheira***

O acúmulo de serapilheira sobre o solo é um fator essencial para a restauração de áreas perturbadas (FACELLI; FACELLI, 1993). Para Borém e Ramos (2002) é esperado um maior acúmulo de serapilheira em estágios sucessionais mais antigos, devido a uma maior diversidade de espécies. Segundo Meguro et al. (1979), a produção de serapilheira em florestas sucessionais tropicais úmidas pode alcançar valores mais altos do que em florestas maduras (floresta primária), devido a uma maior presença de espécies decíduas e pela mudanças na composição de espécies. As taxas de acumulação seriam mais elevadas no período de maior crescimento da comunidade, estabilizando-se com a maturidade da floresta. No entanto, poucos estudos tem avaliado o estoque de serapilheira durante o processo sucessional em áreas florestais.

Na área de estudo, embora haja uma relação da serapilheira com a idade da floresta secundária, a variável idade explica muito pouco essa variação. Teixeira et al. (2001), na região de Capitão Poço, no estado do Pará, registraram um maior estoque de serapilheira na floresta primária em relação a uma capoeira de 13 anos. Martius *et al.* (2004) na Amazônia Central, encontraram maior estoque de serapilheira em uma capoeira com 8 anos em relação a uma floresta primária. No trabalho de Hayashi (2009), em capitão poço (PA), o maior acúmulo de serapilheira sobre o solo foi encontrado nas capoeiras mais novas de 6,10 e 20 anos em relação à capoeira de 40 anos e a floresta primária, sendo relacionado às maiores taxas de decomposição nas florestas primárias e capoeiras mais antigas, já que são nessas áreas que encontrarão a maior produção de serapilheira.

Além do número reduzido de trabalhos que abordam o assunto, o comportamento do estoque de serapilheira ao longo do processo sucessional não é muito coeso, com resultados divergindo entre os estudos. No entanto, essas diferenças podem estar relacionadas a diferentes taxas de decomposição e não de produção de serapilheira (SANCHES et al. 2009).

O estoque de serapilheira no solo foi maior no período seco. Resultado similar é registrado por Dias (2006) em floresta primária também na Flona de Caxiuanã, indicando que as maiores taxas de ciclagem ocorrem no período chuvoso. Para SANCHES et al. (2009) altas temperaturas e disponibilidade hídrica favorecem e aceleram a decomposição da serapilheira acumulada no solo.

### ***- Peso seco das raízes finas***

Estudos que avaliam o comportamento das raízes finas em cronossequências são raros, especialmente na região amazônica. Em um trabalho realizado no nordeste paraense, Lima et al., (2008) verificaram que não há diferenças significativas entre o peso seco de raízes finas entre uma floresta secundária de 10 anos em relação a uma de 18 anos. Porém, estas faixas de idade estão classificadas dentro da mesma etapa do processo sucessional segundo Chazdon (2008).

Jaramillo et al. (2003), em uma floresta tropical no México e Hertel et al. (2003), em uma floresta tropical montanhosa na Costa Rica, verificaram uma diminuição na biomassa radicular em florestas tropicais secundárias com idade entre 10-15 anos em relação à floresta primária. Fato que difere do encontrado nesse estudo, pois embora tenha sido observado um aumento do peso seco de raízes finas com o avanço da idade da floresta secundária, a biomassa registrada nas florestas primárias foi semelhante à registrada na primeira etapa 1 da sucessão (0-10 anos).

Nas florestas tropicais as raízes finas apresentam um importante papel em maximizar a aquisição de nutrientes e em manter a ciclagem, uma vez que essas florestas encontram-se sobre solos considerados pobres (GOWER, 1987). Para Blair e Perfecto (2001) o crescimento radicular é maior em áreas com alta concentração de nutrientes, dessa forma era esperado que as maiores quantidades de raízes finas fossem observadas na floresta primária (etapa 4), porém a maior quantidade foi observada na etapa 3. Esse fato pode ser justificado pela diminuição do número de indivíduos de sub bosque na etapa 4, assim temos uma menor quantidade de raízes finas na camada superficial do solo, já que as raízes finas das espécies arbóreas tendem estar mais profundas.

Não houve diferença significativa na quantidade de raízes finas entre o período seco e chuvoso, resultado que difere do estudo realizado no nordeste paraense onde Lima et al. (2008) verificaram que a produção mensal de biomassa apresentou um comportamento sazonal, sendo significativamente maior na estação seca. Em floresta primária, em estudo também realizado na FLONA de Caxiuanã, Dias (2006) cita que não há diferença significativa na quantidade de raízes finas entre as estações seca e chuvosa.

#### ***-Relações entre o ambiente, o tempo e a comunidade em sub-bosque***

Observa-se que o conjunto de fatores que influenciam a comunidade do sub-bosque e do estrato florestal ao longo do gradiente sucessional, apesar de similares, não é igual. No

sub-bosque além da idade e do pH a outra variável determinante é o teor de Ca no solo, já no estrato florestal é o teor Mg. No estudo de Mafra (2014) a composição florística das áreas de capoeiras jovens (4-8) e velhas (>10) esteve associada a maiores teores de pH, Ca, Mg tanto no sub-bosque quanto no estrato florestal.

No sub-bosque das florestas, as plantas herbáceas e as plântulas de espécies arbustivas ou arbóreas são fortemente influenciadas pelas variáveis encontradas na camada superficial do solo devido principalmente ao sistema radicular pouco desenvolvido (Carvalho et al. 2009),. Essa teoria é corroborada com a divisão dos dois grupos apresentada nesse estudo, onde se observa que as capoeiras com menos de 12 anos, onde o sub bosque é mais denso, estão fortemente relacionadas com muitas variáveis edáficas como o K, Na, Al, matéria orgânica e umidade.

A variabilidade das variáveis ambientais, especialmente as variáveis edáficas explica 73% da variabilidade das espécies, enquanto que a inversa é fraca. Isso corrobora com outros estudos que mostram a existência de padrões de distribuição associados a variáveis edáficas (TORRES et al.,1997; COSTA e ARAÚJO, 2001; MORENO et al. 2003, LIMA et al., 2003; ROSSI et al., 2005; NETTESHEIM et al., 2010; MARTINS et al., 2013).

Embora as variáveis estudadas expliquem um bom percentual da variação das espécies, ainda há uma percentual a ser explicado. O histórico de uso da terra e a distância da floresta primária, que seriam outras variáveis que ajudariam a explicar esta variação (UHL et al., 1988; HOLL et al., 1999; GUARIGUATA ; OSTTERTAG, 2001), neste estudo, elas não contribuem, uma vez que elas foram controladas. Todas as áreas amostradas tiveram o mesmo uso e distâncias similares da floresta primária.

O processo de sucessão pela qual a floresta secundária passa é complexo. Além da influência da frequência e intensidade do distúrbio (ou uso de terra), da disponibilidade de nutrientes, textura do solo, natureza da vegetação remanescente e condições pós-distúrbio (CHAZDON, 2003; CHAZDON, 2012), a composição florística dessas áreas também são reflexo das interações da comunidade vegetal com outros elementos bióticos tais como: competidores, patógenos, predadores, dispersores e polinizadores (GORENSTEIN, 2009). Diversos estudos relataram o importante papel das florestas secundárias tropicais, especialmente na manutenção da diversidade e no funcionamento hidrológico das áreas alteradas (HÖLSCHER et al., 1997; NEPSTAD et al., 2001, VIEIRA et al., 1996). No

entanto, as interações ecológicas envolvidos na sucessão de florestas secundárias na Amazônia continuam pouco estudadas.

## 2.5 Conclusão

As variáveis ambientais, especialmente a idade da vegetação secundária são responsáveis pela variação da composição e da estrutural da vegetação das florestas secundárias na área de estudo. A idade apresentou um bom poder de explicação para a variação do peso seco de raízes finas, da porcentagem de umidade e de algumas variáveis químicas do solo, em especial teor de cálcio, nitrogênio, manganês, alumínio e pH. As variáveis idade, cálcio e magnésio foram as mais influentes na composição das espécies amostradas.

A umidade do solo, quando analisada em uma relação contínua com a idade da floresta secundária, apresentou relação positiva. No entanto quando os dados foram categorizados observa-se que a umidade solo na etapa 1 é semelhante à floresta primária, fato que já é justificado na literatura. Comportamento similar é observado para a variável peso seco de raízes finas, área basal, fuste e DAP do sub-bosque e riqueza do estrato florestal. Portanto, estas variáveis não são adequadas para compor um índice de qualidade das funções ecossistêmicas da floresta secundária de terra firme. Já a quantidade de nitrogênio no solo, pH e número de indivíduos do estrato florestal são variáveis consideradas adequadas para compor este índice. As variáveis N e pH são recomendadas apenas para áreas que foram submetidos a prática de corte e queima, uma vez que apresentam comportamento distinto quando em áreas que não foram submetidas à ação do fogo

## 2.6 Referências

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, v.161, n.20, pp. 105-121, 2009.
- ARAÚJO, M. M. et al. Padrão e processo sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia oriental. **Ciência Florestal**, v.15, n.4, pp. 343-357, 2001.

- ARAÚJO, G. C. et al. Comparação entre Floresta Primária e Secundária com Ocorrência de *Attalea maripa* (Aubl.) Mart.: **Estudo de Caso na Amazônia Oriental. Floresta e Ambiente**, v. 19, n.3, pp.325-335.
- AYRES, M. et al. **BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biomédicas. Mamirauá**. Belém, PA. 2007. 364 p.
- BACELLAR, L. A. P. O papel das florestas no regime hidrológico de bacias hidrográficas, **Geo.br**, v.1 pp. 1-39. 2005.
- BARBOSA, R. I.; SANTOS, J. R. S. **Protocolo biomassa de raízes em ecossistemas de savana**. Ministério da ciência e tecnologia, Instituto nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pesquisa em Biodiversidade PPBIO Amazônia, 2009. 15p.
- BEST, A., et al. **A critical review of paired catchment studies with reference to seasonal flow and climatic variability. Australia**, CSIRO Land and Water Technical. MDBC Publication, 2003, 56 p. (Technical Report 25/03).
- BLAIR, B. C.; PERFECTO, I. Nutrient content and substrate effect on fine root density and size distribution in a Nicaraguan rain forest. **Biotropica**, v.33, pp.697-701, 2001.
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecological with R**. New York: Springer. 2011.
- BORÉM, R.A.T.; RAMOS, D.P. Variação estacional e topográfica de Nutrientes na serapilheira de um Fragmento de mata atlântica. **Revista Cerne**, v.8, n. 2, pp.042-059. 2002.
- BRADY, N.C.; WEIL, R.R. **The nature and properties of soil**. New Jersey: Prentice-Hall. 1999. 881 p.
- BROWN, S.; LUGO, A. J. Tropical secondary forests. **Tropical Ecology**, v.6, pp. 1-32, 1990.
- BRONICK, C. J.; LAL, R. Soil structure and management: a review. **Geoderma**, Amsterdam, v.124, n.1-2, pp. 3-22, 2005.
- CAPERS, R. S. et al. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. **Journal of Ecology**, v. 93, n.6, pp. 1071-1084, 2005.
- CARVALHO, J. et al. Relações entre a distribuição das espécies de diferentes estratos e as características do solo de uma floresta aluvial no Estado do Paraná, Brasil. **Acta botânica brasílica**, v. 23, n.1, pp. 1-9, 2009.
- CARIM, S.; SCHWARTZ, G.; SILVA, M. F. F. Riqueza de espécies, estrutura e composição florística de uma floresta secundária de 40 anos no leste da Amazônia. **Acta bot. bras.** v.21, n.2, pp. 293-308, 2007.
- CAMARGO, J. L. C.; KAPOV, V. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v.11, pp. 205-221, 1995.

- CAMPHELLO, E. F. C. Sucessão vegetal na recuperação de áreas degradadas, In DIAS, L.E.; MELLO, J.W.V. (Eds.) – **Recuperação de áreas degradadas**, Viçosa: UFV, Departamento de Solos; Sociedade Brasileira de Recuperação de Áreas Degradadas, 1998, p.183-202
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, pp. 51-71, 2003.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In W. CARSON,; S. A. SCHNITZER, **Tropical forest community ecology** (pp. 384-408). Oxford: Wiley-Blackwell Publishing. 2008.
- CHINENE, V.; DYNOODT, S. Soil ecology and conservation in the tropics. In M. BALAKRISHNAN, R. BORGSTRÖM,; S. BIE, **Tropical ecosystems: a synthesis of tropical ecology and conservation** (pp. 71-123). Lebanon: International Science Publisher.1994.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation** (2° ed.). UK: Plymouth. 2001.
- COELHO, R.F.R. et al. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. **Acta Amazonica**, v. 33, n.4, pp. 563-582, 2003.
- COELHO, R.F.R.; MIRANDA, I.S.; MITJA, D. Caracterização do processo sucessional no Projeto de Assentamento Benfica, sudeste do estado do Pará, Amazônia oriental. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**. v.7, pp. 251 -282, 2012.
- COIMBRA, J.L.M. Mean square expected values: an essential analysis; **Cienc. Rural** v.36, n.6, 2006.
- COSTA, A.A.; ARAÚJO, G.M. Comparação da vegetação arbórea de cerradão e de cerrado na Reserva do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Acta Botânica Brasilica**, v.15, pp.63-72, 2001.
- COSTA, A. C. L. et al. Clima, p. 45-90. In Lisboa, P. L. B. **Caxiuanã- Desafios Para A Conservação De Uma Floresta Nacional Na Amazônia**. Belém: MPEG. 2009.
- COSTA, A. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã, Volume 1 – Diagnóstico. In **O Clima da Floresta Nacional de Caxiuanã** (pp. 108-114). 2012.
- DAVIDSON, E. A.; MARTINELLI, L. A. Limitações de Nutrientes para a Regeneração de Floresta Secundária. **Amazonia and Global Change Geophysical Monograph**, v. 186, pp.29-39, 2009.
- DENEVAN, W.M.; PADOCH, C. **Swidden-fallow agroforestry in the Peruvian Amazon**. Advances in Economic Botany, 5, New York Botanical Gardens, Bronx, New York. 1987. 107 p.
- DIAS, J. D. **Fluxo de CO2 proveniente da respiração do solo em áreas de florestas nativa da Amazônia** / Piracicaba, 2006, 87 p. : il.

- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Defining and assessing soil quality. In: J. DORAN, D. COLEMAN, D. F. BEZDICEK,; B. A. STEWART, Defining soil quality for a sustainable environment. 1994. (pp. 3-21). Madison: SSSA
- EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. 2ed. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Centro Nacional de Pesquisa de solos, Rio de Janeiro, 1997. 212p.
- EZZANI, F.M.; MIELNICZUK, J. Uma visão sobre qualidade do solo. **R. Bras. Ci. Solo**, v.33, pp.743-755, 2009.
- FACELLI, J.M.; FACELLI, E. Interactions after death: plant litter controls priority affects in a successional plant community. **Oecologia**, v.95, pp.277-282, 1993.
- FERREIRA, L.; SILVA, A.; ALMEIDA, S. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. Volume 1 – Diagnóstico. In **Os tipos de vegetação de Caxiuanã**, 2012, pp. 132-152.
- GORENSTEIN, M.R. **Diversidade de espécies em comunidades arbóreas: aplicação de índices de distinção taxonômica em três formações florestais do Estado de São Paulo**. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. 2009. 146p.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Porto Alegre, Brasil: Artmed Editora. 2004.
- GOWER, S. T. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forests: A hypothesis. **Biotropica**, v.19, pp. 171-175, 1987.
- GUARIGUATA, M. et al. Structure and floristic of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. **Plant Ecology**, v.132, pp. 107-120, 1997.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management** v.148, pp.185-206, 2001.
- HAYASHI, S. N. **Dinâmica da serrapilheira em uma cronosequência de florestas do município de Capitão Poço** - Belém, 2006. 61f. : il.
- HERTEL, D.; LEUSCHNE, C.P.; HOLSCHER, D. Size and Structure of Fine Root Systems in Old-growth and Secondary Tropical Montane Forests (Costa Rica). **Biotropica**, v. 35, n.2, pp. 143-153, 2003.
- HOLL, K. D. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. **Biotropica**, v.31, pp.229-242, 1999.
- HOTELLING, H. Relations between two sets of variants. **Biometrika**, pp. 321-377, 1936.
- KÖPP-HOLLUNDER, R. K et al. Avaliação da associação entre espécies de sub-bosque e variação topográfica em um fragmento de floresta atlântica. **AS&T**, v.2, n.2, pp. 35-41, 2014.

- HÖLSCHER, D.T. D. et al. Evaporation from young secondary vegetation in eastern Amazônia. *J. Hydrol.*, v.193,pp. 293-305, 1997.
- INPE. Instituto Nacional Pesquisa Espacial. Monitoramento da cobertura florestal da Amazônia por satélites: sistema PRODES. São José dos Campos, São Paulo, 2013, Disponível em: <<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.php>>
- JBRJ. **Lista de Espécies da Flora do Brasil** . Jardim Botânico do Rio de Janeiro Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. 2014. Acesso em: jan. 2015.
- JARAMILLO, V. J.; AHEDO-HÉRNANDEZ, R.; KAUFFMAN, J. B. Root biomass and carbon in a tropical evergreen forest of Mexico: changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology*, v. 19, pp.457-464, 2003.
- JOHNSON, C. M. et al. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazônia. *Forest Ecology Management*, pp.245-252, 2001.
- LIMA, T. T. S.; MIRANDA, I. S.; VASCONCELOS, S. S. (2008). Fine-root production in two secondary forest sites with distinct ages in Eastern Amazon. *Acta Amazônica*, v.42, n.1, 2008.
- KAPPELLE, M. et al. Successional age and forest structure in a Costa Rica upper montane Quercus forest. *Journal of Tropical Ecology*, v.12, pp.681-698, 1996.
- KENNARD, D. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, v.18, pp.53-66, 2002.
- KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis**. London: John Wiley; Sons. 1992.
- LEDUC, A. et al. Importance of spatial components in the analysis of forest cover variations. *Journal of Vegetation Science*. 1992.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology** (3 ed.). (Elsevier, Ed.) USA.
- LIMA, J.A.S. et al. Agrupamento de espécies arbóreas de uma floresta tropical. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.38, pp.109-116, 2003.
- LISBOA, P. A Estação Científica Ferreira Pena / ECFPn. In P. LISBOA, **Caxiuanã** 1997, pp. 23-52. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LISBOA, P.; BEZERRA, M.; CARDOSO, A. L. **Caxiuanã Hitorial Natural e ecologia de uma floresta nacional da Amazônia**. 2013. Belém MPEG.
- MAFRA, N. A. **O processo sucessional na paisagem do Município do Oiapoque, Estado do Amapá**. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) – Universidade Federal Rural da Amazônia- Belém, 2014, 74 f.
- MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Ceres, 1980, 251p.

- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2.ed. London: Academic, 1995, 889p.
- MARTINS, R. et al. Estrutura de uma floresta brejosa em substrato turfoso, sul de Santa Catarina, Brasil. **Revista Árvore**, v.37, n.2, p.299-309, 2013.
- MARTIUS, C. et al. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in Central Amazônia. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**. v.68, pp.137-154, 2004.
- MASSOCA, P. et al. dinâmica e trajetórias da sucessão secundária na Amazônia Central. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. **Ciências Naturais**, pp. 235-250, 2012.
- MEGURO, M.; VINUEZA, G.N.; DELITTI, W.B.C. Ciclagem de nutrientes minerais na Mata Mesófila secundária. Produção e conteúdo de nutrientes minerais do folheto. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.7, pp. 61-67, 1979.
- MORAES, B., et al. Variabilidade de precipitação na floresta de caxiuanã. In P. I. Lisboa, **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia** 2009, pp. 91-97. Belém: MPEG.
- MORENO, M. I. C.; SCHIAVINI, I. Relação entre vegetação e o solo em um gradiente florestal na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia (MG). **Revista Brasileira de Botânica**, v.24, n. 4, pp.537-544, 2001.
- MÜELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. **Aims and Methods of Vegetation Ecology**. New York: John Wiley; Sons. 1974.
- NASCIMENTO, H. et al. Estrutura e dinâmica de populações arbóreas de um fragmento de floresta estacional semidecidual na região de Piracicaba, SP. **Revista Brasileira de Biologia**, pp. 329-342, 1999.
- NEPSTAD, D.; MOUTINHO, P.; MARKEWITZ, D. The recovery of biomass, nutrients stocks, and deep soil functions in secondary forests. In M. McClain, R. Victoria,; J. Richey, **Biogeochemistry of the Amazon** 2001, p. 416. London: Oxford University Press.
- NETTESHEIM, F.C. et al. Influence of environmental variation on Atlantic Forest tree-shrub-layer phytogeography in southeast Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v.24, n.2, pp.369-377, 2010.
- PENÃ-CLAROS, M. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. **Biotropica**, v.35, pp. 450-461, 2003.
- PEARSON, T. R. H. et al. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. **Ecology**, v.83, n.10, pp. 2798-2807, 2002.
- PRATA, S. S. et al. Floristic gradient of the northeast Paraense secondary forests. **Acta Amazonica**, v. 40, n.3, pp. 523-534, 2010.
- SALDARRIAGA, J.G. et al. Long-term chronosequence of forest succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. **Journal of Ecology**, v .76, pp.938-958, 1988.

- SALOMÃO, R. P.; ROSA, N. R.; MORAIS, K. A. C. Dinâmica da regeneração natural de árvores em áreas mineradas na Amazônia **Boletim Museu. Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v.2, n. 2, pp. 85-139, 2007.
- SANCHES, L. et al. Dinâmica sazonal da produção e decomposição de serrapilheira em floresta tropical de transição. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.13, n.2, pp. 183-189, 2009.
- SHARMA M.L.; BARRON R.J.W.; WILLIAMSON D.R. Soil water dynamics of lateritic catchments as affected by forest clearing for pasture. **Journal of Hydrology**, v. 94, pp. 29-46, 1987.
- SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. ; WRIGHT, J. Community and ecosystem ramifications of increasing lianas in neotropical forests. **Plant Signaling; Behavior**, v.6, n.4, pp. 598-600, 2011.
- SCHIAVINI I.; RESENDE, J.C.F.; AQUINO, F.G. Dinâmica de populações de espécies arbóreas em mata de galeria e mata mesófila na margem do Ribeirão do Panga, MG. In Cerrado: **Caracterização e Recuperação de Matas de Galeria** (Ribeiro, J.; Fonseca, F. C. E. L.; Sousa-Silva, J. S. eds.). Embrapa-CPAC, Brasília, 2001, pp.267-299.
- SCORIZA, R. N. et al. Métodos para coleta e análise de serrapilheira aplicados à ciclagem de nutrientes. **Floresta e Ambiente**, v.2, n.2, pp. 01-18, 2012.
- ROSSI, M. et al. Relação solos/ vegetação em área natural no Parque Estadual de Porto Ferreira, São Paulo. **Revista do Instituto Florestal**, v.17, pp.45-61, 2005.
- TILMAN, D. **Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 1988.
- TOLEDO, M.; SALICK, J. Secondary succession and indigenous management in semideciduous forest fallows of the Amazon Basin. **Biotropica**, v.38, n.2, pp. 161-170, 2006.
- TORRES, R.B.; MARTINS, F.R.; GOUVÊA, L.S.K. Climate, soil and tree flora relationships in forests in the state of São Paulo, southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.20, n.1, pp.41-49, 1997.
- TEIXEIRA, L. B., OLIVEIRA, R. F.; MARTINS, P. F. S. (2001). Ciclagem de nutrientes através da liteira em floresta, capoeira e consórcios com plantas perenes. **Revista Ciências Agrárias**, v.36, p.19-27, 2001.
- UHL, C.; CLARK, K.; MAQUIRINO, P. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. **Ecology**, v.69, pp. 751-763, 1988.
- VASCONCELOS, S. S. et al. Leaf decomposition in a dry season irrigation experiment in eastern Amazonian forest regrowth. **Biotropica**, v. 39, n.5, pp. 593-600, 2007.
- VEZZANI, F. M.; MIELNICZUK, J. Agregação e estoque de carbono em argissolo submetido a diferentes práticas de manejo agrícola. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.35, pp. 213-223, 2011.

- VIEIRA, I.C.G. et al. O renascimento da floresta no rastro da agricultura. **Ciência Hoje**, v. 20, pp.38-45, 1996.
- VIEIRA, I.C.G. et al. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazônia. **Remote Sensing of Environment**, v. 87, pp. 470–481, 2003.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. **Community Ecology**, v.3, pp. 181 – 189, 2002.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. New Jersey: Prentice-Hall. 2009

## ANEXO

Anexo 1: Classificação por idade e etapa de sucessão das parcelas amostradas, com as siglas usadas nas análises, bem como as coordenadas geográficas das áreas.

<b>Parcela</b>	<b>Idade</b>	<b>Etapa</b>	<b>Coordenada</b>		
ua1	20	II	22M	450431	9807934
ua2	40	III	22M	450460	9807840
ua3	30	III	22M	450524	9807689
ua4	40	III	22M	450438	9807298
ua5	25	II	22M	450736	9806693
ua6	16	II	22M	451378	9805818
ua7	2	I	22M	451311	9805873
ua8	4	I	22M	451295	9805938
ua9	6	I	22M	451273	9805994
ua10	40	III	22M	451290	9806020
ua11	40	III	22M	452008	9805931
ua12	25	II	22M	452151	9806489
ua13	16	II	22M	452231	9806489
ua14	40	III	22M	452263	9806456
ua15	40	III	22M	451971	9806242
ua16	12	II	22M	451165	9805956
ua17	6	I	22M	451162	9805967
ua18	4	I	22M	451171	9805868
ua19	3	I	22M	451087	9895858
ua20	4	I	22M	451107	9805774
ua21	1	I	22M	451167	9805907
ua22	8	I	22M	451101	9805726
ua23	5	I	22M	451169	9805719
ua24	6	I	22M	451122	9805647
ua25	40	III	22M	451116	9805581
ua26	30	III	22M	451821	9806334
ua27	40	III	22M	452011	9805245
ua28	25	II	22M	452095	9804131
ua29	30	III	22M	451064	9806483
ua30	80	IV	22M	448627	9808014
ua31	14	II	22M	449310	9807814
ua32	80	IV	22M	448994	1807840
ua33	80	IV	22M	448894	9807731
ua34	2	I	22M	450723	9804521
ua35	1	I	22M	450759	9804552
ua36	3	I	22M	450729	9804465
ua37	5	I	22M	450789	9801761
ua38	1	I	22M	450464	9801085
ua39	5	I	22M	450450	9800923
ua40	2	I	22M	450785	9801387

Anexo 2. Lista das espécies amostradas nas quatro etapas sucessionais com suas respectivas densidades relativas.

Família	Espécies	Densidade relativa / Etapa			
		1	2	3	4
Fabaceae	<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton; Killip	0,00	0,00	0,24	0,00
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma validum</i> (K, Schum.) L.G. Lohmann	0,00	2,06	1,66	0,00
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich	3,58	2,88	0,24	0,00
Rubiaceae	<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	0,00	0,82	0,00	0,00
Apocynaceae	<i>Ambelania acida</i> Aubl.	0,00	0,41	0,95	0,00
Fabaceae	<i>Amphiodon effusus</i> Huber	25,41	7,00	8,06	3,88
Bignoniaceae	<i>Anemopaegma paraense</i> Bureau; K.Schum	0,00	0,41	0,24	0,00
Annonaceae	<i>Annona exsucca</i> DC.	2,28	0,41	0,00	0,00
Apocynaceae	<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.	0,00	0,00	0,71	0,00
Apocynaceae	<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll. Arg.	0,00	0,00	0,24	0,00
Arecaceae	<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey.	0,00	0,82	0,00	1,55
Arecaceae	<i>Astrocaryum giganteum</i> Barb.Rodr.	0,00	0,00	0,24	0,00
Arecaceae	<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	0,00	4,94	1,90	0,00
Melastomataceae	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Trian	0,98	0,82	0,00	0,00
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.	0,00	1,65	0,95	0,00
Fabaceae	<i>Bowdichia nitida</i> Spruce ex Benth	0,00	0,82	1,18	0,00
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	0,00	0,00	1,18	0,78
Combretaceae	<i>Buchenavia congesta</i> Ducke	0,00	0,82	0,00	0,00
Bursleraceae	<i>Buchenavia oxycarpa</i> (Mart.) Eichler	0,00	0,00	0,00	0,78
Malpighiaceae	<i>Byrsonima chrysophylla</i> Kunth	0,98	0,00	0,00	0,00
Malpighiaceae	<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC.	0,65	0,00	0,47	0,00
Bignoniaceae	<i>Callichlamys latifolia</i> (Rich.) K.Schum	0,00	0,00	0,47	0,00
Myrtaceae	<i>Calyptranthes grandifolia</i> O.Berg	0,00	0,00	0,24	0,00
Rubiaceae	<i>Capirona decorticans</i> Spruce	0,00	0,82	0,00	0,00
Caryocaraceae	<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.	0,00	0,00	0,24	0,00
Salicaceae	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	0,00	0,41	1,42	0,00
Salicaceae	<i>Casearia grandiflora</i> Cambess	0,00	0,00	0,00	1,55
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	0,33	0,00	0,47	0,00
Salicaceae	<i>Casearia pitumba</i> Sleumer	0,00	0,41	0,00	0,00
Urticaceae	<i>Cecropia distachya</i> Huber	6,19	2,06	0,24	1,55
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	0,65	0,00	0,00	0,00
Rubiaceae	<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	0,00	0,41	0,24	0,00
Primulaceae	<i>Clavija lancifolia</i> Desf.	0,00	0,00	0,47	0,00
Bixaceae	<i>Cochlospermum orinocense</i> (Kunth) Steud	0,00	4,12	6,64	0,00
Connaraceae	<i>Connarus erianthus</i> Benth. ex Baker	0,00	0,41	0,24	0,00
Connaraceae	<i>Connarus fasciculatus</i> (DC.) Planch	0,00	0,00	0,24	0,00
Connaraceae	<i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch	0,00	0,00	0,24	0,00

Boraginaceae	<i>Cordia scabrifolia</i> A.DC.	0,00	0,82	0,24	0,00
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	0,00	0,00	0,00	0,78
Lecythidaceae	<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	0,98	1,23	1,42	0,00
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	0,00	0,41	0,00	0,00
Rubiaceae	<i>Cioutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	6,51	0,00	0,00	0,00
Euphorbiaceae	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	0,98	2,47	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Crudia oblonga</i> Benth.	0,00	0,41	0,00	0,00
Sapindaceae	<i>Cupania hirsuta</i> Radlk.	0,33	0,41	0,71	0,00
Sapindaceae	<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	0,00	0,41	2,84	0,00
Dilleniaceae	<i>Davilla rugosa</i> Poir.	0,00	0,00	1,66	0,00
Fabaceae	<i>Deguelia amazonica</i> Killip	0,00	0,41	0,00	0,00
Cardiopteridaceae	<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	0,00	0,41	0,00	0,00
Convolvulaceae	<i>Dicranostyles scandens</i> Benth.	0,00	0,00	0,24	0,00
Ebenaceae	<i>Diospyros capreifolia</i> Mart. ex Hiern	0,00	0,41	0,95	0,00
Ebenaceae	<i>Diospyros vestita</i> Benoist	0,00	0,00	0,47	0,00
Fabaceae	<i>Dipteryx magnifica</i> (Ducke) Ducke	0,00	0,00	0,47	0,00
Fabaceae	<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	0,33	0,41	0,47	0,00
Putranjivaceae	<i>Drypetes amazonica</i> Steyerm.	0,00	0,00	0,47	0,00
Annonaceae	<i>Duguetia echinophora</i> R.E.Fr.	0,00	0,00	0,71	0,00
Lecythidaceae	<i>Eschweilera amazonica</i> R.Knuth	0,00	0,41	0,24	0,78
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	0,00	1,65	0,47	2,33
Lecythidaceae	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	0,00	0,00	0,24	0,00
Lecythidaceae	<i>Eschweilera micrantha</i> (O.Berg) Miers	0,00	0,00	0,71	0,00
Myrtaceae	<i>Eugenia belemitana</i> McVaugh	0,00	1,23	1,18	0,00
Myrtaceae	<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	0,65	0,00	0,24	0,00
Myrtaceae	<i>Eugenia flavescens</i> DC.	0,00	0,00	0,24	1,55
Myrtaceae	<i>Eugenia patrisii</i> Vahl	0,00	0,00	0,71	1,55
Rubiaceae	<i>Faramea crassifolia</i> Benth.	0,00	0,00	0,00	2,33
Apocynaceae	<i>Forsteronia acouci</i> (Aubl.) A.DC.	0,00	0,00	0,00	0,78
Bignoniaceae	<i>Fridericia cinnamomea</i> (DC.) L.G.Lohmann	0,00	0,00	0,24	0,00
Apocynaceae	<i>Geissospermum sericeum</i> Miers	0,00	0,41	0,00	0,00
Apocynaceae	<i>Geissospermum vellosii</i> Allemão	0,00	0,00	0,47	0,00
Goupiaceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	0,00	2,88	1,66	1,55
Nyctaginaceae	<i>Guapira venosa</i> (Choisy) Lundell	0,00	0,00	0,24	0,00
Meliaceae	<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.	0,00	0,00	0,24	0,78
Annonaceae	<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	1,30	1,23	0,95	0,00
Rubiaceae	<i>Guettarda spruceana</i> Müll.Arg.	1,30	0,00	0,00	0,00
Olacaceae	<i>Heisteria ovata</i> Benth.	0,00	0,41	0,00	0,00
Moraceae	<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	0,00	0,00	0,24	0,78
Apocynaceae	<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	1,30	0,00	0,00	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella bicornis</i> Mart.; Zucc.	0,00	0,00	0,00	0,78
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i> Lam	0,98	7,82	7,35	0,00
Fabaceae	<i>Hymenolobium flavum</i> Kleinhoonte	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	0,65	0,00	0,47	5,43

Fabaceae	<i>Inga heterophylla</i> Willd.	0,33	0,82	0,95	0,00
Fabaceae	<i>Inga macrophylla</i> Humb.; Bonpl. ex Willd.	0,00	0,00	0,00	0,78
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	0,00	0,41	0,00	0,00
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	0,00	0,00	0,00	0,00
Myristicaceae	<i>Iryanthera laevis</i> Markgr.	0,00	0,41	0,00	0,78
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	2,61	0,00	0,71	17,05
Lacistemataceae	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	1,30	0,00	0,00	0,78
Salicaceae	<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	0,00	0,00	0,00	0,78
Lecythidaceae	<i>Lecythis confertiflora</i> (A.C.Sm.) S.A.Mori	0,00	0,00	0,00	0,78
Lecythidaceae	<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	2,61	0,00	1,66	9,30
Lecythidaceae	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	0,00	0,00	0,71	0,00
Violaceae	<i>Leonia cymosa</i> Mart.	0,00	0,41	0,00	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Licania canescens</i> Benoist	0,00	0,41	0,00	3,10
Chrysobalanaceae	<i>Licania egleri</i> Prance	0,00	0,41	0,24	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	0,00	0,00	0,24	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Licania impressa</i> Prance	0,00	0,00	0,24	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem.; Schult.) Kuntze	0,00	0,00	0,00	3,10
Sapotaceae	<i>Manilkara elata</i> (Allemão ex Miq.) Monach.	0,00	0,00	0,00	0,78
Sapotaceae	<i>Manilkara paraensis</i> (Huber) Standl	0,00	0,82	0,00	0,78
Moraceae	<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	0,00	0,00	0,00	0,78
Celastraceae	<i>Maytenus guyanensis</i> Klotzsch ex Reissek	0,00	0,41	0,71	0,00
Rutaceae	<i>Metrodorea flavida</i> K.Krause	0,00	0,00	0,24	0,00
Melastomataceae	<i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O.Williams	0,00	0,00	0,00	0,78
Melastomataceae	<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana	0,33	0,00	0,00	0,00
Melastomataceae	<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	0,98	0,00	0,47	0,00
Sapotaceae	<i>Micropholis acutangula</i> (Ducke) Eyma	0,00	0,41	0,00	0,00
Fabaceae	<i>Mimosa guilandinae</i> (DC.) Barneby	0,33	0,00	0,00	0,00
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	0,00	0,00	0,00	1,55
Melastomataceae	<i>Mouriri brachyanthera</i> Ducke	0,00	0,00	0,24	0,00
Polygalaceae	<i>Moutabea guianensis</i> Aubl.	0,00	0,00	0,71	0,00
Myrtaceae	<i>Myrcia atramentifera</i> Barb.Rodr	0,00	2,47	3,32	0,00
Myrtaceae	<i>Myrcia bracteata</i> (Rich.) DC.	0,33	0,00	0,00	0,00
Myrtaceae	<i>Myrcia cuprea</i> (O.Berg) Kiaersk.	0,33	0,00	0,00	0,00
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0,00	0,41	0,00	0,00
Nyctaginaceae	<i>Neea oppositifolia</i> Ruiz; Pav.	0,00	0,82	0,24	0,78
Lauraceae	<i>Ocotea canaliculata</i> (Rich.) Mez	0,00	0,00	0,24	0,00
Lauraceae	<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez	0,00	0,41	0,00	0,00
Lauraceae	<i>Ocotea guianensis</i> Aubl.	6,51	2,06	0,24	0,00
Arecaceae	<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	0,00	0,00	1,18	0,00
Annonaceae	<i>Onychopetalum amazonicum</i> R.E.Fr.	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	0,00	0,41	0,00	0,00
Rubiaceae	<i>Palicourea corymbifera</i> (Müll.Arg.)	0,00	0,00	0,24	0,00

	Standl.				
Rubiaceae	<i>Palicourea grandiflora</i> (Kunth) Standl.	0,33	0,00	0,00	0,00
Rubiaceae	<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	0,33	0,00	0,00	0,00
Apocynaceae	<i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist	0,00	0,41	0,00	0,00
Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i> Sabine	0,00	0,41	0,00	0,00
Passifloraceae	<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	0,00	0,00	0,00	0,78
Fabaceae	<i>Peltogyne paniculata</i> Benth.	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	0,00	0,00	0,47	0,00
Fabaceae	<i>Phanera splendens</i> (Kunth) Vaz	0,00	0,00	0,71	0,00
Peraceae	<i>Pogonophora guianensis</i>	0,00	0,00	1,18	0,00
Peraceae	<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	3,26	1,65	2,13	0,00
Urticaceae	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	0,00	0,41	0,24	0,00
Sapotaceae	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	0,00	0,41	0,00	0,78
Sapotaceae	<i>Pouteria decorticans</i> T.D.Penn.	0,00	0,00	0,47	2,33
Sapotaceae	<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	0,00	0,00	0,24	0,00
Sapotaceae	<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	0,00	0,41	0,47	0,00
Sapotaceae	<i>Pouteria jariensis</i> Pires; T.D.Penn.	0,00	0,00	0,00	0,78
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	0,00	0,00	0,00	0,78
Burseraceae	<i>Protium crenatum</i> Sandwith	0,00	0,41	0,00	0,00
Burseraceae	<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand	0,00	0,00	0,71	0,00
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	0,00	0,00	3,32	0,78
Burseraceae	<i>Protium paniculatum</i> Engl.	0,00	0,41	0,00	0,78
Burseraceae	<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	0,00	0,00	0,00	1,55
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	0,00	0,00	0,00	0,78
Moraceae	<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz; Pav.) J.F.Macbr.	0,00	0,00	0,47	0,00
Moraceae	<i>Pseudolmedia macrophylla</i> Trécul	0,00	0,00	0,00	0,78
Myrtaceae	<i>Psidium guineense</i> Sw.	0,98	0,00	0,00	0,00
Rubiaceae	<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	0,98	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	0,00	0,00	0,47	0,00
Quiinaeae	<i>Quiina florida</i> Tul.	0,00	0,00	2,37	0,00
Euphorbiaceae	<i>Rhodothyrsus macrophyllus</i> (Ducke) Esser	0,00	0,00	0,24	0,00
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	0,00	0,41	0,24	1,55
Violaceae	<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague; Sandwith	0,00	0,00	0,00	0,78
Vochysiaceae	<i>Ruizterania albiflora</i> (Warm.) Marc.- Berti	0,00	0,41	0,24	0,00
Salicaceae	<i>Ryania angustifolia</i> (Turcz.) Monach.	0,00	0,00	1,42	1,55
Humiriaceae	<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	0,00	1,23	1,42	0,00
Celastraceae	<i>Salacia impressifolia</i> (Miers) A.C.Sm.	0,00	0,00	0,47	0,00
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	0,00	0,00	0,24	0,00
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	0,00	0,41	0,00	0,00
Fabaceae	<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin;	0,00	0,00	0,24	0,00

	Barneby				
Fabaceae	<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin; Barneby	0,00	1,23	0,00	0,00
Simaroubaceae	<i>Simaba cedron</i> Planch.	1,63	0,00	0,00	0,00
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	0,00	0,00	0,24	0,00
Loganiaceae	<i>Strychnos mitscherlichii</i> M.R.Schomb.	0,00	0,41	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i>	0,33	1,23	0,47	0,00
Fabaceae	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms	0,00	0,00	0,24	0,78
Fabaceae	<i>Swartzia laurifolia</i> Benth.	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	0,00	0,41	0,24	0,78
Fabaceae	<i>Tachigali glauca</i> Tul.	0,00	2,06	1,18	0,00
Fabaceae	<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	0,65	0,82	0,00	0,00
Fabaceae	<i>Tachigali paraensis</i> (Huber) Barneby	0,00	4,12	0,24	0,00
Sapindaceae	<i>Talisia guianensis</i> Aubl.	0,00	0,00	0,24	0,78
Sapindaceae	<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	0,00	0,00	0,00	0,78
Bignoniaceae	<i>Tanaecium bilabiatum</i> (Sprague) L.G.Lohmann	0,00	0,41	0,00	0,00
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0,00	4,12	1,90	0,00
Dilleniaceae	<i>Tetracera willdenowiana</i> Steud.	0,65	0,00	0,24	0,00
Burseraceae	<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	0,00	0,41	0,00	0,00
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	0,00	1,23	0,00	2,33
Anacardiaceae	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	0,00	1,23	0,95	0,78
Clusiaceae	<i>Tovomita brevistaminea</i> Engl.	0,00	0,41	0,00	0,00
Burseraceae	<i>Trattinnickia burserifolia</i> Mart.	0,00	0,00	0,47	0,78
Burseraceae	<i>Trattinnickia rhoifolia</i> Willd.	2,28	0,82	0,47	0,00
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	1,95	0,00	0,00	0,00
Meliaceae	<i>Trichilia micrantha</i> Benth.	0,00	0,00	0,00	0,78
Annonaceae	<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E.Fr	0,00	0,00	0,24	0,00
Humiriaceae	<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	0,00	0,00	0,24	0,00
Fabaceae	<i>Vatairea erythrocarpa</i> (Ducke) Ducke	0,65	0,00	0,00	0,00
Fabaceae	<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	0,00	0,00	0,24	0,00
Myristicaceae	<i>Virola michelii</i> Heckel	0,00	0,41	0,00	0,78
Hypericaceae	<i>Vismia cayennensis</i> (Jacq.) Pers.	0,00	1,23	0,47	0,00
Hypericaceae	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	9,12	0,00	0,47	0,00
Hypericaceae	<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	0,33	0,41	0,00	1,55
Vochysiaceae	<i>Vochysia guianensis</i> Aubl.	0,00	2,47	0,00	0,00
Vochysiaceae	<i>Vochysia vismiifolia</i> Spruce ex Warm.	0,00	0,41	2,37	0,00
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	0,00	0,41	0,24	2,33
Annonaceae	<i>Xylopia amazonica</i> R.E.Fr.	0,00	0,41	0,00	0,00
Annonaceae	<i>Xylopia nitida</i> Dunal	0,00	0,82	0,71	2,33
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	4,56	0,00	0,00	0,00

Anexo 3. Lista das espécies amostradas nas quatro etapas sucessionais com seus respectivos valores de importância (VI em %), em negrito valores mais representativos. A primeira coluna refere-se as sigla usadas nas análises de Correlação Canônica e Redundância Canônica. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles

Espécies	Etapa/VI			
	1	2	3	4
<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton; Killip	-	-	1,00	-
<i>Adenocalymma validum</i> (K. Schum.) L.G. Lohmann	-	2,12	1,71	-
<b><i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich</b>	<b>4,12</b>	<b>3,03</b>	0,25	-
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	-	0,88	-	-
<i>Ambelania acida</i> Aubl.	0,93	0,64	0,95	-
<b>Sp1</b> <b><i>Amphiodon effusus</i> Huber</b>	<b>30,78</b>	<b>7,61</b>	<b>10,12</b>	<b>3,96</b>
<i>Anemopaegma paraense</i> Bureau; K.Schum	-	0,42	0,25	-
<b><i>Annona exsucca</i> DC.</b>	<b>3,51</b>	0,61	-	-
<i>Aspidosperma multiflorum</i> A.DC.	-	-	1,56	-
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	-	-	0,40	-
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey,	-	1,58	-	2,95
<i>Astrocaryum giganteum</i> Barb,Rodr,	-	-	0,25	-
<b>Sp2</b> <b><i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart,</b>	-	<b>11,25</b>	<b>10,86</b>	-
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Trian	1,80	1,04	-	-
<b>Sp3</b> <b><i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.,</b>	-	<b>25,07</b>	<b>28,39</b>	-
<i>Bowdichia nitida</i> Spruce ex Benth	-	2,17	1,44	-
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	-	-	2,47	0,97
<i>Buchenavia congesta</i> Ducke	-	1,10	-	-
<i>Buchenavia oxycarpa</i> (Mart.) Eichler	-	-	-	1,25
<i>Byrsonima chrysophylla</i> Kunth	2,33	-	-	-
<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC,	0,72	-	0,61	-
<i>Callichlamys latifolia</i> (Rich.) K.Schum	-	-	0,48	-
<i>Calypttranthes grandifolia</i> O.Berg	-	-	0,25	-
<i>Capirona decorticans</i> Spruce	-	0,88	-	-
<i>Caryocar villosum</i> (Aubl.) Pers.,	-	-	0,56	-
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.,	-	0,47	2,45	-
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess	-	-	-	1,60
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	0,50	0,01	0,49	-
<i>Casearia pitumba</i> Sleumer	-	0,42	-	-
<b>Sp4</b> <b><i>Cecropia distachya</i> Huber</b>	<b>52,20</b>	<b>6,15</b>	0,36	2,42
<b><i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.</b>	<b>9,12</b>	-	-	-
<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	-	0,58	0,36	-
<i>Clavija lancifolia</i> Desf.	-	-	0,49	-
<b>Sp5</b> <b><i>Cochlospermum orinocense</i> (Kunth) Steud</b>	-	<b>10,99</b>	<b>14,66</b>	-
<i>Connarus erianthus</i> Benth. ex Baker	-	0,42	0,24	-
<i>Connarus fasciculatus</i> (DC.) Planch	-	0,00	0,25	-
<i>Connarus perrottetii</i> (DC.) Planch	-	-	0,25	-
<i>Cordia scabrifolia</i> A.DC.	-	0,83	0,24	0,01
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	0,07	0,02	-	0,79

	<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	1,07	1,30	2,19	-
	<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	2,43	0,42	-	-
<b>Sp6</b>	<b><i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.</b>	<b>7,76</b>	0,01	-	-
<b>Sp7</b>	<b><i>Croton matourensis</i> Aubl.</b>	1,98	<b>6,69</b>	0,96	-
	<i>Crudia oblonga</i> Benth.	-	0,43	-	-
	<i>Cupania hirsuta</i> Radlk.	0,36	0,42	1,19	-
	<b><i>Cupania scrobiculata</i> Rich.</b>	-	0,43	<b>3,90</b>	-
	<i>Davilla rugosa</i> Poir.	-	0,04	1,71	-
	<i>Deguelia amazonica</i> Killip	-	0,43	-	-
	<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	-	0,42	-	-
	<i>Dicranostyles scandens</i> Benth.	-	-	0,25	-
	<i>Diospyros capreifolia</i> Mart. ex Hiern	-	1,04	1,75	-
	<i>Diospyros vestita</i> Benoist	-	-	1,58	-
	<i>Dipteryx magnifica</i> (Ducke) Ducke	-	-	0,62	-
	<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd.	0,68	1,08	1,14	-
	<i>Drypetes amazonica</i> Steyerm.	-	-	0,99	-
	<i>Duguetia echinophora</i> R.E.Fr.	-	-	2,00	-
	<i>Eschweilera amazonica</i> R.Knuth	-	0,97	0,66	0,81
	<b><i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori</b>	-	2,20	0,72	<b>4,65</b>
	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	-	-	0,47	-
	<i>Eschweilera micrantha</i> (O.Berg) Miers	-	-	0,73	-
	<i>Eugenia belemmitana</i> McVaugh	-	1,25	1,56	-
	<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	0,73	0,07	0,29	-
	<i>Eugenia flavescens</i> DC.	-	-	0,26	1,59
	<i>Eugenia patrisii</i> Vahl	-	-	0,78	1,58
	<i>Faramea crassifolia</i> Benth.	-	-	-	2,36
	<i>Forsteronia acouci</i> (Aubl.) A.DC.	-	-	-	0,79
	<i>Fridericia cinnamomea</i> (DC.) L.G.Lohmann	-	-	0,24	-
<b>Sp8</b>	<b><i>Geissospermum sericeum</i> Miers</b>	-	<b>5,01</b>	-	-
	<i>Geissospermum vellosii</i> Allemão	-	-	0,88	-
<b>Sp9</b>	<b><i>Goupia glabra</i> Aubl.</b>	-	<b>7,29</b>	<b>4,45</b>	<b>42,37</b>
	<i>Guapira venosa</i> (Choisy) Lundell	-	-	0,52	-
	<i>Guarea kunthiana</i> A.Juss.	-	-	0,24	0,79
	<b><i>Gutteria schomburgkiana</i> Mart.</b>	2,26	<b>3,19</b>	2,55	-
	<i>Guettarda spruceana</i> Müll.Arg.	1,44	-	-	-
	<i>Heisteria ovata</i> Benth.	-	0,44	-	-
	<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	-	-	0,51	0,88
	<i>Himatanthus articulatus</i> (Vahl) Woodson	2,39	-	-	-
	<i>Hirtella bicornis</i> Mart.; Zucc.	-	-	-	0,79
<b>Sp10</b>	<b><i>Hirtella racemosa</i> Lam</b>	1,09	<b>8,28</b>	<b>10,16</b>	-
	<i>Hymenolobium flavum</i> Kleinhoonte	-	-	0,28	-
<b>Sp11</b>	<b><i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.</b>	<b>4,94</b>	-	<b>4,83</b>	<b>8,27</b>
	<b><i>Inga heterophylla</i> Willd.</b>	0,43	1,27	<b>3,16</b>	-
	<i>Inga macrophylla</i> Humb.; Bonpl. ex Willd.	-	-	-	0,80
	<i>Inga marginata</i> Willd.	-	0,68	-	-
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	-	-	0,38	-

	<i>Iryanthera laevis</i> Markgr.	-	0,42	-	<b>3,04</b>
<b>Sp12</b>	<b><i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don</b>	<b>3,07</b>	-	1,90	<b>26,90</b>
	<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	1,90	-	-	0,79
	<i>Laetia procera</i> (Poepp.) Eichler	-	-	-	0,93
	<i>Lecythis confertiflora</i> (A.C.Sm.) S.A.Mori	-	-	-	0,97
<b>Sp13</b>	<b><i>Lecythis idatimon</i> Aubl.</b>	<b>3,20</b>	-	1,95	<b>17,21</b>
	<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	-	-	2,00	-
	<i>Leonia cymosa</i> Mart.	-	0,42	-	-
	<b><i>Licania canescens</i> Benoist</b>	-	0,42	-	<b>3,92</b>
	<i>Licania egleri</i> Prance	-	0,61	0,24	-
	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	-	-	0,66	-
	<i>Licania impressa</i> Prance	-	-	0,36	-
	<b><i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem.; Schult.) Kuntze</b>	-	-	-	<b>4,05</b>
	<i>Manilkara elata</i> (Allemão ex Miq.) Monach.	-	0,68	-	0,94
<b>Sp14</b>	<b><i>Manilkara paraensis</i> (Huber) Standl</b>	-	0,84	-	<b>8,13</b>
	<i>Maquira guianensis</i> Aubl.	-	-	-	0,80
	<i>Maytenus guyanensis</i> Klotzsch ex Reissek	-	0,42	0,73	-
	<i>Metrodorea flavida</i> K.Krause	-	-	0,37	-
	<i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O.Williams	-	-	-	2,20
	<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana	0,36	-	-	-
	<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	1,26	-	0,64	-
	<i>Micropholis acutangula</i> (Ducke) Eyma	-	0,43	-	-
	<i>Mimosa guilandinae</i> (DC.) Barneby	0,38	-	-	-
	<i>Minuartia guianensis</i> Aubl.	-	-	-	2,18
	<i>Mouriri brachyanthera</i> Ducke	-	-	0,24	-
	<i>Moutabea guianensis</i> Aubl.	-	-	0,74	-
	<b><i>Myrcia atramentifera</i> Barb.Rodr</b>	-	<b>3,83</b>	<b>6,25</b>	-
	<i>Myrcia bracteata</i> (Rich.) DC.	0,40	-	-	-
	<i>Myrcia cuprea</i> (O.Berg) Kiaersk.	1,51	-	-	-
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	-	0,44	-	-
	<i>Neea oppositifolia</i> Ruiz; Pav.	-	0,85	0,28	0,89
	<i>Ocotea canaliculata</i> (Rich.) Mez	-	-	1,00	-
	<i>Ocotea cernua</i> (Nees) Mez	-	1,16	-	-
<b>Sp15</b>	<b><i>Ocotea guianensis</i> Aubl.</b>	<b>16,00</b>	<b>4,52</b>	0,82	-
	<b><i>Oenocarpus distichus</i> Mart.</b>	-	-	<b>3,40</b>	-
	<i>Onychopetalum amazonicum</i> R.E.Fr.	-	-	0,52	-
	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	-	0,68	-	-
	<i>Palicourea corymbifera</i> (Müll.Arg.) Standl.	-	-	0,24	-
	<i>Palicourea grandiflora</i> (Kunth) Standl.	0,39	-	-	-
	<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	0,42	-	-	-
	<b><i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist</b>	-	<b>3,99</b>	-	-
	<i>Parinari excelsa</i> Sabine	-	0,46	-	-
	<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	-	-	-	0,80
	<i>Peltogyne paniculata</i> Benth.	-	-	0,56	-
	<i>Pentaclethra macroloba</i> (Willd.) Kuntze	-	-	1,29	-
	<i>Phanera splendens</i> (Kunth) Vaz	-	-	1,35	-

	<i>Pogonophora guianensis</i>	-	-	1,19	-
<b>Sp16</b>	<b><i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.</b>	<b>3,80</b>	<b>3,23</b>	<b>6,09</b>	-
	<i>Pourouma guianensis</i> Aubl.	-	0,43	0,24	-
	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	-	0,68	-	2,23
	<i>Pouteria decorticans</i> T.D.Penn.	-	-	1,89	2,83
	<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	-	-	0,56	-
	<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	-	0,42	1,72	-
	<i>Pouteria jariensis</i> Pires; T.D.Penn.	-	-	-	1,20
	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	-	-	-	2,01
	<i>Protium crenatum</i> Sandwith	-	0,72	-	-
	<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand	-	-	0,88	-
	<b><i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand</b>	-	-	<b>3,54</b>	0,79
	<i>Protium paniculatum</i> Engl.	-	0,97	-	0,79
	<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	-	-	-	1,59
	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	-	-	-	1,68
	<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz; Pav.) J.F.Macbr.	-	-	0,75	-
	<i>Pseudolmedia macrophylla</i> Trécul	-	-	-	2,06
	<i>Psidium guineense</i> Sw.	1,30	-	-	-
	<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	1,26	-	2,86	-
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	-	-	0,92	-
	<b><i>Quiina florida</i> Tul.</b>	-	-	<b>3,35</b>	-
	<i>Rhodothyrsus macrophyllus</i> (Ducke) Esser	-	-	0,24	-
	<b><i>Rinorea guianensis</i> Aubl.</b>	-	0,50	0,24	<b>3,79</b>
	<i>Rinorea pubiflora</i> (Benth.) Sprague; Sandwith	-	-	-	0,79
	<i>Ruizterania albiflora</i> (Warm.) Marc.-Berti	-	0,57	1,17	-
	<i>Ryania angustifolia</i> (Turcz.) Monach.	-	-	1,44	1,58
	<b><i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.</b>	-	2,30	<b>3,15</b>	-
	<i>Salacia impressifolia</i> (Miers) A.C.Sm.	-	-	0,50	-
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	-	-	0,37	-
	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	-	0,62	-	-
	<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin; Barneby	-	-	0,40	-
	<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin; Barneby	-	2,09	-	-
	<i>Simaba cedron</i> Planch.	2,30	-	-	-
	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	-	-	0,26	-
	<i>Strychnos mitscherlichii</i> M.R.Schomb.	-	0,42	0,25	-
	<b><i>Stryphnodendron pulcherrimum</i></b>	<b>0,56</b>	<b>3,30</b>	2,52	-
	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms	-	-	0,24	0,79
	<i>Swartzia laurifolia</i> Benth.	-	-	0,43	-
	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	-	-	0,24	-
	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	-	0,95	0,35	2,06
<b>Sp17</b>	<b><i>Tachigali glauca</i> Tul.</b>	-	<b>11,22</b>	<b>3,76</b>	-
	<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	1,37	1,68	-	-
<b>Sp18</b>	<b><i>Tachigali paraensis</i> (Huber) Barneby</b>	-	<b>10,18</b>	1,69	-
	<i>Talisia guianensis</i> Aubl.	-	-	0,36	0,99
	<i>Talisia longifolia</i> (Benth.) Radlk.	-	-	-	0,80
	<i>Tanaecium bilabiatum</i> (Sprague) L.G.Lohmann	-	0,44	-	-

<b>Sp19</b>	<b><i>Tapirira guianensis</i> Aubl.</b>	-	<b>11,54</b>	<b>8,46</b>	-
	<i>Tetracera willdenowiana</i> Steud.	0,74	-	0,24	-
	<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart	-	0,73	-	-
<b>Sp20</b>	<b><i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze</b>	0,90	<b>7,42</b>	-	2,34
	<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	-	1,33	0,96	0,81
	<i>Tovomita brevistaminea</i> Engl.	-	0,44	-	-
	<i>Trattinnickia burserifolia</i> Mart.	-	-	0,80	1,07
	<b><i>Trattinnickia rhoifolia</i> Willd.</b>	<b>3,59</b>	1,90	0,95	-
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	2,55	-	-	-
	<i>Trichilia micrantha</i> Benth.	-	-	-	0,98
	<i>Unonopsis guatterioides</i> (A.DC.) R.E.Fr	-	-	1,00	-
	<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	-	-	1,85	-
	<i>Vatairea erythrocarpa</i> (Ducke) Ducke	0,73	-	-	-
	<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth.) Ducke	-	-	0,41	-
	<b><i>Virola michelii</i> Heckel</b>	-	0,49	-	<b>3,85</b>
	<i>Vismia cayennensis</i> (Jacq.) Pers.	-	1,47	1,02	-
<b>Sp21</b>	<b><i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy</b>	<b>12,12</b>	0,04	0,48	-
	<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	0,83	0,48	-	1,66
<b>Sp22</b>	<b><i>Vochysia guianensis</i> Aubl.</b>	-	<b>5,76</b>	-	0,01
<b>Sp23</b>	<b><i>Vochysia vismiifolia</i> Spruce ex Warm.</b>	-	0,42	<b>25,64</b>	-
<b>Sp24</b>	<b><i>Vouacapoua americana</i> Aubl.</b>	-	0,42	0,25	<b>8,20</b>
	<i>Xylopiya amazonica</i> R.E.Fr.	-	0,54	-	-
	<i>Xylopiya nitida</i> Dunal	-	1,48	1,64	2,66
<b>Sp25</b>	<b><i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.</b>	<b>6,43</b>	-	-	-

### **CAPÍTULO III**

## **COMPOSIÇÃO DO BANCO DE SEMENTES DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

### 3. COMPOSIÇÃO DO BANCO DE SEMENTES DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS EM DIFERENTES ESTÁGIOS SUCESSIONAIS NA AMAZÔNIA ORIENTAL

#### Resumo

O banco de sementes é considerado um dos fatores mais importantes para a regeneração de áreas alteradas, permitindo a restauração da riqueza de espécies, da estrutura da vegetação e dos processos ecológicos. O objetivo desse estudo foi comparar o banco de sementes em uma cronossequência de florestas secundárias e florestas primárias, e entre o período seco e chuvoso, na Floresta Nacional de Caxiuanã (PA). Foram selecionadas três áreas de floresta primária e 37 áreas de floresta secundária de diferentes idades, com tamanho médio de 0,75 hectares. O tempo de abandono das vegetações secundárias (capoeiras) varia entre 1 e 40 anos e todas tem histórico de uso semelhante. Para avaliação do banco de sementes, foram realizadas seis coletas, três no período seco e três no período chuvoso. Em cada campanha, por área, foram recolhidas três amostras de solo. A germinação do banco de sementes foi acompanhada por um período de seis meses, com mensurações realizadas a cada 30 dias. Os espécimes e as espécies identificadas foram categorizados em relação às formas de vida sendo classificadas em arbórea, arbustivas, herbáceas, lianas e epífitas. As variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total) também foram quantificadas. Os dados foram analisados e discutidos em uma abordagem contínua e categórica, classificando as florestas em quatro etapas de acordo com idade desde o tempo decorrido do distúrbio (1-0 a 10 anos; 2- 11 a 25; 3- 26 a 40; 4 – floresta primária). O banco de sementes amostrado apresentou 17.762 plântulas, distribuídas em 46 famílias, 106 gêneros e 160 espécies. Cerca de 35% das espécies registradas são arbóreas, 33% ervas, 17% arbustos, 13% lianas e 1,8% de epífitas. Não há relação significativa entre o número de indivíduos do banco de sementes e a idade da floresta secundária, já a riqueza diminui com o aumento da idade. A menor densidade de indivíduos e a menor riqueza de espécies foram registradas na etapa 4 do processo sucessional. Houve um aumento significativo de indivíduos com forma de vida arbórea em relação à idade da vegetação secundária, enquanto há uma diminuição do número de indivíduos com forma de vida herbácea. Não há diferença significativa no número de sementes germinadas entre o período seco e chuvoso, porém a riqueza e a composição de espécies são distintas, sendo significativamente maior no período seco. O pH, o teor de alumínio, idade e a riqueza de indivíduos arbóreo-arbustivo são as variáveis que promovem

maior explicação para a variação da composição do banco de semente das áreas estudadas. De acordo com os dados analisados, o número de indivíduos arbóreo e o número de indivíduos de ervas podem ser recomendados para ser usadas em um índice de qualidade do funcionamento de florestas secundária de terra firme.

**Palavras chave:** Amazônia. Biodiversidade. Regeneração, Capoeiras. Manejo.

## **FLORISTIC SEED BANK OF SECONDARY FORESTS IN DIFFERENT SUCCESSIONAL STAGES FROM EASTERN AMAZONIA**

### **Abstract**

The seed bank is considered one of the most important factors for the regeneration of degraded areas, allowing the restoration of species richness, structure of vegetation and ecological processes. The objective of this study was to compare the seed bank of a chronosequence of secondary forests and primary forests, between the dry and rainy season, the National Forest Caxiuanã (PA). We selected three areas of primary forest and 37 areas of secondary forest of different ages, with an average size of 0.75 hectares. The abandonment time of the secondary vegetation's (Capoeiras) varies between 1 and 40 years and all have a history of similar use. To evaluate the seed bank, six samplings were taken, three in the dry season and three in the rainy season. In each campaign, by area, they were collected three samples of soil. The germination of the seed bank was followed by a six month period, with measurements taken every 30 days. Specimens or the identified species were categorized in relation to the forms of life are classified in arboreal, shrubby, herbaceous plants, lianas and epiphytes. The physico-chemical variables of soil (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Coarse sand, fine sand, silt and clay overall) were also quantified. Data were analyzed as a continuous and categorical approach, classifying the forests in four stages according to the age since elapsed time of the disturb (1-0 to 10 years; 2-11 to 25, 3- 26 to 40; 4 - primary forest). The sampled seed bank had 17,762 seedlings distributed in 46 families, 106 genera and 160 species. About 35% of the recorded species are arboreal, 33% herbs, 17% shrubs, 13% lianas and 1.8% of epiphytes. There is no significant relationship between the number of individuals of the seed bank and the age of the secondary forest, already the richness decreases with increasing age. The lower density of individuals and the lowest species richness were recorded in stage 4 of the successional process. There was a significant increase in individuals with arboreal way of life in relation to the age of secondary vegetation, while there is a decrease in the number of individuals with the form of herbaceous life. There is no significant difference in the number

of germinated seeds between the dry and rainy season, but the richness and composition of species are distinct, being significantly higher in the dry season. The pH, the aluminum content, age and richness of arboreal-shrubby individuals are the variables that promote greater explanation for the variation in the seed bank composition of the studied areas. According to the analyzed data, the number of arboreal individuals and number of herbs individuals can be recommended to be used in an indicator of the quality of behavior of secondary forests.

Keywords: Amazon. Biodiversity. Regeneration, Capoeiras. Management.

### **3.1 Introdução**

O banco de sementes pode ser definido como um conjunto de propágulos viáveis e não germinados em determinado hábitat, sendo constituído por propágulos produzidos localmente e por aqueles transportados por zoocoria ou anemocoria (GROMBONE-GUARATINI; RODRIGUES, 2002). Trata-se de um sistema dinâmico resultante do equilíbrio promovido pela entrada e saída de sementes (SIMPSON et al. 1989). A entrada é determinada, principalmente, pela chuva de sementes, já a saída pode ocorrer através da germinação que ocorre em resposta a estímulos ambientais (luz, umidade e temperatura) ou através da senescência, predação, ataque de fungos e/ou patógenos (ALVAREZ-BUYLLA; MARTÍNEZ-RAMOS 1990; FERREIRA; BORGHETTI, 2004).

O banco de sementes é formado por uma mistura de sementes de diferentes idades; algumas apresentam curto período de vida que dão origem ao chamado banco transitório e outras permanecem viáveis por muitos anos e vão se acumulando formando o banco permanente (GRIME, 1989; ALMEIDA-CORTEZ, 2004).

Diversos autores têm demonstrado que os bancos de semente em regiões tropicais são caracterizados por uma alta densidade e diversidade de propágulos em estágio de latência, sendo, em grande parte, composto por sementes de espécies pioneiras que permanecem aptas a germinar em resposta à alteração da floresta (HALL; SWAINE, 1980; DALLING et al., 1988; BAZZAZ; PICKETT, 1980).

Estudos indicam que bancos de sementes oriundos de florestas primárias, florestas secundárias e habitats perturbados são bem distintos (GARWOOD, 1989), diminuem sua

densidade e diversidade com o avanço da sucessão florestal (BOSSUYT et al., 2002). Sendo assim, são considerados indicadores do estado de conservação e potencial de restauração de ecossistemas florestais, de acordo com a dinâmica, composição florística e densidade (RODRIGUES; GANDOLFI, 1988; MARTINS, 2008).

O banco de sementes é considerado um dos fatores mais importantes para a regeneração natural de áreas alteradas, participando do estabelecimento de grupos ecológicos e da restauração da riqueza de espécies (UHL et al., 1988; GARWOOD, 1989; COSTA et al., 2013). As primeiras espécies que emergem do banco de semente podem evitar ou diminuir processo erosivos e perda de nutriente, além de fornecerem melhores condições para que outras espécies possam se estabelecer (COSTA et al., 2013).

Quando a intensidade de uso do solo aumenta, simultaneamente diminui a capacidade de regeneração das vegetações secundárias a partir do banco de sementes (GUARIGUATA; OSTERAG, 2001). A queima praticada na agricultura de corte e queima reduz o banco de sementes e seleciona as espécies pioneiras, o que pode ocasionar uma simplificação de habitats devido à predominância de formas de vida herbáceas e a redução de espécies arbóreas (LEAL et al., 2006).

O conhecimento da florística de um banco de sementes, por meio da comparação da densidade de indivíduos e de espécies, é importante para determinar a composição de espécies de uma vegetação nos primeiros estágios de sucessão, podendo fornecer, também, o potencial de regeneração de várias espécies (TEKETAY; GRANSTRÖM, 1995). O conhecimento da variação sazonal da composição deste banco, também é importante, pois de acordo com Joly (1986) a composição florística e a quantidade de sementes são sazonais (JOLY, 1986).

Estudos que avaliam o comportamento do banco de sementes ao longo do processo sucessional com a metodologia de cronosequência são desconhecidos. No entanto, alguns estudos se propuseram a avaliar o banco de sementes em áreas de florestas secundárias utilizando apenas uma ou duas etapas do processo sucessional.

Leal et al. (2006) avaliaram o banco de sementes em vegetações secundárias de 3 a 5 anos após a agricultura com e sem o uso do fogo no estado do Pará. Uhl et al. (1988), Uhl; Clark (1983) e Monaco et al. (2003) também estudaram os bancos de sementes em capoeiras jovens. Araújo et al. (2001) avaliaram três áreas de vegetações secundárias com idades de 6, 17 e 30 anos, submetidas a diferentes usos no estado do Pará. Vieira (1996) estudou o

processo sucessional de um banco de sementes em vegetações secundárias de 5, 10 e 20 anos. Outros estudos avaliaram o banco de sementes de floresta primárias de terra firme (PEÇANHA JÚNIOR et al., 2009; LEAL FILHO et al., 2013; SENA et al., 2007), florestas de várzea (LAU; JARDIM, 2014) e pastagens (MIRANDA et al., 2008).

O objetivo desse estudo é comparar o banco de sementes de uma floresta ombrófila densa (terra-firme) em uma cronossequência de floresta secundária com idades de 1 a 40 anos, entre o período seco e chuvoso, na Floresta Nacional de Caxiuanã, no Estado do Pará.

## **3.2 Material e Métodos**

### **3.2.1 Área de estudo**

A área de estudo foi a Estação Científica Ferreira Penna, localizada na Floresta Nacional de Caxiuanã (1°13'86"S; 48°17'41.18"W) (Figura 3.1), nos municípios de Portel e Melgaço, entre os interflúvios dos rios Xingu e Tocantins, no estado do Pará (LISBOA, 2002). A área está situada na Ecorregião Xingu – Tocantins – Araguaia, uma área considerada prioritária para a conservação e uso sustentável e de extrema importância biológica (CAPOBIANCO et al., 2001).

A Floresta de Terra Firme é a vegetação predominante em Caxiuanã. No entanto podemos encontrar manchas de Vegetação Savanoide, Floresta inundáveis (várzea e igapó), além de abundante vegetação aquática (FERREIRA et al., 2012). A região também apresenta uma ampla área de vegetação secundária (capoeira), resultado da ação antrópica com áreas recentes ou de até 50 anos de idade (LISBOA et al., 1997; FERREIRA et al., 2012) (Figura 1).

O clima da ECFPn, pela classificação de Köppen é do tipo tropical quente e úmido e subtípico climático “Am”, com uma curta estação seca. A temperatura média do ar oscila em torno de 26,7 °C, com mínima de 22 °C e máxima de 32 °C (COSTA et al., 2012). A precipitação anual média é de 1960 mm, não ultrapassando 3000 mm (MORAES et al., 2009; COSTA et al. 2009). Climatologicamente, o período chuvoso está compreendido de janeiro a junho, e o período mais seco, de julho a dezembro.

### 3.2.2 Histórico de uso da área

Na área da Floresta Nacional de Caxiuanã já foram registrados 27 sítios arqueológicos que caracterizam uma ocupação indígena (LISBOA et al., 2013). Atualmente, cinco comunidades de ribeirinhos ocupam a região de Caxiuanã, onde as principais atividades são: a agricultura, pesca, caça e coleta de produtos florestais e não florestais (LISBOA et al., 2013).

A Baía de Caxiuanã, local exato desse estudo, é ocupada por 24 famílias, totalizando 110 pessoas, cuja principal fonte de renda é baseada na agricultura de subsistência, com ênfase na produção e comercialização da farinha de mandioca (LISBOA et al., 2013). Essa agricultura é praticada no sistema de corte e queima rotatório, com um pousio de áreas variando de 2 a 8 anos, dependendo do número e do tamanho das famílias.

Atualmente, na região, a espécie mais cultivada e que domina a maior extensão é a mandioca (*Manihot esculenta* L.-Euphorbiaceae), mas, há plantios de abacaxi (*Ananas sativus* Schult; Schult F.), jerimum (*Curcubita* pelo L.) e melancia (*Citrullus vulgaris* Schrad. ex. Eckl.; Zeyh). No passado era realizado o cultivo de arroz (*Oryza sativa* L.), feijão (*Vigna* sp.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) e milho (*Zea mays* L.).

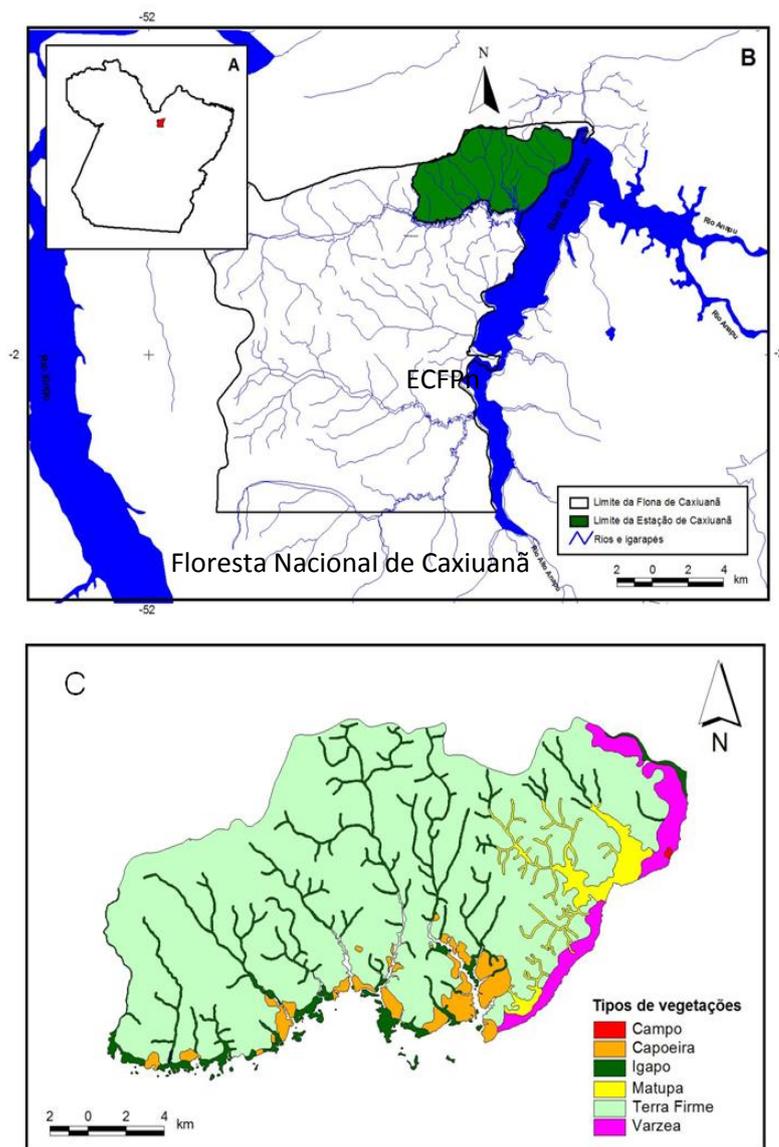


Figura 201: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012)

### 3.2.3 Coleta de dados

Foram selecionados 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 hectares, sendo três áreas de floresta primária de terra firme e 37 de florestas secundárias com idades variando de 1 a 40 anos (Anexo 1). As áreas de Floresta secundária apresentam histórico de uso semelhante, com derrubada da floresta para uso na agricultura no método de corte e queima. O tempo médio de pousio é de 4 anos e as áreas são abandonadas após cerca de 6 ciclos para que a floresta possa ser restabelecida.

Para avaliar o banco de sementes, em cada campanha, foram coletadas três amostras de solo por área (37 de floresta secundária e três de floresta primária). Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso, entre julho de 2013 e maio de 2014.

A coleta de solo foi realizada de forma padronizada, com uma distância de 10 metros de uma amostra para a outra. A coleta foi realizada utilizando um gabarito de 0,5 x 0,5 m (0,25 m<sup>2</sup>) e em uma profundidade de 8 cm. As amostras coletadas foram armazenadas em sacos plásticos (ARAÚJO et al. 2001) e transportadas para a casa de vegetação, no Museu Paraense Emílio Goeldi. Onde o solo coletado foi distribuído em recipientes plásticos para germinação. Foram mantidas bacias testemunhas (somente com a terra esterilizada) como controle de contaminação por sementes trazidas pelo vento (ARAÚJO et al. 2001). O estudo foi monitorado com uma irrigação diária.

Cada amostra passou seis meses germinando, sendo que a contagem e identificação das sementes germinadas foram feitas mensalmente por um parataxonomista do Museu Paraense Emílio Goeldi. De acordo com Vieira (2004), o maior percentual de sementes germinadas ocorre no primeiro mês, decrescendo até o esgotamento de sementes no solo.

A composição florística foi analisada quanto ao número de famílias, gêneros e espécies. O sistema de classificação utilizado foi o APG III (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III, 2009). Para atualização e confirmação da nomenclatura das espécies, foi utilizada a Lista de Espécies da Flora do Brasil (JBRJ, 2014).

A amostragem da abertura de dossel foi feita com auxílio de uma câmera fotográfica digital. Para o cálculo foi utilizado o programa ImageJ, no qual a proporção de pixels é calculada após conversão da imagem original para preto e branco, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco. Com isso, obtém-se a porcentagem de área coberta ou aberta. Para cada parcela obteve-se a média da abertura do dossel a partir de cinco imagens.

Para avaliação da umidade gravimétrica, em cada parcela (20x20 m) foram retiradas três amostras de solo utilizando tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade. Foi feita uma pesagem da amostra de solo assim que retirada e outra após secagem em estufa a 105 °C por 48 h (EMBRAPA, 1997). A umidade gravimétrica foi expressa em porcentagem e obtida conforme a fórmula:  $U_g = 100 \frac{(\text{Peso úmido} - \text{Peso seco})}{\text{Peso seco}}$

Peso seco (EMBRAPA, 1997). Foram realizadas seis coletas, sendo três coletas no período chuvoso e três no período menos seco

Em cada área amostrada foi retirada uma amostra composta do solo (12 amostras simples) para avaliação de atributos químicos e físicos de acordo com os procedimentos recomendados pela Embrapa (1997). As amostras foram enviadas para o laboratório de solos da Embrapa Amazônia Oriental onde foram analisadas a quantidade de matéria orgânica no solo, fertilidade (K, P, Na, Ca, Mg, Al), N, pH e granulometria (Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total).

### **3.2.4 Análise de dados**

Para avaliar a suficiência do número de parcelas foi utilizada a curva de rarefação, adicionando-se o número acumulado de espécies novas não amostradas em cada parcela. O ponto onde a curva tende a se estabilizar representa a área mínima de amostragem florística (CAIN et al., 1956).

Utilizou-se o estimador não-paramétrico Jackknife de 1ª ordem (COLWELL, 1997). Este estimador foi o escolhido porque utiliza como um dos elementos para calcular a estimativa de riqueza de espécies, o número de uníques espécies e singletons espécies, ou seja, o número de espécies representado por um único indivíduo e restritas a somente uma das parcelas do levantamento (COLWELL, 1997), um padrão botânico comum na maioria das fisionomias de vegetação em regiões tropicais (GENTRY, 1982).

A fim de verificar qual o melhor método para a análise das variáveis bióticas e abióticas das florestas secundárias, utilizou-se a variável idade como uma variável contínua e como uma variável discreta, onde a categorização seguiu o sugerido por Chazdon (2008). Nessa classificação as florestas secundárias são separadas de acordo com a idade em quatro etapas: Etapa I - Parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa II entre 11 e 25; etapa III; entre 26 e 40, e a etapa IV referente às áreas controles (floresta primária).

O modelo de regressão linear simples foi usado para avaliar a relação entre a riqueza de espécies e densidade de indivíduos do banco de semente (variáveis dependentes) com a idade das florestas secundárias (variável independente) (GOTELLI; ELLISON, 2004).

As diferenças entre as variáveis dependentes (densidade e riqueza) entre as quatro etapas sucessionais, foram testadas usando um modelo de análise de variância simples (ANOVA de um fator), que permite analisar amostras com tamanho diferentes (AYRES et al. 2007). Para diminuir o efeito do desbalanceamento do tamanho das amostras optou-se pelo soma de quadrados tipo III (COIMBRA et al. 2006).

Quando o valor obtido na ANOVA foi significativo, o teste a posteriori de tuckey foi aplicado para identificar quais diferenças par a par são significativas (ZAR, 2009). Quando os pressupostos da análise não foram atingidos (amostras independentes, homogeneidade das variâncias, resíduos com distribuição normal) o teste equivalente não paramétrico Kruskal–Wallis e o teste posteriori Dunnett foram usados (ZAR, 2009). Usaram-se testes de aleatorização com 1000 permutações (ZAR, 2009).

O Teste t de Student, ou equivalente não paramétrico Teste t com variâncias separadas, foi usado para verificar diferenças entre o período seco e chuvoso (ZAR, 2009).

Para detectar se algumas das espécies podem ser consideradas indicadoras de uma das quatro etapas do processo de sucessão foi usada a análise de espécies indicadoras (IndVal). Esta análise é realizada separadamente para cada uma das espécies amostradas e mede a fidelidade e especificidade de cada uma das espécies a um dado filtro ambiental (DUFRENE; LEGENDRE, 1997).

A composição da comunidade nas quatro etapas de estágios sucessionais foi comparada usando MANOVA baseada no índice de similaridade de Bray Curtis (ZAR, 2009). Para ordenar as relações florísticas foram utilizadas o Método de Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS). Este é um método baseado em uma matriz de distância, computada por uma medida de distância ou de similaridade, em que o algoritmo busca localizar os pontos de dados em duas ou mais dimensões (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Uma medida de estresse é calculada para representar a incompatibilidade entre a ordem de classificação das distâncias nos dados e a ordem de classificação das distâncias na ordenação (KENT; COKER, 1992), sendo que, à medida que o estresse diminui até chegar a um mínimo, as amostras são deslocadas em uma direção. A NMDS foi realizada com as seguintes configurações: distância de medida de Sorensen (Bray-Curtis), melhor solução em duas dimensões e critério para estabilização = 0,000001.

Para comparar a composição de plântulas obtidas no banco de semente e as espécies identificadas nas áreas de estudo realizou-se a Análise de similaridade (ANOSIM) que proporciona um meio de testar estatisticamente, se há diferenças significativas entre dois ou mais grupos ou unidades de dados multivariados (CLARKE, 1993). Esta análise fornece um valor para interpretação das similaridades entre os grupos, onde:  $R > 0,75$  sugere grupos claramente distintos;  $R > 0,5$  indica diferenças significativas porém com sobreposição entre grupos; e  $R < 0,25$  que não há diferenças significativas entre os grupos.

A análise BIOENV (CLARKE; WARWICK, 2001) foi utilizada para identificar quais variáveis ambientais (umidade de solo, abertura de dossel, areia grossa, areia fina, silte e argila, N, pH, MO, P, K, Na, Ca, Mg, Al e a idade) teriam maior influência sobre o padrão da comunidade das plântulas. Correlações de Mantel entre matrizes foram usadas para avaliar a interdependência entre a performance das espécies e os diferentes conjuntos de dados ambientais (LEDUC et al., 1992).

Os pacotes estatísticos utilizados foram: R® v. 3.2.0, PRIMER® v.6Beta; Statistica® v.7 2.4.1., PC-ORD®. V. 5.15 e EstimateS 8 . Para todas as análises foram testados seus pressupostos e o nível significância foi fixado 0,05. Todas as análises foram conduzidas respeitando-se a premissa de homogeneidade de variâncias, sendo realizada a transformação logarítmica dos dados [ $\log(X + 1)$ ], quando necessário.

### **3.3 Resultados**

O banco de sementes amostrado apresentou 17.762 plântulas, distribuídas em 46 famílias, 106 gêneros e 160 espécies (Apêndice A).

As curvas de rarefação da riqueza observada e estimada apresentaram uma nítida estabilização na amostragem do banco de sementes nos seis períodos de coleta e entre as estações seca e chuvosa, demonstrando que o esforço de amostragem realizado foi suficiente para determinar a riqueza de espécies do banco de sementes (Figura 3.2).

O estimador Jackknife de 1ª ordem estimou uma riqueza de 199 espécies, ou seja, 80% do número de espécies foram amostrados neste estudo (Figura 3.2). Através do modelo logarítmico ( $r^2 > 90\%$ ) pode-se observar que dobrando o esforço amostral realizado, usando 444 parcelas, foi obtido somente aumento de 9% (15 espécies) no banco de sementes.

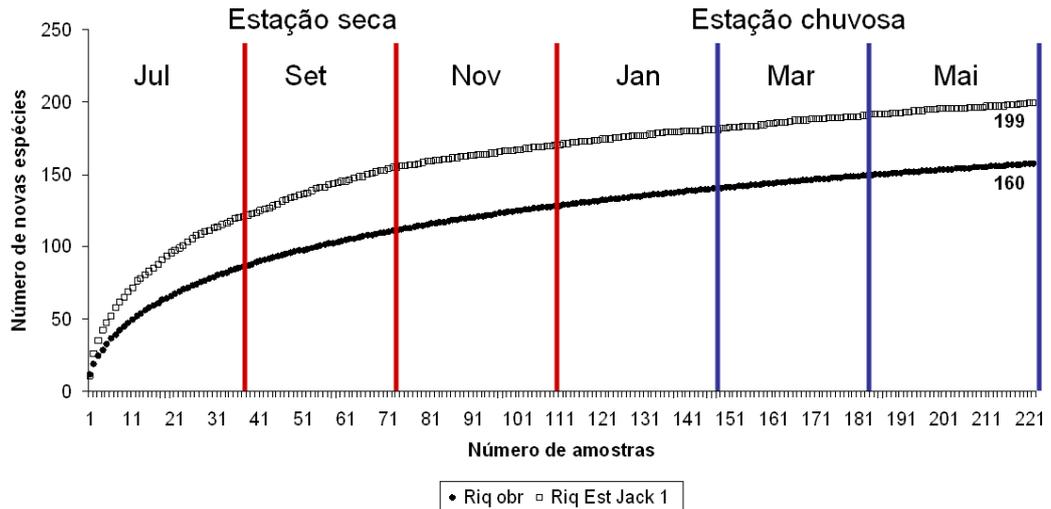


Figura 212: Curvas de rarefação da riqueza observada (Riq. obser.) e estimada (Riq. Est. Jack 1) do banco de sementes das florestas secundárias analisadas nesse estudo em relação aos períodos de coleta na estação seca e chuvosa.

Em relação à riqueza de espécies por forma de vida, 35% das espécies são arbóreas, 33% ervas, 17% arbustos, 13% lianas e 1,8% de epífitas. A forma de vida predominante entre os indivíduos do banco de sementes foi de ervas (73,2%), seguida de árvores, com 22,6% dos indivíduos germinados. Outras formas de vida encontradas entre os indivíduos do banco de sementes foram: arbustos (3%), lianas (0,1%) e epífitas (0,04%).

Não houve relação significativa entre o número de indivíduos ( $r^2=0,01$   $p=0,11$ ) e a idade da floresta secundária. Já a riqueza ( $r^2=0,02$ ;  $p=0,04$ ; Figura 2.3) do banco de sementes diminuiu com o aumento da idade.

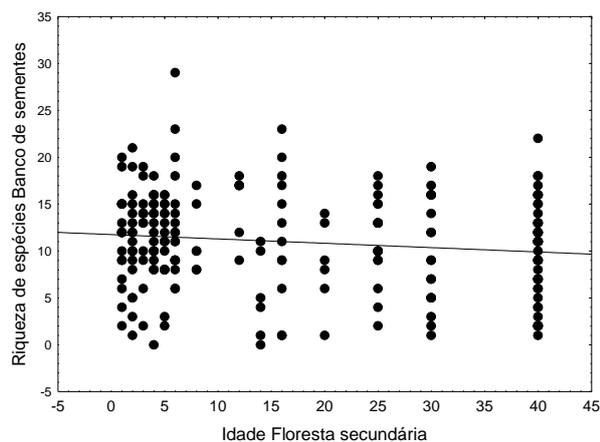


Figura 22: Relação entre a riqueza das espécies do banco de sementes e a idade da floresta secundária.

### Número de indivíduos (formas de vida) X idade da floresta secundária

Houve um aumento significativo de indivíduos com forma de vida arbórea em relação à idade da vegetação secundária ( $r^2=0,52$   $p=0,31$ ; Figura 3.4A), enquanto houve uma diminuição significativa do número de indivíduos com forma de vida herbácea em relação à idade da vegetação secundária ( $r^2=0,50$   $p=0,001$ ; Figura 3.4B).

Não houve uma relação significativa do número de indivíduos arbustivos ( $r^2=0,09$   $p=0,31$ ) e lianas ( $r^2=0,24$   $p=0,31$ ) com a idade da floresta secundária.

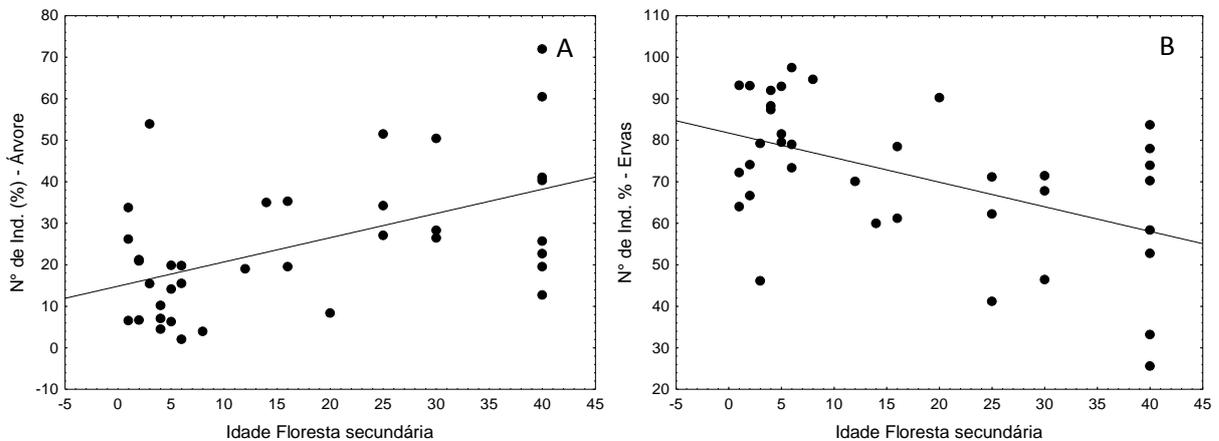


Figura 23: Relação entre o número de indivíduos arbóreo (A) e de ervas (B) do banco de sementes em relação à idade das florestas secundárias.

### Riqueza X idade da floresta secundária

Houve um aumento significativo do número de espécies de forma de vida arbórea ( $r^2=0,75$   $p<0,00001$ ; Figura 3.5A) e de lianas em relação à idade da vegetação secundária ( $r^2=0,46$   $p=0,004$  Figura 3.5B), enquanto o número de espécies de forma de vida de ervas diminuiu significativamente com a idade de vegetação secundária ( $r^2=0,79$   $p<0,001$ , Figura 3.5C).

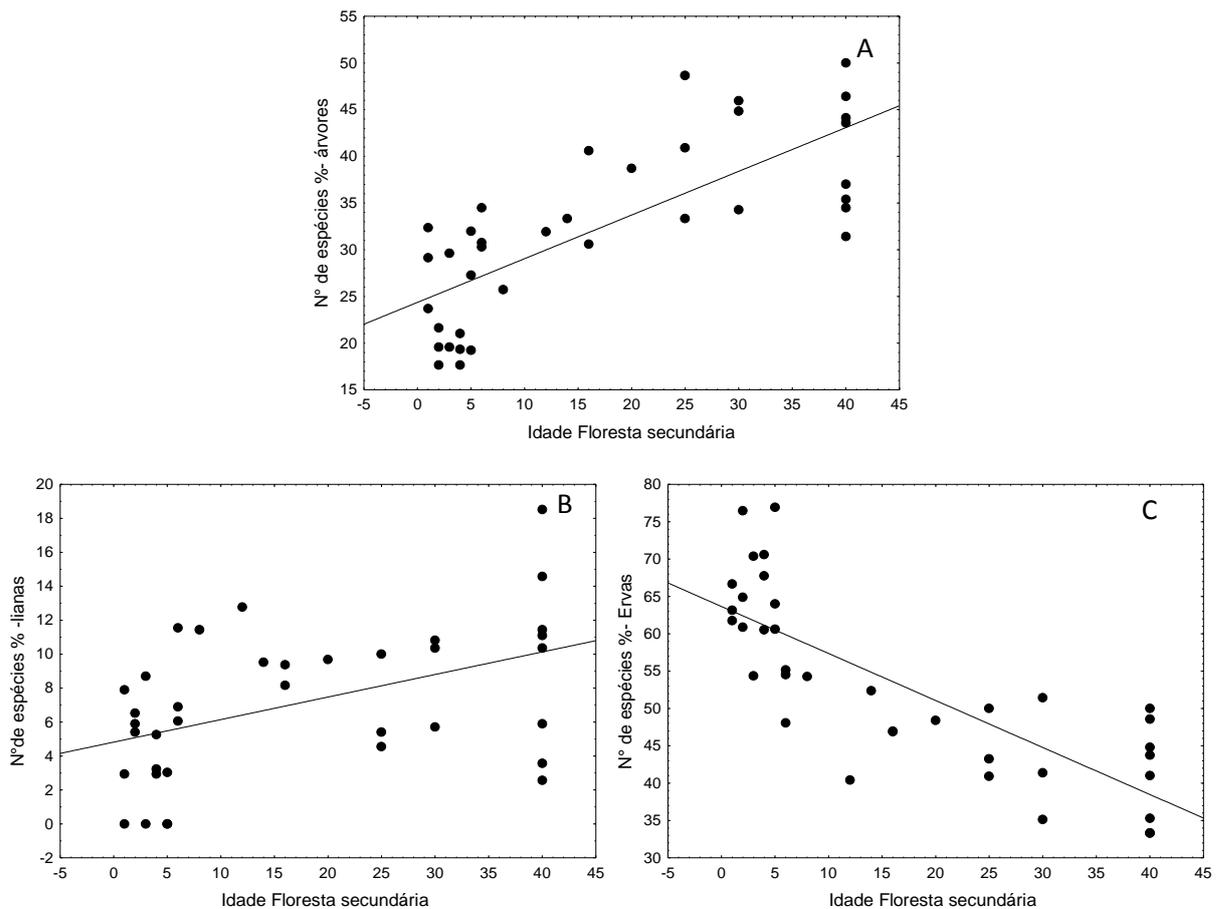


Figura 245: Relação entre o número de espécies arbóreas (A), de lianas (B) e de ervas (C) do banco de sementes com a idade das florestas secundárias.

### Processo sucessional categorizado em etapas

Na etapa 1 do processo sucessional as espécies mais abundantes foram (média por parcela): *Cyperus laxus* (chuvoso= 102,5; seco= 86,6), *Miconia splendens* (chuvoso=34,5; seco=16,2) e *Borreria latifolia* (chuvoso= 15,2; seco= 22,2). Na etapa 2 foram: *Cyperus laxus* (chuvoso=52,3; seco=37,9), *Selaginella conduplicata* (chuvoso= 9; seco= 84,7) e *Miconia splendens* (chuvoso= 33,6; seco= 32,4).

Na etapa 3 as espécies mais abundantes foram: *Cyperus laxus* (chuvoso=76,6; seco=60,6), *Miconia splendens* (chuvoso= 33,1; seco= 42,2) e *Selaginella conduplicata* (chuvoso=2; seco= 45). E na etapa 4 do processo sucessional (floresta primária) foram: *Turnera ulmifolia* (chuvoso=0; seco= 35), *Miconia splendens* (chuvoso= 13,25; seco= 7) e *Phyllanthus niruri* (chuvoso= 0,25; seco= 9).

Número de indivíduos x etapas do processo sucessional

Na etapa 1, 2 e 3 o maior número de indivíduos foi de erva, árvores, arbusto e liana e na Etapa IV árvores, erva, arbusto e liana (Tabela 3.1).

Tabela 12: Porcentagem e número bruto (N) de indivíduos e de espécie por forma de vida nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles

Forma de vida	Etapa 1		Etapa 2		Etapa 3		Etapa 4	
	Ind.%(N)	Esp.%(N)	Ind.%(N)	Esp.%(N)	Ind.%(N)	Esp.%(N)	Ind.%(N)	Esp.%(N)
Arbusto	2,9 (276)	16,5 (18)	2,1 (62)	13 (11)	1,7 (84)	12,4 (14)	21 (107)	6,5 (3)
Árvore	14,8 (1389)	34 (37)	28,1 (815)	42 (36)	32,4 (1612)	39 (44)	40,2 (205)	39 (18)
Epífita	0,05 (5)	1 (1)	0	0	0	0	0,4 (2)	4,3 (2)
Erva	81,7 (7660)	40 (44)	68,7(1990)	36 (31)	63,5 (3158)	34 (38)	36,8 (187)	43,4 (20)
Liana	0,5 (49)	8,2 (9)	1 (30)	1 (8)	2,5 (123)	15 (17)	1,6 (8)	6,5(3)

Houve uma menor densidade de indivíduos de plântulas na etapa 4 (floresta de terra firme), mas a etapa 4 difere significativamente apenas da etapa 1 ( $F=151.9$ ,  $P,0.0001$ ; Figura 3.6A). A menor riqueza de espécies foi registrada na etapa 4, que difere significativamente das demais etapas ( $F=540$ ;  $p<0.0001$ ; Figura 3.6B).

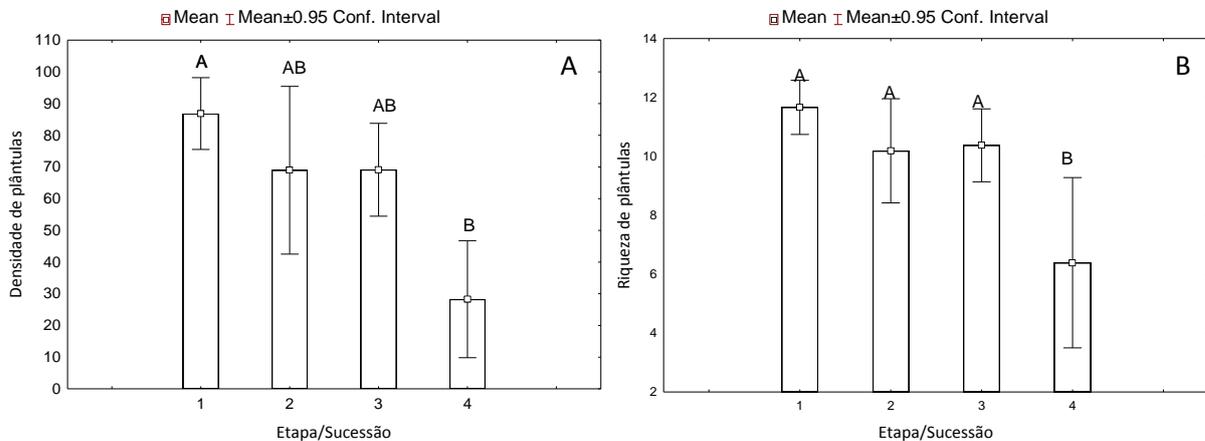


Figura 25: Diferenças da densidade de indivíduos (A) e riqueza das espécies (B) do banco de semente entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

Houve um menor número de plântulas arbóreas na etapa 1, que difere da etapa 3 e 4 mas não da etapa 2 ( $F=5,73$   $p=0,002$ ; Figura 3.7A). O menor número de plântulas de ervas foi registrado na etapa 4, que difere da etapa 1 e 3 ( $F=8,18$   $p=0,0002$ ; Figura 3.7B). O número de indivíduos de lianas ( $H=15,55$   $p=0,0014$ ; Figura 3.7C) é menor na etapa 1, mas não difere da etapa 4.

Não houve diferença significativa entre o número de indivíduos arbustivos ( $H=0,51$   $p=0,91$ ) nas quatro etapas do processo sucessional.

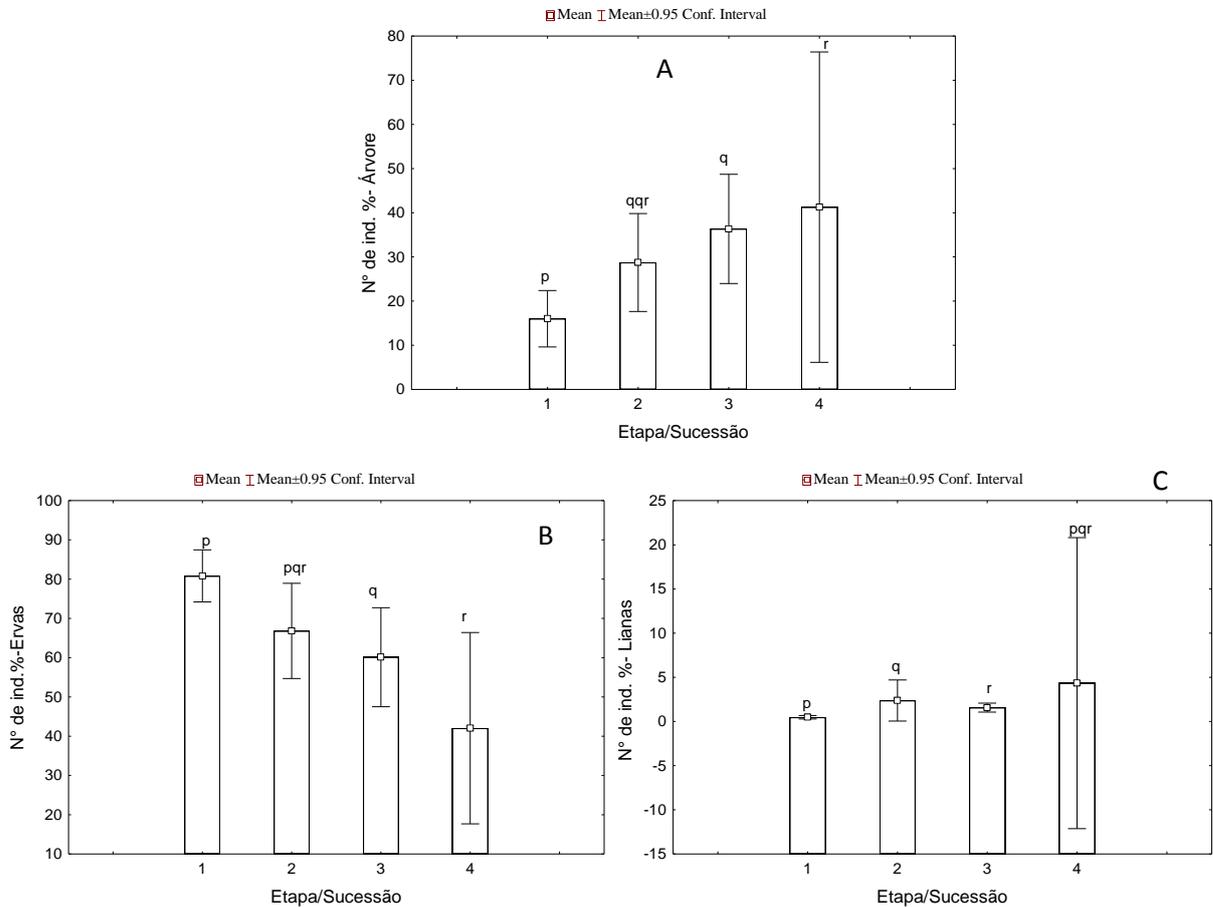


Figura 267: Diferenças entre o número de indivíduos arbóreos (A), número de indivíduos de ervas (B) e indivíduos de lianas (C) no banco de sementes entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

### Riqueza X Etapas do processo sucessional

Entre as espécies identificadas, a forma de vida que predominou no banco de sementes nas etapas 1, 2 e 3 foi a de árvore seguida de erva, arbusto e liana. Já na etapa IV a forma de vida predominante entre as espécies foi erva seguida de árvore, arbusto e liana (Tabela 3.1).

O menor número de espécies arbóreas foi observado na etapa 1, que difere das demais etapas ( $F=15,21$   $p<0,0001$ ; Figura 3.8A). O menor número de espécies de ervas foi observado na etapa 3, mas a etapa 3 não diferiu da etapa 4 ( $F=24,29$   $p<0,0001$ ; Figura 3.8B). O maior número de espécies de lianas foi registrado na etapa 3, mas a etapa 3 não diferiu significativamente das etapas 2 e 4 ( $F=3,98$   $p=0,01$ ; Figura 3.8C). A diferença não foi significativa para o número de espécies arbustivas ( $F=0,62$   $p=0,6$ ).

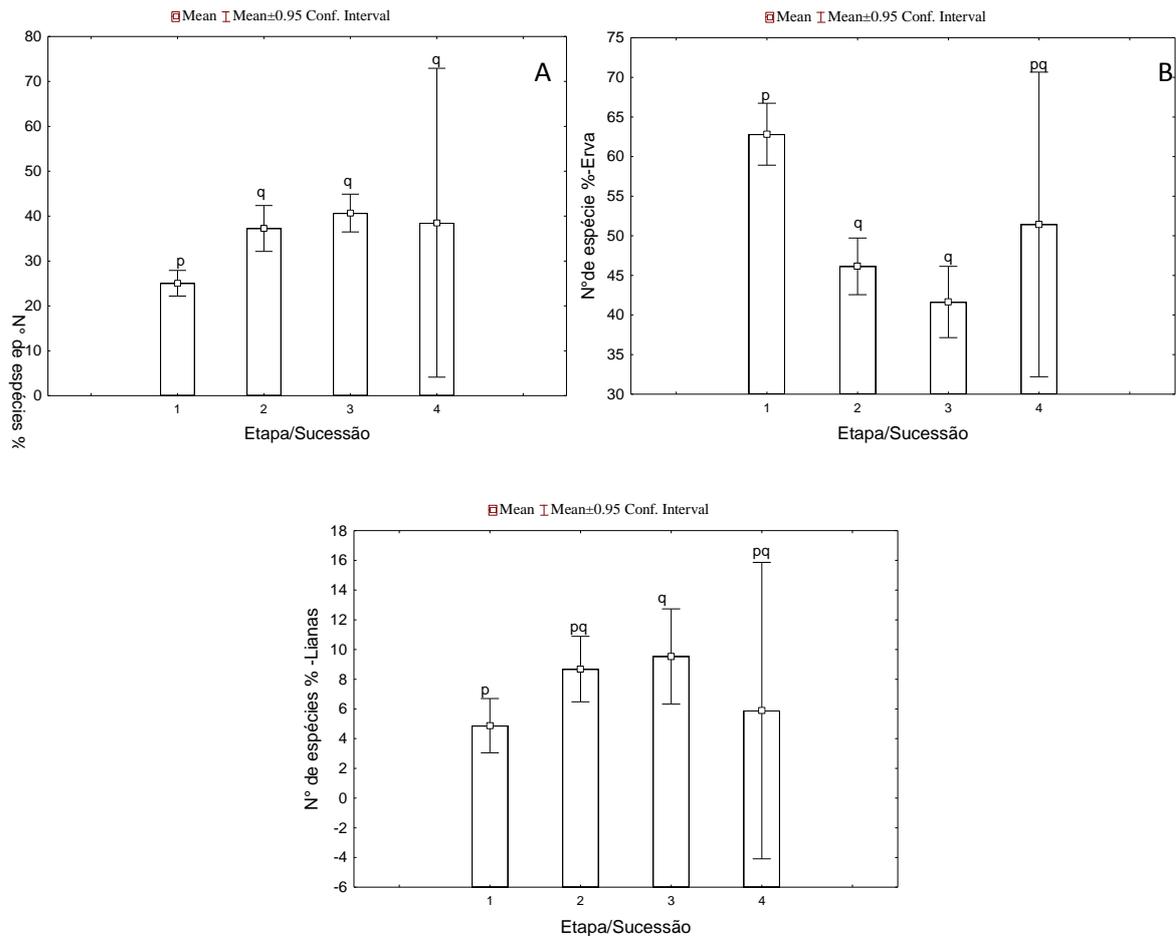


Figura 27: Diferenças entre o número de espécies arbóreas (A), número de espécies de ervas (B) e do número de espécies de lianas (C) no banco de sementes entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

### Banco de sementes x Sazonalidade

Não houve diferença significativa no número de sementes germinadas entre o período seco e chuvoso ( $t=1,76$   $p=0,07$ ) (Figura 3.9A), porém a riqueza foi distinta ( $t=7,09$   $p<0,0001$ ) (Figura 3.9B), sendo significativamente maior no período seco.

Quando analisadas separadamente o período seco e chuvoso, apenas com os dados do período seco não foi possível observar uma relação entre a densidade de plântulas ( $r^2=0,007$   $p=0,37$ ) e da riqueza ( $r^2=0,0001$   $p=0,88$ ) com a idade da floresta secundária. Já no período chuvoso essa relação foi evidenciada, tanto para densidade de plântulas ( $r^2=0,05$   $p=0,01$ ; Figura 3.10A) quanto para a riqueza ( $R^2=0,06$   $p=0,007$ ; Figura 3.10B).

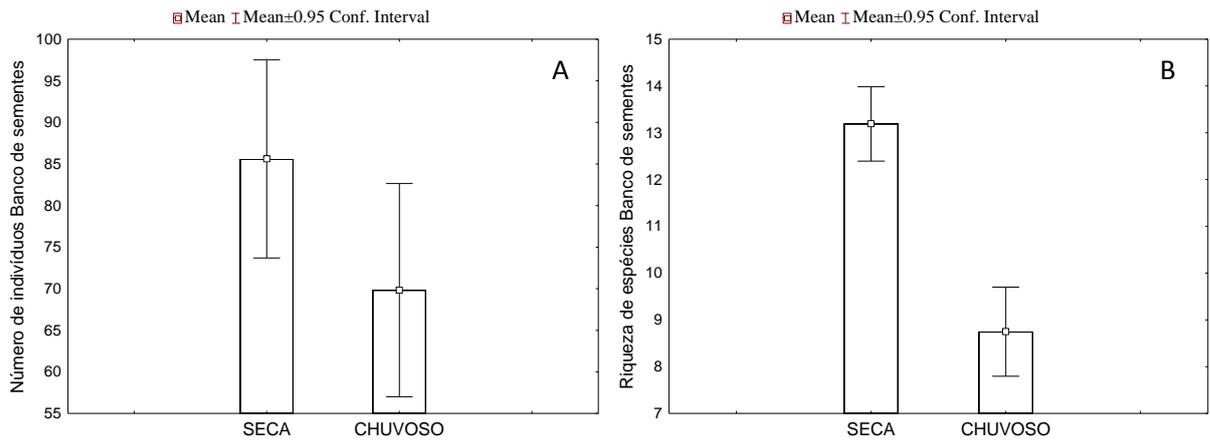


Figura 289: Diferenças entre o número de indivíduos (A) e riqueza das espécies (B) do banco de sementes das áreas de floresta secundárias entre o período seco e chuvoso.

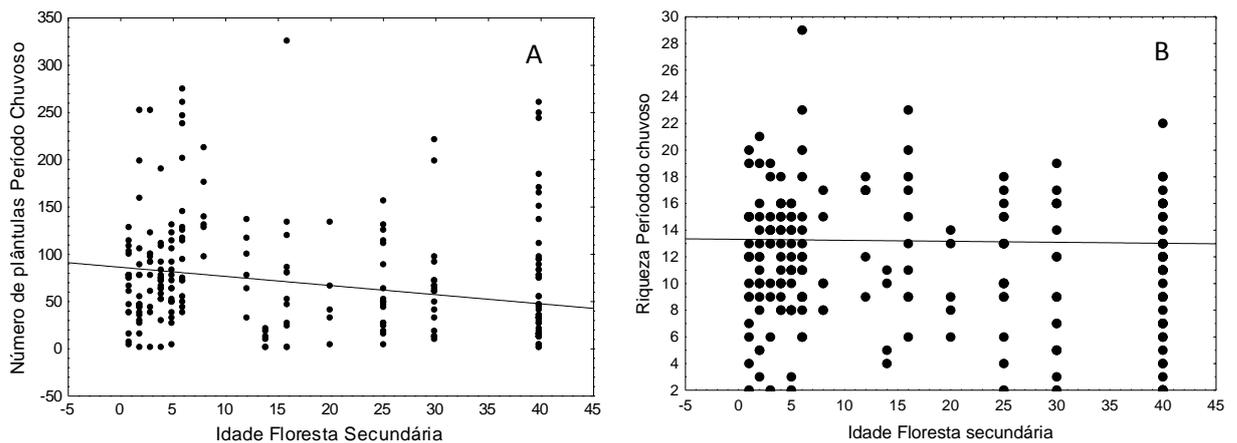


Figura 2910: Relação do número de plântulas (A) e da riqueza das espécies (B) do período chuvoso com a idade das áreas de floresta secundária.

### Composição de espécies

A análise de variância multivariada (MANOVA), indicou diferenças significativas ( $P=0.001$ ) na composição de espécies entre as etapas 1 e 4 ( $p=0.491$ ). Essa separação pode ser observada no gráfico NMDS (Figura 3.11).

Há uma separação na composição de espécies germinadas do banco de sementes coletado no período seco e chuvoso ( $t=3,1983$ ;  $p=0,001$ ) (Figura 3.12).

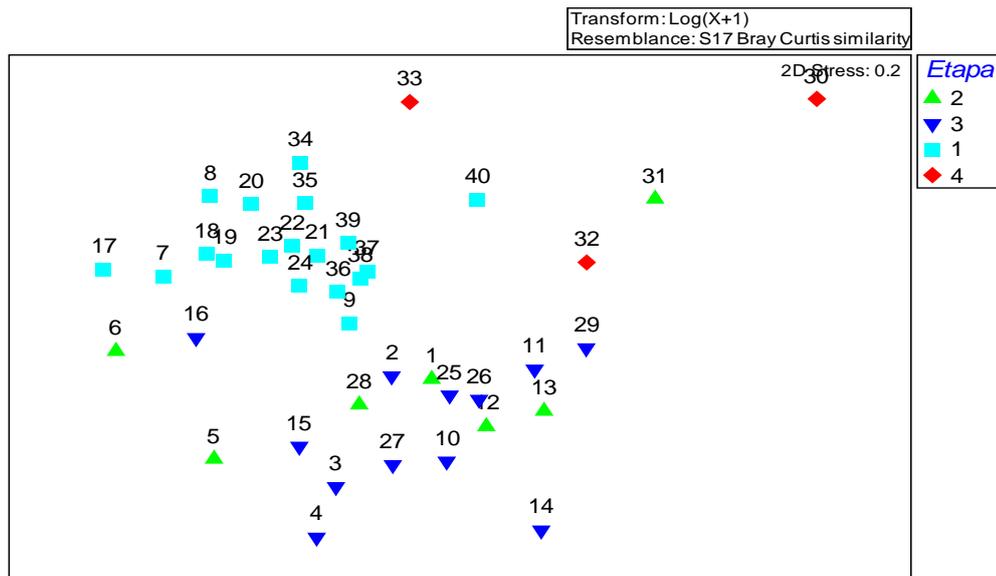


Figura 3011: Distribuição da composição de espécies do banco de semente nas quatro etapas do processo sucessional através da análise de NMDS. Etapa 1- parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2 - 10 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controleis.

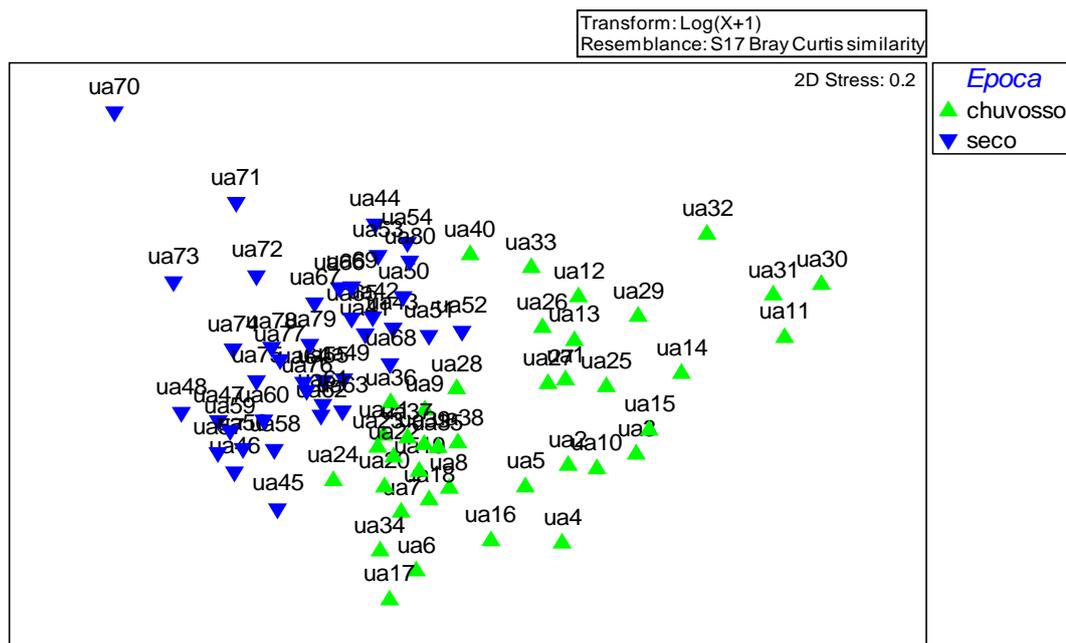


Figura 31: Separação na composição de espécies do banco de semente coletados no período seco e chuvoso.

Com a Análise de Coordenadas Principais (PCA) obtivemos as espécies (usando as espécies como variáveis) que estão mais relacionadas aos três primeiros eixos de explicação da separação da composição de espécies das quatro etapas do processo sucessional. Juntos os três primeiros eixos explicam 43% dessa variação. Sendo que, 46 espécies estão relacionadas aos três primeiros eixos (Tabela 3.2).

Tabela 13: Espécies correlacionadas aos três primeiros eixos de explicação da Análise de Coordenadas Principais (PCA) com base nos loadings obtidos, com ponto de corte de 0.6.

<b>Espécies</b>	<b>Hábito</b>	<b>Eixo 1</b>	<b>Eixo 2</b>	<b>Eixo 3</b>
<i>Adenolisianthus arboreus</i>	Arbusto			0,604
<i>Cordia multispicata</i>	Arbusto	0,802		
<i>Faramea</i> sp1	Arbusto			0,86
<i>Piper umbellatum</i>	Arbusto			
<i>Psychotria mapourioides</i>	Arbusto		-0,956	
<i>Rolandra fruticosa</i>	Arbusto	0,831		
<i>Senna latifolia</i>	Arbusto			
<i>Sida rhombifolia</i>	Arbusto			0,74
<i>Solanum campaniforme</i>	Arbusto	0,839		
<i>Agonandra brasiliensis</i>	Árvore	0,831		
<i>Alchornea discolor</i>	Árvore			0,853
<i>Alibertia edulis</i>	Árvore			0,857
<i>Allophylus divaricatus</i>	Árvore		-0,756	
<i>Casearia arborea</i>	Árvore		-0,821	
<i>Casearia ulmifolia</i>	Árvore		-0,924	
<i>Cecropia concolor</i>	Árvore	0,705		
<i>Conceveiba guianensis</i>	Árvore	0,741		
<i>Croton matourensis</i>	Árvore		-0,638	
<i>Dialium guianense</i>	Árvore		-0,713	
<i>Eugenia</i> sp1	Árvore			0,877
<i>Inga thibaudiana</i>	Árvore		-0,956	
<i>Miconia grandifoliata</i>	Árvore		-0,646	
<i>Myrcia splendens</i>	Árvore	0,683		
<i>Protium heptaphyllum</i>	Árvore		-0,956	
<i>Trema micranta</i>	Árvore	0,937		
<i>Vismia cayennensis</i>	Árvore	0,839		
<i>Peperomia obtusifolia</i>	Epífita	0,765		
<i>Acalypha</i> sp1	Erva	0,831		
<i>Borreria latifolia</i>	Erva	0,816		
<i>Borreria remota</i>	Erva	0,913		
<i>Borreria tenella</i>	Erva		-0,956	
<i>Chelonanthus alatus</i>	Erva			0,902
<i>Coccocypselum guianense</i>	Erva	0,821		
<i>Coutoubea ramosa</i>	Erva			0,913
<i>Heliconia psittacorum</i>	Erva		-0,719	
<i>Hibiscus furcellatus</i>	Erva	0,655		
<i>Hyptis atrorubens</i>	Erva	0,716		
<i>Ischnosiphon obliquus</i>	Erva		-0,64	
<i>Maranta</i> sp1	Erva		-0,956	
<i>Melochia arenosa</i>	Erva	0,857		
<i>Scleria gaertneri</i>	Erva		-0,956	

<i>Xiphidium caeruleum</i>	Erva		0,86
<i>Centrosema brasilianum</i>	Liana	-0,897	
<i>Gouania pyrifolia</i>	Liana	-0,869	
<i>Mandevilla hirsuta</i>	Liana	0,712	
<i>Passiflora glandulosa</i>	Liana		

De acordo com o teste de Indval as espécies *Unxia camphorata* e *Borreria verticillata* estão associadas à etapa I, e *Mimosa sensitiva* esta associadas à etapa III. No grupo formado pelas etapas II e III, onde não há separação, *Vismia latifolia* destaca-se como uma espécie indicadora.

### Banco de sementes x Vegetação da áreas

Considerando apenas as espécies arbustivas e arbóreas registrados no banco de sementes, observa-se que há uma diferença significativa entre a composição do banco e a composição florística das áreas, ou seja, o banco de semente não reflete a composição da vegetação das áreas amostradas ( $F= 21,59$   $p=0,001$ ). Essa separação pode ser observada no gráfico de NMDS (Figura 3.13).

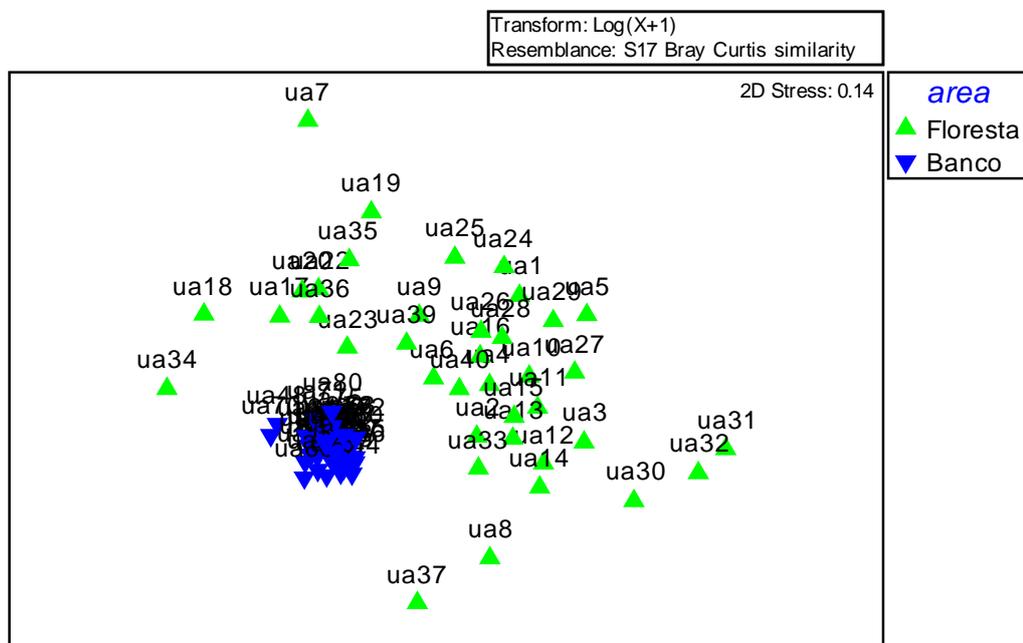


Figura 32: Separação entre a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente e a composição florística das áreas de floresta secundárias amostradas, através da análise de NMDS.

Quando se analisa as diferenças entre a composição das espécies arbustivas e arbóreas do banco de sementes e a composição da vegetação das áreas divididas nas quatro etapas do processo de sucessão, observou-se uma diferença significativa ( $F=8,08$   $p=0,001$ ) entre a composição do banco e a composição florística das quatro etapas do processo sucessional (Banco x Etapa 1 da vegetação –  $p=0,001$ ; Banco x Etapa 2 da vegetação –  $p=0,001$ ; Banco x Etapa 3 da vegetação –  $p=0,001$ ; Banco x Etapa 4 da vegetação –  $p=0,001$ ), ou seja, mais uma vez a composição de espécies do banco de sementes demonstra-se totalmente distinta da composição de espécies da vegetação das áreas estudadas, inclusive das espécies vegetais presentes no primeira etapa do processo sucessional. Essa separação pode ser observada no gráfico NMDS (Figura 14).

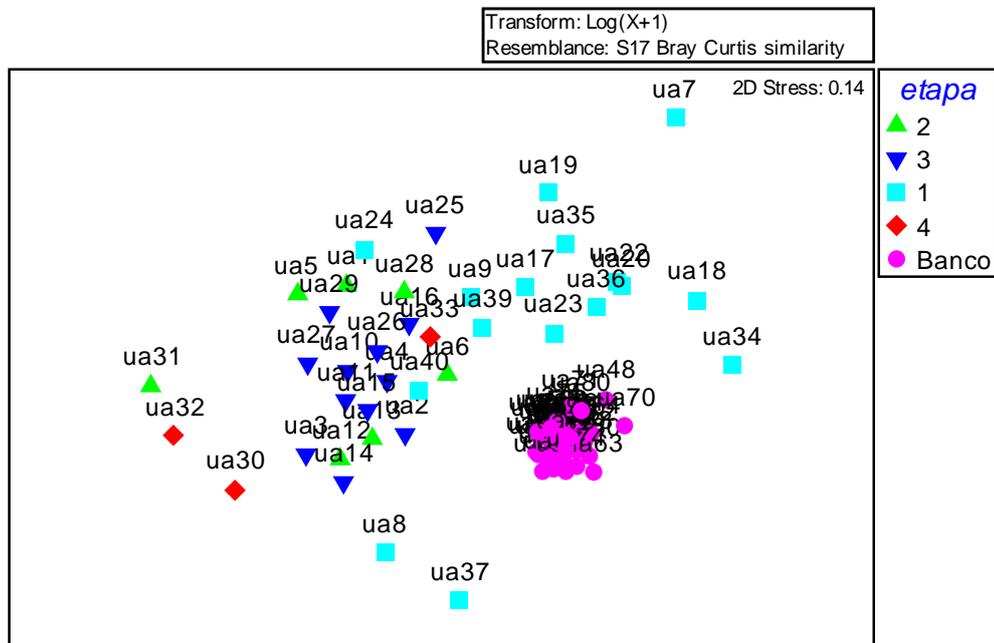


Figura 33: Separação entre a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente e a composição da vegetação das áreas de floresta secundária dividida nas quatro etapas do processo sucessional, através da análise de NMDS. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

### Relações entre o ambiente, o tempo e a comunidade em regeneração florestal

De acordo com a análise BioEnv as variáveis da vegetação (idade, dossel, riqueza e densidade) que melhor explicam a composição das espécies vegetais são a idade e a riqueza de indivíduos arbóreo-arbustivos.

Dentre as variáveis do solo (umidade do solo, N, MO, pH, P, K, Na, Ca, Mg, Al, Areia grossa, Areia Fina, Silte, Argila), o pH e o teor de alumínio são as variáveis que promovem maior explicação.

Na Figura 3.15 é possível visualizar as relações testadas e os respectivos valores de correlação de Mantel (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ ).

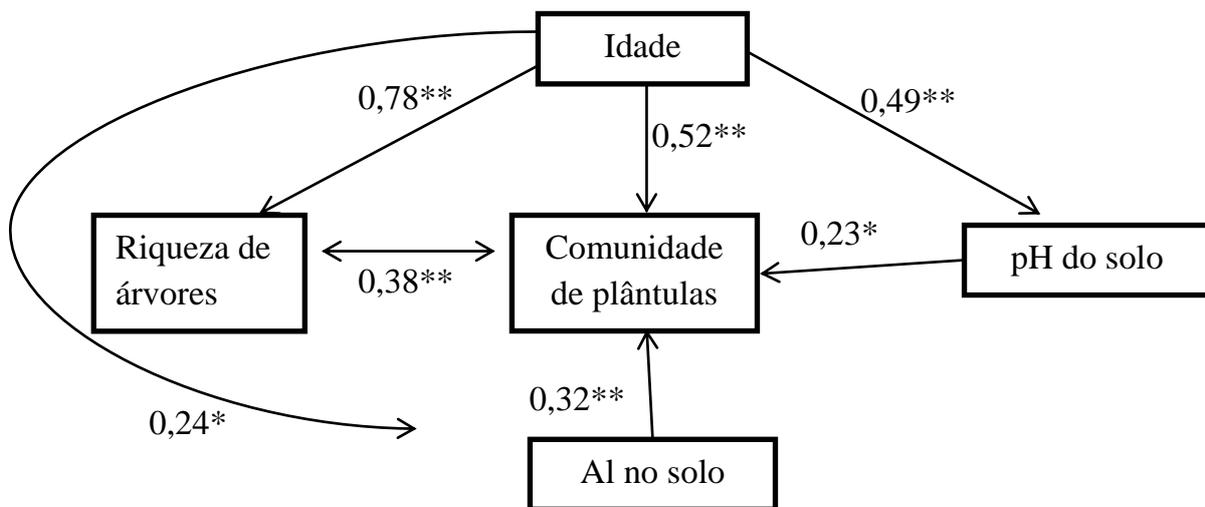


Figura 34: Relações entre a comunidade do banco de sementes e as diversas variáveis abióticas testadas com resultado significativo e os respectivos valores de correlação de Mantel (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ ).

### 3.4 Discussão

O número médio de plântulas entre os 03 níveis de florestas secundárias (etapa 1 - 463 plântulas/m<sup>2</sup>, etapa 2: 3-68 plântulas/m<sup>2</sup>, etapa 3- 369 plântulas/m<sup>2</sup>) e da floresta primária (395 plântulas/m<sup>2</sup>.) obtidos nesse estudo, são similares aos obtidos por Garwood (1989) que relata uma variação de 25 a 3.350 sementes/m<sup>2</sup> para florestas tropicais.

Para alguns autores a proporção das formas de vida é um indicativo do estágio sucessional da vegetação e pode indicar algum tipo de alteração (BAIDER et al., 2001; ALVAREZ-AQUINO et al., 2005; PERERA, 2005; MIRANDA et al., 2009). Outros relatam que há uma tendência de redução na densidade de espécies herbáceas no banco de sementes e o aumento de espécies arbóreas com o avanço na sucessão em florestas secundárias (LEAL

FILHO, 1992; BAIDER et al., 2001). De acordo com Garwood (1989) vegetações secundárias mais velhas (entre 30 a 75 anos) apresentam maior proporção de espécies arbóreas e de arbustos do que capoeiras mais jovens. Em parte, essas teorias são corroboradas com os dados desse estudo, uma vez que o aumento da idade das vegetações secundárias estudadas explica 52% da variação do número de indivíduos e 75% da variação das espécies arbóreas registradas. No entanto, essa relação não pode ser observada entre o número de indivíduos e de espécies de forma de vida arbustivas. Já o número de indivíduos e de espécies com forma de vida herbácea (ervas) diminuem com o aumento da idade das florestas secundárias, 50 % e 79% dessa variação, respectivamente, são explicadas pela variável idade.

Para Garwood (1989) o banco de sementes de florestas maduras é composto principalmente por espécies arbóreas, variando entre 18 a 91% dos indivíduos. Nesse estudo, observou-se que a partir da 2ª etapa que correspondem a áreas com mais de 10 anos, encontramos percentuais de indivíduos arbóreos dentro da faixa estabelecida pelo autor.

A forma de vida que predominou entre os indivíduos do banco de sementes das etapas 1, 2 e 3 foi herbácea, seguidas de árvores, arbustos e lianas, enquanto na etapa 4 a forma de vida predominante foi árvore, seguidas de ervas, arbustos e lianas. Resultados que diferem do observado por Araújo et al. (2001) que registrou para florestas sucessionais com 6 (etapa 1) e 30 (etapa 3) anos, no município de Benevides, no estado do Pará, uma dominância de indivíduos arbóreos seguida de arbustos, ervas e lianas e na floresta de 17 anos (etapa 2) árvores, ervas, arbustos e lianas.

As herbáceas também foram dominantes no banco de sementes dos estudos de Baider et al. (1999) em floresta atlântica (SP); Braga et al. (2007) em áreas degradadas em Minas Gerais; Miranda et al. (2009) em área de pastagem e floresta no estado Pará; Costa e Mitja (2009) estudando agro-ecossistemas na Amazônia Central e Lau; Jardim (2014) em floresta de várzea no município de Belém (PA). Esse grande número de indivíduos de espécies herbáceas (ervas) no banco de sementes pode ser justificado pelos mecanismos de dispersão destas espécies, que produzem grande quantidade de sementes pequenas, que são facilmente enterradas no solo (PUTZ; APPANAH 1987, SAULEI; SWAINE 1988).

Embora haja um leve aumento do número de indivíduos de plântulas germinadas no banco de sementes com o aumento da idade da floresta secundária, essa relação não é estatisticamente significativa. Esse resultado difere dos resultados obtidos por Vieira (1996),

que estudando uma sucessão de florestas secundárias de 5, 10 e 20 anos, após cultivo e abandono, relata que a maior densidade do banco de sementes ocorreu nos estágios iniciais de sucessão, decrescendo gradativamente com o aumento da idade das florestas secundárias.

Quando categorizamos os dados, verifica-se que há uma diferença significativa entre o número de indivíduos de plântulas germinadas entre a etapa 1 e a etapa 4 (floresta primária), com os maiores valores sendo observado na etapa 1, o que está de acordo com Young et al. (1987) que observou maior densidade em uma floresta secundária de 3 anos em relação à floresta primária.

A proporção amostrada da riqueza estimada nesse estudo (80% das espécies estimadas foram amostradas) demonstra que o esforço realizado foi suficiente para determinar a riqueza do banco de sementes das áreas estudadas. Ferreira et al. (2011) em um levantamento florístico da regeneração natural de floresta de terra firme nos platôs da Floresta Nacional de Saracá-Taquera no estado do Pará, demonstraram, que a identificação de 70 % da riqueza estimada já é adequada para a determinação da riqueza local de espécies. Outro fato que demonstra que o esforço realizado foi suficiente para determinar a riqueza do banco de sementes das áreas estudadas é o que Daniel e Jankauskis (1989) relatam. De acordo com estes autores para a quantificação do estoque de sementes em solos florestais de terra firme na Amazônia seria necessária o estudo de uma área de solo total de 20 m<sup>2</sup>, o que é uma área bem inferior à amostrada nesse estudo que foi de 45 m<sup>2</sup>.

Nas áreas de vegetações secundárias da etapa 1, com idade de até 10 anos de abandono, a riqueza de espécies foi de 109, o que representa um valor muito superior ao limite descrito por Garwood (1989), que relata de 8 a 67 espécies em uma revisão de estudos em ambientes alterados de florestas tropicais. Na etapa 2 e 3 foram registradas, respectivamente, 86 e 113 espécies. Essas riquezas são maiores que as encontradas por Mônaco et al (2003), em uma capoeira dominada pelo gênero *Vismia* (17 espécies); Araújo et al. (2001) que registou 72, 62, 59 espécies em florestas sucessionais de 6, 17 e 30 anos, respectivamente, e por Leal et al. (2006) que registrou 10 e 9 espécies, respectivamente, para capoeiras jovens (3 a 5 anos) com queima e sem queima.

A diferença da riqueza e especialmente da composição do banco de semente entre o período seco e chuvoso pode estar relacionada aos diferentes padrões de frutificação das espécies (YOUNG et al., 1987; DALLING; DENSLOW, 1998). Embora a literatura cite que a

maior produção de sementes das espécies amazônicas ocorra principalmente na época chuvosa (LEAL FILHO et al. 2013), o maior número de plântulas e de espécies emergiu de coletas de solo realizadas no período seco. Isso pode estar associada à pluviosidade menor e a diminuição da umidade do solo que promove uma redução na taxa de predação e/ou ataque de patógenos no banco de sementes (SOUZA, 2008). Resultados semelhantes a esses foram encontrados por Grombone–Guarantane *et al.* (2004) em uma floresta de galeria e por Grombone-Guarantane e Rodrigues (2002) em florestas semi-decíduas.

No período chuvoso pode ocorrer uma maior taxa de germinação das sementes devido às condições ambientais mais adequadas, mas também ocorre um aumento dos níveis de atividade dos decompositores que podem também danificar as sementes (FACELII et al. 2005, PEREIRA-DINIZ; RANAL 2006). No estado de Minas Gerais em Florestas Estacionais Deciduais, Souza (2008) verificou que a abundância do banco de sementes foi maior na estação seca e a riqueza, foi maior na estação chuvosa. Já Leal Filho et al. (2013), na Amazônia Central verificaram uma maior densidade de indivíduos na estação chuvosa.

Em relação à composição de espécies no banco de sementes em relação às quatro etapas de sucessão analisadas nesse estudo, *Miconia splendens* (Melastomaceae) destaca-se por estar presente como uma das espécies mais abundantes nas quatro etapas do processo sucessional, representando 13% de todos os indivíduos amostrados. O gênero *Miconia* é abundante em vegetações secundárias, bordas de vegetações ou clareiras no interior de florestas, sendo a maioria das espécies consideradas pioneiras (SILVA et al., 2007).

Araújo et al. (2001) observou a dominância de *Miconia serialis* (Tinteiro) em uma floresta sucessional de 6, 17 e 30 anos com uma densidade relativa de 44,5%, 55,6% e 56,9%, respectivamente. O autor relaciona essa dominância à alta produção de sementes da espécie. Dalling et al. (1998) em estudo realizado no Panamá, observaram em espécies do gênero *Miconia*, a dispersão de 40.100 sementes/m<sup>2</sup> e uma densidade de 6.000 sementes/m<sup>2</sup> no banco de sementes.

Fonseca (2016), na mesma área de estudo, identificou uma hiperabundância da espécie de pteridófito generalista *Selaginella conduplicata* nas florestas secundárias, especialmente na etapa 2. Sendo que, nas áreas de floresta primária (etapa 4) a espécie não foi registrada. A autora justifica a hiperabundância da espécie pela característica da reprodução, que é clonal. Espécies de *Selaginella* P.Beauv são muitas vezes apontadas como indicadoras de ambientes

perturbados com alta incidência luminosa, onde geralmente formam grandes manchas de indivíduos (MACIEL et al., 2007; PIETROBOM et al., 2009).

De acordo com Fonseca (2016) a espécie *Selaginella conduplicata* apresentou declínio de sua densidade relativa com o aumento da idade das vegetações secundárias. No entanto esta espécie esteve presente no banco de sementes nas quatro etapas do processo sucessional, o que pode indicar que o aumento na complexidade da estrutura das florestas secundárias e primárias e as consequentes modificações das condições ambientais durante a regeneração afetam seu desenvolvimento da espécie.

*Unxia camphorata* e *Borreria verticillata*, consideradas indicadoras da etapa 1, ocorreram em grande quantidade na etapa 1, sendo que na etapa 2 foram representadas por um único indivíduo. *Borreria verticillata* é considerada uma planta pioneira, de hábito herbáceo que floresce e frutifica praticamente o ano todo (PEREIRA; KINOSHITA, 2013).

A espécie *Mimosa sensitiva*, considerada indicadora da etapa 3, ocorre em grande número na etapa 3, sendo que na etapa 1 e 2 ocorrem apenas dois indivíduos em cada etapa. *M. sensitiva* é uma espécie arbustiva, cresce em áreas degradadas e floresce de abril a setembro e frutifica de julho a outubro (DOURADO et al, 2013).

Para Gardwood (1989) o banco de sementes é formado por espécies herbáceas pioneiras, provindas provavelmente de diferentes locais e épocas. Thompson (2000) cita que o banco pode ser formado por sementes que permanecem quiescentes por um longo período, que são germinadas apenas quando condições favoráveis quebram a dormência, por isso muitas vezes as espécies do banco de sementes não são representadas na vegetação. Os dados obtidos nesse estudo corroboram com essas teorias, uma vez que a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente não reflete a composição florística das áreas amostradas.

Harper (1977) e Bossuyt et al. (2002) relatam que as espécies que compõem o banco de sementes, geralmente, são de estágio inicial de ambientes perturbados e de bordas de floresta e/ou clareiras. No entanto, a composição de espécies arbustivas e arbóreas do banco de semente encontrado difere da composição das áreas nos primeiros anos do processo sucessional (etapa 1).

Botrel et al. (2002) relatam que a distribuição e abundância de espécies dentro da floresta são fortemente influenciadas pelas variáveis ambientais. Além da predação (THOMPSON, 1987) e infecção por patógenos (CHEE-SANFORD et al, 2006). Fatores como temperatura, umidade, pH e características químicas e físicas do solo, podem alterar o banco de sementes do solo (FENNER, 1995). No entanto, dentre as variáveis do solo estudadas (umidade do solo, N MO, pH, P, K, Na, Ca, Mg, Al, Areia grossa, Areia Fina, Silte, Argila), o pH e o teor de alumínio foram as variáveis que promoveram maior explicação para avaliação da composição do banco de semente. Dentre as variáveis da vegetação (idade, dossel, riqueza e densidade), as variáveis que melhor explicaram a composição das espécies foram a idade e a riqueza de indivíduos arbustivo-arbóreo.

### 3.5 Conclusão

De acordo com os dados analisados, o número de indivíduos e a riqueza de espécies do banco de sementes não se mostraram boas variáveis para serem usadas em um índice que mede a qualidade do funcionamento de florestas secundárias, já que, a relação entre o número de indivíduos e a idade da floresta não é significativa e a relação entre a riqueza e a idade é fraca.

Já a relação do número de indivíduos arbóreos e de ervas com a idade da floresta é forte, bem como apresenta resultado semelhante quando categorizamos o processo sucessional. Sendo assim, as variáveis, número de indivíduos arbóreo e número de indivíduos de ervas podem ser recomendadas para serem usadas em índice que avaliará a qualidade do funcionamento de florestas secundárias de terra firme.

### 3.6 Referências

- ALMEIDA-CORTEZ, J.S. Dispersão e banco de sementes. In: **Germinação: do básico ao aplicado**. In: ALFREDO, G.F.; FABIAN B.. 2004, Porto Alegre: Artmed, pp. 225-235.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. **Oecologia**, v. 84, pp.314-325, 1990.
- ALVAREZ-AQUINO, C.; WILLIAMS-LINERA, G.; NEWTON, A. C. Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. **Biotropica**, v. 37, pp.337-342, 2005.

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, v. 161, n.20, pp. 105-12, 2009.
- ARAUJO, M., et al. Densidade e composição florística do banco de sementes do solo de florestas sucessionais na região do Baixo Rio Guamá, Amazônia Oriental. **Scientia forestalis**, pp. 115-130, 2001.
- AYRES, M. et al. **BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biomédicas**. 2007. Mamirauá. Belém, PA. 364 p.
- BRAGA, A.J.T. et al. Composição do banco de sementes de uma floresta semi decidual secundária considerando o seu potencial de uso para recuperação ambiental. **Revista Árvore**, v.32, n.6, pp.1089-1098, 2008.
- BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. O banco de sementes de um trecho de Floresta Atlântica Montana (São Paulo). **Revista Brasileira Biologia**, v.59, n.2, pp.319-328, 1999.
- BAIDER, C.; TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. The soil seed bank during Atlantic forest regeneration in southeast Brazil. **Revista Brasileira Biologia**, v.61, pp. 35-44, 2001.
- BAZZAZ, F.A.; PICKETT, S.T.A. The physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Ann Rev Ecol Syst** v.11, pp.287-310, 1980.
- BOSSUYT, B.; HEYN, M.; HERMY, M. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient. **Plant Ecology**, v.162, pp. 33-48, 2002.
- BOTREL, R.T. et al. Influência do solo e topografia sobre as variações da composição florística e estrutura da comunidade arbóreo-arbustiva de uma floresta estacional semidecidual em Ingaí, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, pp.195-213, 2002.
- CAIN, S. A. et al. Application of some phytosociological techniques to Brazilian rain forest. **American Journal of Botany**, v.43, pp. 911-941, 1956.
- CAPOBIANCO, J. et al. **Biodiversidade da Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios**. 2001. São Paulo: Instituto Socioambienta.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: CARSON, W.; SCHNITZER, S. A. **Tropical forest community ecology**, 2008. pp. 384-408. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing.
- CHEE-SANFORD, J. C. et al. Microorganisms influence seed-bank dynamics? **Weed Science**, v.54, n.3, pp. 575-587, 2006.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation** (2° ed.). 2001. UK: Plymouth.
- COIMBRA, J.L.M. et al. Mean square expected values: an essential analysis; **Cienc. Rural**, v. 36, n. 6, 2006.

- COLWELL, R. **EstimateS: Statitical Estimation of Species Richness and Shred Species from Samples**. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. 1997.
- COLWELL, R.; CODDINGTON, J. Estimating terrestrial biodiversity through estrapolation. In: **Biodiversity: Measurement and evaluation**. 1994, pp. 101-118. London: D.L. Hawksworth.
- COSTA, A. C. L. et al. Clima. In LISBOA, P. L. B. **Caxiuanã- Desafios Para A Conservação De Uma Floresta Nacional Na Amazônia**. 2009, p. 45-90. Belém: MPEG.
- COSTA, A. et al. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã, Volume 1 – Diagnóstico. In: **O Clima da Floresta Nacional de Caxiuanã**, 2012, pp. 108-114.
- COSTA, J.R.; MITJA, D. Bancos de sementes de plantas daninhas em Amazônia Central. **Revista Brasileira** n.3, p.298-303, 2009.
- COSTA, J. R.; MITJA, D.; LEAL FILHO, N. Bancos de sementes do solo em pastagens na Amazônia Central. **Pesquisa floretal brasileira**, Colombo, v.33, n.74, pp. 115-125, 2013.
- COSTA, J.R.; MITJA, D.; FONTES, J.R.A. Bancos de sementes de plantas daninhas em cultivos de mandioca na Amazônia Central. **Planta Daninha**, v.27, n.4, p.665-671, 2009.
- COSTA, J. R.; FONTES, A; MORAIS, R. R. **Banco de semente do solo em áreas naturais e cultivos agrícolas**, Embrapa Amazônia ocidental, 2013, 35p.
- DALLING, J.; SWAINE, M.; GARWOOD, N. Patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. 79, pp. 564-578.
- DALLING, J.W.; DENSLOW, J.S Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. **Journal of Vegetation Science**, v. 9. , pp. 669-678, 1998.
- DANIEL, O.; JANKAUSKIS, J. Avaliação de metodologia para o estudo do estoque de sementes do solo, em floresta de terra firme na Amazônia brasileira. **IPEF** v.41-42, pp.18-26, 1989.
- DOURADO, D. A. O.; CONCEIÇÃO, A. S.; SANTOS-SILVA, J. O gênero *Mimosa* L. (Leguminosae: Mimosoideae) na APA Serra Branca/Raso da Catarina, Bahia, Brasil. **Biota Neotropica**, v.13, n.4, pp. 225-240, 2013.
- DUFRÊNE, M.; LEGENDRE, P. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs**, v.67, pp. 345-366, 1997.
- EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo** / Centro Nacional de Pesquisa de Solos (2 ed.). Rio de Janeiro.1997.
- FACELLI, J.M.; CHESSON, P.; BARNES, N. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. **Ecology**, v. 86, pp.2998-3006, 2005.

- FENNER, M. Ecology of seed banks. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Org.). **Seed development and germination**. 1995. New York: Marcel Dekker,
- FERREIRA, L. V. et al. Similaridade de espécies arbóreas em função da distância em uma floresta ombrófila na Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Pará. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**. Cienc. Nat, v.6, pp. 295-306, 2011.
- FERREIRA, L.; SILVA, A.; ALMEIDA, S. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. Volume 1 – Diagnóstico. In: **Os tipos de vegetação de Caxiuanã**, 2012, pp. 132-152.
- FERREIRA, A.G.; BORGUETTI, F.F. **Germinação: do básico ao aplicado**. Ed. Artmed, 2004, 324 p.
- FONSECA, C. C. T. **Indicadores ambientais para funcionalidade ecológica em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia oriental**. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural da Amazônia/Museu Paraense Emílio Goeldi. 2016, 64p.
- GARWOOD, N. C. Tropical soil seed bank. In: A. Leck, V. T. Parke,; R. Simpson, **Ecology of seed banks**, 1989, pp. 149-209. California: Academic Press.
- GENTRY, A. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? **Ann. Missouri. Bot. Gard**, pp. 557-593, 1982.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. 2004, Porto Alegre, Brasil: Artmed Editora.
- GROMBONE-GUARATINI, M. T.; RODRIGUES, R. R. Seed bank and seed rain in a seasonal semideciduous forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v.18, pp. 759-774, 2002.
- GROMBONE-GARATINI, M.T; LEITÃO FILHO, H.F.; KAGEYAMA, P. Y. The seed bank of a gallery forest in Southeaster Brazil. **Braz. Arch. Boil Technol.**, v.47, n.5, pp. 793-797, 2004.
- GRIME, J.P. Seed banks in ecological perspective In: **Ecology of soil seed banks**. Editors: Leck, M.A.; Parker, V.T.; Simpson, R.L. 1989, San Diego, pp. 15-22.
- GUARIGUATA, M.; OSTERAG, R. Neotropical secondary forest sucession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v.148, pp. 185-206, 2001.
- HALL, J.; SWAINE, M. Seed stocks in Ghanaian soil. **Biotropica**, 12, pp. 256-263.
- HARPER, J.L. **Population biology of plant**. Academic Press, 1977, London.
- JBRJ. **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Disponível em:  
<<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em Junho de 2014. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2014.
- JOLY, C. A. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies de mata de galeria. In: Simpósio da Academia de Ciências de São Paulo –

- Perspectivas de Ecologia Teórica**, 1986, São Paulo. São Paulo: ACIESP, 1986. p. 19-38.
- KENT, M.; COKER, P. **Vegetation description and analysis**. 1992, London: John Wiley; Sons.
- LAU, A. V.; JARDIM, A. G. Composição e densidade do banco de sementes em uma floresta de várzea, Ilha do Combu, Belém-PA, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 4, n.3, p. 5-14, 2014.
- LEAL FILHO, N. **Caracterização do banco de sementes de três estádios de uma sucessão vegetal na Zona da Mata de Minas Gerais**. 1992 Dissertação (Mestrado em Ciência Florestal) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 116f.
- LEAL FILHO, N.; SENA, J.S.; SANTOS, G.R. Variações espaço-temporais no estoque de sementes do solo na floresta amazônica. **Acta Amazonica**, v.43, n.3, p.305-314, 2013.
- LEAL, E. C.; VIEIRA, I. C.; KATO, M. S. Banco de sementes em sistemas de produção de agricultura com queima e sem queima no município de Marapanim, Pará. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v.1, pp. 9-29, 2006.
- LEDUC, A. et al. Importance of spatial components in the analysis of forest cover variations. **Journal of Vegetation Science**.1992
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology** (3 ed.). 2012,(Elsevier Ed, USA.
- LISBOA, P. A Estação Científica Ferreira Pena / ECFPn. In: P. LISBOA, **Caxiuanã** 1997, pp. 23-52,. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LISBOA, P. **Natureza, Homem e Manejo de Recursos Naturais na Região de Caxiuanã, Melgaço**. 2002, Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LISBOA, P.; BEZERRA, M.; CARDOSO, A. L. **Caxiuanã: História Natural e ecologia de uma floresta nacional da Amazônia**. 2013, Belém: MPEG.
- MACIEL, S.; SOUZA, M. G. C.; PIETROBOM, M. R. Licófitas e monilófitas do Bosque Rodrigues Alves Jardim Botânico da Amazônia, município de Belém, estado do Pará, Brasil. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v.2, pp. 69-83, 2007.
- MARTINS, S. V. Banco de sementes como indicador de restauração de uma área degradada por mineração de caulim em Brás Pires, MG. **Revista Árvore**, v.32, pp. 1081-1088, 2008.
- MIRANDA, I.S.; MITJA, D.; SILVA, T.S. Mutual influence of forests and pastures on the seedbanks in the Eastern Amazon. **Weed Research**, v.49, p.499-505, 2009.
- MONACO, L.M.; MESQUITA, R.C.G.; WILLIAMSON, G.B. Banco de sementes de uma floresta secundária amazônica dominada por *Vismia*. **Acta Amazonica**, v.33, n.1, pp.41-52, 2003.
- MORAES, B. et al. Variabilidade de precipitação na floresta de caxiuanã. In P. I. Lisboa, **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia**, 2009, pp. 91-97. Belém: MPEG.

- PEÇANHA JÚNIOR, F.B. et al. Diversidade arbórea e do banco de sementes em uma floresta primária da Amazônia oriental. In: LISBOA, P.L.B. (Org.) **Caxiuanã, desafios para a conservação de uma Floresta Nacional na Amazônia**. 1ed. 2009, p.281-297. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- PERERA, G.A.D. Spatial heterogeneity of the soil seed bank in the tropical semi- deciduous forest at Wasgomuwa National Park, Sri Lanka. **Tropical Ecology**, v.46, pp. 79- 89, 2005.
- PEREIRA, Z.V.; KINOSHITA, L. S. Rubiaceae Juss. do Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema, MS, Brasil. **Hoehnea**, v.40, n.2, pp. 205-251, 2013.
- PEREIRA-DINIZ, S.G.; RANAL, M.A. Germinable soil seed bank of a gallery forest in Brazilian Cerrado. **Plant Ecology**, v. 183, pp.337-348, 2006.
- PIETROBOM, M. R. et al. Licófitas ocorrentes na Floresta Nacional de Caxiuanã, estado do Pará, Brasil: Lycopodiaceae e Selaginellaceae. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, Ciências Naturais, v.4, pp. 37-45, 2009.
- PUTZ, F.E.; APPANAH, S. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. **Biotropica**, v. 19, pp. 326-333, 1987.
- RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S. Restauração de florestas tropicais: subsídios para uma definição metodológica e indicadores de avaliação e monitoramento. In: L. E. DIAS,; J. W. MELLO, **Recuperação de áreas degradadas**, 1988, pp. 203-215. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa/SOBRAGE.
- SAULEI, S.M.; SWAINE, M.D. Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua, New Guinea. **Journal of Ecology**, v. 76, pp. 1133-1152, 1988.
- SENA, J.S.; FILHO, N.L.; EZAWA, H.K.H. Variações temporais e espaciais no banco de sementes de uma floresta tropical úmida amazônica. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, supl.1, pp.207-209, 2007.
- SILVA, A. C.; HIGUCHI, P.; PIFANO, D. S. Padrão Espacial e Estrutura de Espécies do Gênero *Miconia* Ruiz; Pav. (Melastomataceae) **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v.5, n.1, pp. 60-62, 2007.
- SIMPSON, R.L.; LECK, M.A.; PARKER, V.T. Seed banks: general concepts and methodological issues. Pp. 3-8. In: M.A. Leck, V.T. Parker; R.L. Simpson (eds). **Ecology of soil seed banks**. 1989. San Diego, Academic press.
- SOUZA, S. C. A. **Efeito das variáveis ambientais e da sazonalidade climática sobre a diversidade do banco de sementes do solo em uma floresta estacional decidual, sudeste do Brasil**. 2008. Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, 40 p.
- THOMPSON, K. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. **Journal of Biogeography**, v. 5, pp. 425-430, 1978.
- TEKETAY, D.; GRANSTRÖM, A. Soil seed banks in dry afro-montane forest of Ethiopia. **Journal of Vegetation Science**, v. 6, pp. 777-786, 1995.

- UHL, C.; CLARK, K. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. **Botanical Gazette**, v.144, pp. 419-425, 1983.
- UHL, C.; BUSCHBACHER, R.; SERRÃO, E.A.S. Abandoned pastures in Eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. **Journal of Ecology**, v.76, pp. 663-681, 1988.
- VIEIRA, I.C.G. **Forest succession after shifting cultivation in Eastern Amazonia**. 1996. Scotland. 205p. Tese (Doutorado) - University of Stirling
- VIEIRA, D.C.M. **Chuva de sementes, banco de sementes e regeneração natural sob três espécies de início de sucessão em uma área restaurada em Iracemópolis (SP)**. 2004. Dissertação de Mestrado, ESALQ/USP, Piracicaba, SP. 87p.
- YOUNG, K.R.; EWEL, J.J.; BROWN, B. J. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. **Vegetatio**, v.71, pp. 157-173, 1987.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 2009. New Jersey: Prentice-Hall.

## ANEXO

Anexo 1: Classificação por idade e etapa de sucessão das parcelas amostradas, com as siglas usadas nas análises, bem como as coordenadas geográficas das áreas.

<b>Parcela</b>	<b>Idade</b>	<b>Etapa</b>	<b>Coordenada</b>		
ua1	20	II	22M	450431	9807934
ua2	40	III	22M	450460	9807840
ua3	30	III	22M	450524	9807689
ua4	40	III	22M	450438	9807298
ua5	25	II	22M	450736	9806693
ua6	16	II	22M	451378	9805818
ua7	2	I	22M	451311	9805873
ua8	4	I	22M	451295	9805938
ua9	6	I	22M	451273	9805994
ua10	40	III	22M	451290	9806020
ua11	40	III	22M	452008	9805931
ua12	25	II	22M	452151	9806489
ua13	16	II	22M	452231	9806489
ua14	40	III	22M	452263	9806456
ua15	40	III	22M	451971	9806242
ua16	12	II	22M	451165	9805956
ua17	6	I	22M	451162	9805967
ua18	4	I	22M	451171	9805868
ua19	3	I	22M	451087	9895858
ua20	4	I	22M	451107	9805774
ua21	1	I	22M	451167	9805907
ua22	8	I	22M	451101	9805726
ua23	5	I	22M	451169	9805719
ua24	6	I	22M	451122	9805647
ua25	40	III	22M	451116	9805581
ua26	30	III	22M	451821	9806334
ua27	40	III	22M	452011	9805245
ua28	25	II	22M	452095	9804131
ua29	30	III	22M	451064	9806483
ua30	80	IV	22M	448627	9808014
ua31	14	II	22M	449310	9807814
ua32	80	IV	22M	448994	1807840
ua33	80	IV	22M	448894	9807731
ua34	2	I	22M	450723	9804521
ua35	1	I	22M	450759	9804552
ua36	3	I	22M	450729	9804465
ua37	5	I	22M	450789	9801761
ua38	1	I	22M	450464	9801085
ua39	5	I	22M	450450	9800923
ua40	2	I	22M	450785	9801387

Anexo 2: Famílias, espécies botânicas identificadas, e densidade de indivíduos amostrados distribuídos nas quatro etapas do processo sucessional (ET1=Etapa 1, Parcelas entre 1 e 10 anos; ET2=Etapa 2, entre 11 e 25 anos, ET3=Etapa 3, entre 26 e 45 anos e ET4=Etapa 4, referente às áreas controles) entre o período chuvoso (C) e seco (S).

Famílias	Nome científico	ET 1		ET 2		ET 3		ET 4	
		C	S	C	S	C	S	C	S
Fabaceae	<i>Abarema cochleata</i> (Willd.) Barneby; J.W.Grimes	0	0	0	1	0	1	0	0
Fabaceae	<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton; Killip	0	1	0	1	0	4	0	0
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp1.	0	1	0	0	0	0	0	0
Gentianaceae	<i>Adenolisianthus arboreus</i> (Spruce ex Progel) Gilg	0	1	0	17	0	1	0	0
Opiliaceae	<i>Agonandra brasiliensis</i> Miers ex Benth.; Hook.f.	0	3	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Alchornea discolor</i> Poepp.	0	0	10	2	0	2	0	0
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich.	3	6	57	1	2	1	0	0
Sapindaceae	<i>Allophylus divaricatus</i> Radlk.	0	0	0	1	0	4	0	0
Annonaceae	<i>Annona exsucca</i> DC.	2	5	3	9	8	25	0	2
Euphorbiaceae	<i>Aparisthium cordatum</i> (A.Juss.) Baill.	0	4	0	1	0	5	0	0
Nyctaginaceae	<i>Boerhavia diffusa</i> L.	2	3	0	0	0	9	0	2
Rubiaceae	<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum.	273	400	18	26	11	44	16	7
Rubiaceae	<i>Borreria remota</i> (Lam.) Bacigalupo; E.L.Cabral	259	165	24	65	16	97	0	4
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp	2	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria tenella</i> (Kunth) Cham.; Schltldl.	0	0	0	0	0	1	0	0
Rubiaceae	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey.	12	5	1	0	0	0	0	0
Moraceae	<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	0	0	0	0	0	1	0	0
Moraceae	<i>Brosimum lactescens</i> (S.Moore) C.C.Berg	0	2	0	0	0	0	0	0
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	10	0	0	0	0	2	0	0
Salicaceae	<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	1	1	3	2	5	10	0	0
Salicaceae	<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	0	1	1	0	1	0	0	0
Salicaceae	<i>Casearia javitensis</i> Kunth	0	3	0	0	1	4	0	3
Salicaceae	<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl ex Vent	0	1	0	1	2	6	0	0
Urticaceae	<i>Cecropia concolor</i> Willd.	2	85	0	71	0	97	0	50
Urticaceae	<i>Cecropia distachya</i> Huber	46	3	19	10	19	16	15	1
Fabaceae	<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Benth.	0	0	1	0	6	10	0	0
Gentianaceae	<i>Chelonanthus alatus</i> (Aubl.) Pulle	54	1	86	8	0	0	0	0
Menispermaceae	<i>Cissampelos andromorpha</i> DC.	0	0	0	0	0	1	0	0
Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i> L.	2	0	0	0	0	1	0	0
Melastomataceae	<i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	15	10	9	29	0	17	0	0
Rubiaceae	<i>Coccocypselum guianense</i> (Aubl.) K.Schum.	332	0	30	0	43	0	0	0
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	0	0	0	0	0	1	0	0
Commelinaceae	<i>Conceveiba guianensis</i> Aubl.	0	7	0	0	0	0	0	0
Boraginaceae	<i>Cordia multispicata</i> Cham.	130	0	1	0	13	0	2	0
Gentianaceae	<i>Coutoubea ramosa</i> Aubl.	0	0	9	15	0	1	0	0
Euphorbiaceae	<i>Croton matourensis</i> Aubl.	1	7	17	3	23	16	7	1
Euphorbiaceae	<i>Croton palanostigma</i> Klotzsch	0	0	0	1	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Cyperus laxus</i> Lam.	1845	1559	366	265	920	727	15	13

Fabaceae	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	0	26	0	1	0	6	0	0
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	0	0	0	1	0	1	0	0
Commelinaceae	<i>Dichorisandra hexandra</i> (Aubl.) C.B.Clarke	0	0	0	0	0	1	0	0
Fabaceae	<i>Dioclea virgata</i> (Rich.) Amshoff	0	0	6	2	4	1	0	0
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus dentatus</i> (Aubl.) Standl.	0	7	0	5	0	16	0	5
Dilleniaceae	<i>Doliocarpus spraguei</i> Cheeseman	8	5	4	5	7	10	0	0
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	2	4	0	1	0	1	0	0
Asteraceae	<i>Elephantopus scaber</i> L.	0	12	0	0	0	4	0	0
Asteraceae	<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex Wight	1	88	1	3	0	5	0	3
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp1 Cambess.	0	0	0	10	0	0	0	0
Myrtaceae	<i>Eugenia patrisii</i> Vahl	0	0	0	0	0	0	0	3
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hirta</i> L.	1	8	0	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	1	0	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Faramea</i> sp1	0	0	0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Geophila cordifolia</i> Miq.	7	27	6	1	2	6	0	0
Rhamnaceae	<i>Gouania pyrifolia</i> Reissek	0	0	0	2	0	4	0	0
Nyctaginaceae	<i>Guapira venosa</i> (Choisy) Lundell	0	0	0	1	0	0	0	0
Annonaceae	<i>Guatteria schomburgkiana</i> Mart.	0	2	0	0	0	1	0	1
Heliconiaceae	<i>Heliconia psittacorum</i> L.f.	0	0	0	0	1	1	0	0
Malvaceae	<i>Hibiscus furcellatus</i> Desr.	1	1	2	2	0	1	0	0
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	0	1	0	0	1	0	0	1
Cyperaceae	<i>Hypolytrum</i> sp	0	0	0	0	0	59	0	0
Lamiaceae	<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	132	9	62	7	67	8	6	0
Poaceae	<i>Ichnanthus panicoides</i> P. Beauv.	24	91	6	17	2	28	16	8
Fabaceae	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	0	1	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga edulis</i> Mart.	0	0	0	0	1	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga heterophylla</i> Willd.	1	0	1	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	0	0	0	0	1	0	0	0
Convolvulaceae	<i>Ipomoea setifera</i> Poir	0	0	0	0	2	0	0	0
Marantaceae	<i>Ischnosiphon obliquus</i> (Rudge) Körn.	1	0	0	0	1	0	0	0
Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D.Don	0	3	2	3	0	9	1	3
Melastomataceae	<i>Leandra</i> sp	97	0	23	0	24	0	0	0
Fabaceae	<i>Machaerium latifolium</i> Rusby	0	0	0	0	2	0	0	0
Fabaceae	<i>Machaerium microphyllum</i> (E.Mey.) Standl.	0	0	0	0	0	1	0	0
Apocynaceae	<i>Mandevilla hirsuta</i> (A.Rich.) K.Schum.	1	3	0	0	2	0	0	0
Apocynaceae	<i>Mandevilla scabra</i> (Hoffmanns. ex Roem.; Schult.) K.Schum.	0	0	0	0	1	0	0	0
Euphorbiaceae	<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	3	18	1	11	30	32	0	0
Marantaceae	<i>Maranta</i> sp1	0	0	0	0	1	0	0	0
Celastraceae	<i>Maytenus guyanensis</i> Klotzsch ex Reissek	0	0	1	0	3	0	0	0
Malvaceae	<i>Melochia arenosa</i> Benth.	70	24	25	11	13	33	0	3
Malvaceae	<i>Melochia hirsuta</i> Cav.	0	52	0	16	0	6	0	2
Convolvulaceae	<i>Merremia macrocalyx</i> (Ruiz; Pav.) O'Donell	0	0	0	0	0	1	0	0
Lamiaceae	<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze	0	0	0	0	0	0	0	1
Melastomataceae	<i>Miconia alata</i> (Aubl.) DC.	0	10	0	0	0	0	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	16	1	22	0	17	0	0	0

Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp1 Gleason	0	0	0	2	0	13	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia grandifoliata</i> R.Goldenb.; Michelang.	0	7	0	2	0	15	0	2
Melastomataceae	<i>Miconia gratissima</i> Benth. ex Triana	2	4	4	5	2	44	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana	0	0	0	2	0	17	0	0
Melastomataceae	<i>Miconia pyrifolia</i> Naudin	0	7	0	15	0	26	0	9
Melastomataceae	<i>Miconia splendens</i> (Sw.) Griseb.	622	292	235	227	397	506	53	28
Asteraceae	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	0	4	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa guilandinae</i> (DC.) Barneby	0	0	0	0	0	1	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa pigra</i> L.	0	2	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa pudica</i> L.	0	3	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Mimosa sensitiva</i> L.	1	1	1	1	13	6	0	0
Myrtaceae	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	2	1	0	0	0	0	0	1
Myrtaceae	<i>Myrcia sylvatica</i> D.C	0	1	0	0	0	1	0	0
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp1	0	0	0	1	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Oldenlandia corymbosa</i> L.	2	28	0	3	0	0	1	2
Ochnaceae	<i>Ouratea racemiformis</i> Ule.	0	0	0	0	1	0	0	0
Poaceae	<i>Panicum condensatum</i> Bertol.	94	216	14	57	5	101	1	1
Poaceae	<i>Paspalum parviflorum</i> Rhode ex Flüggé	0	2	0	0	0	1	0	0
Poaceae	<i>Paspalum pilosum</i> Lam.	157	104	22	29	24	33	0	4
Poaceae	<i>Paspalum virgatum</i> L.	0	5	0	1	0	1	0	0
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	0	0	0	0	0	4	0	0
Passifloraceae	<i>Passiflora glandulosa</i> Cav.	0	0	0	1	0	0	0	0
Sapindaceae	<i>Paullinia pinnata</i> L.	0	1	0	2	0	0	0	1
Piperaceae	<i>Peperomia obtusifolia</i> (L.) A.Dietr.	5	0	0	0	0	0	0	1
Piperaceae	<i>Peperomia pellucida</i> (L.) Kunth	0	0	0	0	0	0	0	1
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus niruri</i> L.	99	277	5	5	1	103	1	36
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus orbiculatus</i> Rich.	2	9	0	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Physalis angulata</i> L.	0	5	0	0	0	0	0	0
Piperaceae	<i>Piper umbellatum</i> L.	0	1	0	4	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass	0	2	0	0	0	0	0	0
Sapotaceae	<i>Pouteria subsessilifolia</i> Cronquist	0	1	0	0	0	4	0	0
Burseraceae	<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	0	0	0	0	0	2	0	0
Rubiaceae	<i>Psychotria colorata</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	0	0	0	0	0	1	0	0
Rubiaceae	<i>Psychotria hoffmannseggiana</i> (Willd. ex Schult.) Müll.Arg.	0	1	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Psychotria mapourioides</i> DC.	0	0	0	0	1	0	0	0
Rubiaceae	<i>Psychotria poeppigiana</i> Müll. Arg.	1	0	0	0	0	0	0	0
Cyperaceae	<i>Rhynchospora cephalotes</i> (L.) Vahl	0	2	0	0	1	24	0	0
Cyperaceae	<i>Rhynchospora ciliata</i> (Vahl) Kük.	0	9	0	2	0	0	0	4
Asteraceae	<i>Rolandra fruticosa</i> (L.) Kuntze	0	1	0	0	0	0	0	0
Rubiaceae	<i>Sabicea amazonensis</i> Wernham	0	14	0	2	0	46	0	2
Rubiaceae	<i>Sabicea aspera</i> Aubl.	1	2	0	0	0	0	0	0
Ochnaceae	<i>Sauvagesia erecta</i> L	0	5	0	6	0	8	0	5
Cyperaceae	<i>Scleria gaertneri</i> Raddi	0	0	0	0	5	0	0	0
Selaginellaceae	<i>Selaginella conduplicata</i> Spring	100	363	63	593	23	540	7	0
Fabaceae	<i>Senna latifolia</i> (G.Mey.) H.S.Irwin; Barneby	0	0	0	3	2	0	0	0

Fabaceae	<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin; Barneby	0	1	0	1	0	1	0	0
Malvaceae	<i>Sida cordifolia</i> L.	0	1	0	0	0	0	0	0
Malvaceae	<i>Sida rhombifolia</i> L.	0	5	0	5	0	0	0	1
Siparunaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aublet	0	5	0	0	0	2	0	0
Solanaceae	<i>Solanum acanthodes</i> Hook.f.	0	0	0	0	1	0	0	0
Solanaceae	<i>Solanum campaniforme</i> Roem.; Schult.	1	0	0	0	0	1	0	0
Solanaceae	<i>Solanum crinitum</i> Lam.	0	0	0	0	0	1	0	0
Solanaceae	<i>Solanum grandiflorum</i> Ruiz; Pav.	0	1	0	1	0	2	0	1
Solanaceae	<i>Solanum jamaicense</i> Mill.	0	0	0	2	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	0	1	0	0	0	0	0	0
Asteraceae	<i>Sphagneticola trilobata</i> L. Pruski.	21	2	0	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	0	0	1	0	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Tachigali paraensis</i> (Huber) Barneby	0	0	1	2	0	1	0	0
Bignoniaceae	<i>Tainaecium bilabiatum</i> (Sprague) L.G.Lohmann	1	0	0	0	3	0	0	0
Asteraceae	<i>Tilesia baccata</i> (L.f.) Pruski	13	1	0	0	1	6	0	0
Eriocaulaceae	<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.	39	46	10	9	25	38	8	5
Linderniaceae	<i>Torenia crustacea</i> (L.) Cham.; Schltld	69	257	10	22	2	64	0	13
Burseraceae	<i>Trattinnickia rhoifolia</i> Willd.	0	0	0	0	0	1	0	0
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	35	89	1	23	2	51	0	9
Poaceae	<i>Trichantheium nervosum</i> (Lam.) Zuloaga; Morrone	0	14	0	2	0	0	0	3
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i> L.	0	82	0	3	0	2	0	104
Asteraceae	<i>Unxia camphorata</i> L.f.	27	51	0	0	1	0	0	0
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	0	0	0	0	0	1	0	0
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Triana; Planch.	2	1	0	3	0	2	0	2
Hypericaceae	<i>Vismia cayennensis</i> (Jacq.) Pers.	0	1	0	0	0	1	0	0
Hypericaceae	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	54	22	27	8	51	72	1	10
Hypericaceae	<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	0	12	2	7	17	60	0	1
Lamiaceae	<i>Vitex triflora</i> Vahl	0	4	0	0	0	4	0	0
Malvaceae	<i>Waltheria indica</i> L.	0	36	0	1	0	0	0	0
Haemodoraceae	<i>Xiphidium caeruleum</i> Aubl.	0	0	1	0	0	0	0	0
Rutaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	0	1	0	2	0	0	0	0
Fabaceae	<i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers.	0	2	0	0	0	1	0	0

## **CAPÍTULO IV**

### **A MACROFAUNA DO SOLO COMO INDICADOR DA QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES**

#### **4. A MACROFAUNA DO SOLO COMO INDICADOR DA QUALIDADE DO FUNCIONAMENTO DO ECOSISTEMA EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES**

##### **Resumo**

A macrofauna é considerada um dos principais indicadores biológicos da qualidade do solo, que, em conjunto com os atributos físicos e químicos, refletem os processos que atuam nos ecossistemas. O objetivo desse estudo foi comparar a macrofauna do solo dentro de uma cronossequência de floresta secundária de terra firme e floresta primária, e entre o período seco e chuvoso. Foram amostradas 37 áreas de floresta secundária com idades entre 1 e 40 anos, com tamanho médio de 0,75 hectares, e três áreas de floresta primária. A coleta de solo seguiu a metodologia do Programa “Tropical Soil Biology and Fertility” (TSBF) e foram aplicados três TSBF em cada área em profundidades de 0-10 cm e 10-20 cm. Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso. As variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte, argila total e umidade) e variáveis da vegetação (dossel, densidade e riqueza), também foram quantificadas. Para uma melhor compreensão das relações entre as variáveis bióticas e abióticas os dados foram analisados e discutidos em uma abordagem contínua e outra categórica, classificando as áreas em quatro grupos de acordo com idade da floresta secundária (etapa 1-0 a 10 anos; etapa 2- 10 a 25; etapa 3- 26 a 40; etapa 4- floresta primária). O número total de indivíduos coletados foi de 46070, classificados em 30 grupos taxonômicos, sendo isoptera (48%), formicidae (25%) e oligochaeta (9%) os grupos mais abundantes. Observou-se um aumento do número de indivíduos com o aumento da idade da floresta secundária. Já a riqueza de grupos da macrofauna não apresentou relação com a idade. Houve uma diferença significativa do número de indivíduos e da riqueza em relação às etapas do processo sucessional, sendo a menor média da densidade observada na etapa 1 e a menor riquezas na etapa 4 (floresta primária). As variáveis ambientais que melhor explicam a composição da macrofauna são a idade da floresta secundária, abertura do dossel, pH do solo, Ca e Mg. Verificou-se que as variáveis ambientais estudadas explicam 86% da variabilidade dos grupos da macrofauna. No entanto, a variabilidade das variáveis ambientais explica muito pouco a variabilidade dos grupos funcionais (decompositores, herbívoros, predadores, indivíduos sociais), enquanto que a inversa é muito mais explicativa, com variação dos grupos funcionais da macrofauna explicando cerca de 51% da variáveis ambientais do solo. Os dados demonstram que a partir

do oitavo ano pós-distúrbio, a macrofauna edáfica já se assemelha a composição da floresta primária. Concluindo, o uso da macrofauna como bioindicador da qualidade do ambiente demonstrou ser uma boa estratégia para o monitoramento das florestas secundárias, visando à conservação destes habitats e do manejo correto de seus recursos naturais.

**Palavras chave:** Amazônia. Biodiversidade. Fauna edáfica. Capoeiras. Manejo.

## **THE SOIL MACROFAUNAL AS AN INDICATOR OF QUALITY OF ECOSYSTEM FUNCTIONING IN PRIMARY AND SECONDARY FORESTS OF DIFFERENT AGES**

### **Abstract**

The macrofauna is considered one of the main biological indicators of soil quality, which together with the physical and chemical attributes reflect the processes that act on ecosystems. The objective of this study was to compare soil macrofauna in a chronosequence of upland secondary forest and primary forest, and between the dry and rainy season. 37 secondary forest areas with aged 1-40 years and three areas of primary forest were sampled. The soil collection follows the methodology of program "Tropical Soil Biology and Fertility" (TSBF) and were applied three TSBF in each area at depths of 0-10 cm and 10-20 cm. Six campaigns were conducted, three in the dry season and three in the rainy season. The soil physicochemical variable (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Coarse sand, fine sand, silt, the total clay and humidity) and vegetation variable (canopy density and richness), also were quantified. For a better understanding of the relationships between biotic and abiotic variables data were analyzed and discussed in an approach continues and other categorical, classifying areas into four groups according to age of the secondary forest (stage 1-0 to 10 years; stage 2 – 10 to 25; stage 3 26 to40; stage 4 primary forest). The total number of collected individuals was 46070, classified into 30 taxonomic groups, in which isoptera (48%), formicidae (25%) and Oligochaeta (9%) were the most abundant groups. we observed an increase in the number of individuals with increasing age of the secondary forest. Already the richness of macrofaunal groups showed no relationship with age. There was a significant difference in the number of individuals and richness in relation to successional stages of the process, and the lowest average density observed in stage 1 and the lowest richness in stage 4 (primary forest). The environmental variables that best explains the composition of the macrofaunal are the age of secondary forest, canopy opening, soil pH, Ca and Mg. It was verified that the

environmental variables studied explain 86% of the variability of macrofaunal groups. However, the variability of the environmental variables explains very little variability of functional groups (decomposers, herbivores, predators, social individuals) whereas the reverse is more explanatory with a variation of functional macrofaunal groups explaining about 51% of soil environmental variables. The data show that from the eighth post-disturbance year, the soil macrofauna already resembles the composition of the primary forest. In conclusion, the use of macrofaunal as environmental quality bioindicator proved to be a good strategy for the monitoring of secondary forests, aiming the conservation of these habitats and the correct management of natural resources.

**Keywords:** Amazon. Biodiversity. soil fauna. Capoeira. Management.

#### **4.1 Introdução**

Em geral, os solos da região amazônica são caracterizados por umidade excessiva, temperatura elevada, alto grau de acidez e baixo suprimento de nutrientes, o que por vezes, torna-se fator limitante para a produtividade e sustentabilidade ambiental (FEARNSIDE et al., 2009). Neste contexto, através da decomposição, a cobertura vegetal desenvolve papel fundamental na disponibilidade de nutrientes para o solo, além de permitir uma menor oscilação de temperatura e manter a umidade do solo (CORREIA; OLIVEIRA, 2000; CORREIA; ANDRADE, 2008).

A decomposição dos resíduos orgânicos oriundos da cobertura vegetal ocorre principalmente pela ação em conjunto de micro-organismos e invertebrados do solo (meso e macrofauna). Os organismos da macrofauna trituram, ingerem e redistribuem a matéria orgânica na superfície e perfil do solo, criando melhores condições para uma decomposição mais eficiente pela comunidade microbiana (MOREIRA et al., 2010; LAVELLE; SPAIN 2001). Neste sentido, uma comunidade de invertebrados edáficos mais diversa e abundante pode aumentar a fertilidade do solo nos ecossistemas florestais (LAVELLE; SPAIN, 2001; BARETTA et al., 2011).

Os micro-organismos, a mesofauna e a macrofauna são os principais indicadores biológicos da qualidade do solo, que, em conjunto com os atributos físicos e químicos, refletem os processos que ali ocorrem (BASTIDA et al., 2008; BARETTA et al., 2010). A

qualidade do solo é definida como a capacidade do ecossistema em sustentar a produtividade biológica, manter a qualidade ambiental e promover a saúde das plantas e animais.

Entende-se por macrofauna os organismos que utilizam o solo para sua sobrevivência, em pelo menos um estágio de vida e possuam tamanho corporal acima de 2 mm (CORREIA; OLIVEIRA, 2000). É compreendida por mais de 20 grupos taxonômicos tais como: formigas (Formicidae), cupins (Isoptera), besouros (Coleoptera), minhocas (Oligochaeta), aranhas (Araneae), piolho de cobra (Diplopoda), lacraias (Chilopoda), grilos (Orthoptera), opiliões (Opiliones), baratas (Blattodea), tatuzinhos (Isopoda), larvas de dípteros (Diptera), percevejos (Hemiptera), cigarras (Homoptera), pseudo-escorpiões (Pseudoscorpiones), escorpiões (Scorpiones), caracóis e lesmas (Gastropoda), entre outros (LAVELLE; SPAIN, 2001; BROWN et al., 2009).

A avaliação da macrofauna do solo como indicador biológico é de certa forma fácil, pois os métodos são baseados na identificação e contagem dos indivíduos. Entretanto, podem ser parâmetros “frágeis”, se a época do ano da coleta não for considerada, já que as populações de fauna do solo são sazonais e a sua sobrevivência é extremamente dependente da presença de habitats específicos (DORAN; PARKIN, 1996).

A estrutura e a abundância da comunidade da macrofauna do solo são sensíveis ao tipo de cobertura vegetal (LAVELLE et al., 1992), as características químicas e físicas do solo e as condições climáticas (MERLIM et al., 2005). Para alguns autores, a macrofauna é mais bem conservada quando o sistema derivado (pós-distúrbio) tem uma estrutura similar àquela do sistema original (DECAENS, 1994; FRAGOSO et al., 1997). Na Amazônia Peruana, Lavelle e Pachanasi (1989) observaram uma mudança drástica na biomassa e na diversidade da macrofauna edáfica após a formação de pastos e culturas anuais.

Segundo Storck e Eggleton (1992) a diversidade das espécies da fauna do solo é proporcionalmente maior em floresta tropical do que em áreas agrícolas. Observação que também foi feita por Rapoport (1968), sugerindo que o microclima, originado pelas florestas pode influenciar a composição e abundância da macrofauna (RAPOPORT, 1968).

Estudos que avaliam o comportamento da macrofauna do solo ao longo do processo sucessional com a metodologia de cronossequência ainda são escassos. No entanto, alguns trabalhos se propuseram a avaliar a macrofauna do solo em áreas de florestas secundárias

utilizando apenas uma etapa do processo sucessional ou no máximo duas, como os estudos de Tapia-Coral (2004), Barros et al. (2007) e Yankelevich (2004).

Para Rousseau et al.(2011) o manejo da floresta secundária na Amazônia pode auxiliar na conservação e na restauração da diversidade da macrofauna, preservando a qualidade do solo e diminuindo a pressão sobre as floresta. Com isso, o objetivo desse estudo foi comparar a macrofauna do solo em uma floresta primária e em uma cronossequência de floresta secundária com idades de 1 a 40 anos, entre o período seco e chuvoso, na Floresta Nacional de Caxiuanã, no Estado do Pará.

## **4.2 Material e Métodos**

### **4.2.1 Área de estudo**

A área de estudo foi a Estação Científica Ferreira Penna, localizada na Floresta Nacional de Caxiuanã (1°13'86"S; 48°17'41.18"W) (Figura 4.1), nos municípios de Portel e Melgaço. O clima da ECFPn, é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático "Am" de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média do ar oscila em torno de 26,7 °C, com mínima de 22 °C e máxima de 32 °C (COSTA et al., 2012). A precipitação anual média é de 1960 mm, não ultrapassando 3000 mm (MORAES et al., 2009; COSTA et al. 2009). Climatologicamente, o período chuvoso esta compreendido de janeiro a junho, e o período mais seco, de julho a dezembro.

Dentre os diversos ambientes registrados na Flona de Caxiuanã, a Floresta de Terra Firme é a vegetação predominante, destacando-se também fragmentos isolados de florestas secundárias (capoeiras), resultado da ação antrópica (LISBOA et al., 1997; FERREIRA et al., 2012).

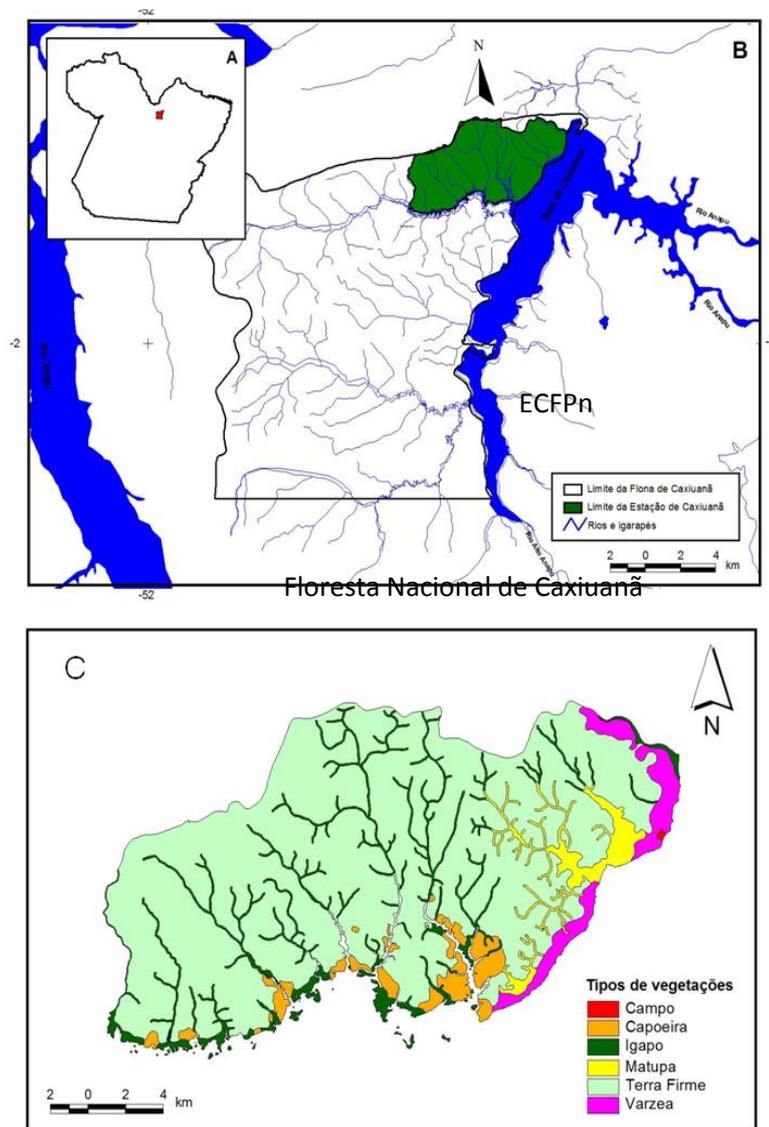


Figura 351: Localização da FLONA-Caxiuanã no estado do Pará (A); posição da ECFPn em relação à FLONA-Caxiuanã (B) e os principais tipos de vegetações da ECFPn (C) Fonte: Ferreira et al. (2012)

#### 4.2.2 Histórico de uso da área

No passado, a área de estudo, apresentou uma ocupação indígena, sendo ocupada nos dias atuais por uma população miscigenada, cujas principais atividades são a agricultura, pesca, caça e coleta de produtos florestais e não florestais (LISBOA et al., 2013).

A região da Baía de Caxiuanã, local desse estudo, é ocupada por 24 famílias, com um total de 110 pessoas, cuja principal fonte de renda é a agricultura de subsistência (LISBOA et al., 2013). A agricultura é praticada no sistema de corte e queima, com pousio que varia de 2 a 8 anos, dependendo do número e do tamanho das famílias que fazem uso das áreas.

### 4.2.3 Coleta de dados

Para o estudo foram selecionadas 37 áreas de florestas secundárias de diferentes idades e três áreas de floresta primária. O tempo de abandono destas capoeiras varia entre 1 e 40 anos (anexo 1) e o histórico de uso da terra é semelhante, com derrubada da floresta para a implementação da agricultura no método de corte e queima, sem uso de fertilizantes. O tempo médio de pousio de 4 anos, sendo a área abandonada após 6 ciclos, em média.

Em cada área, a cada excursão, dentro de uma parcela de 20 x 20 m, através do método do Programa “Tropical Soil Biology and Fertility” (TSBF) (ANDERSON; INGRAM, 1993), foram coletadas seis amostras de solo para avaliação da comunidade da macrofauna. Esse método consiste na triagem manual da macrofauna da serapilheira e de monólitos de solo (25 x 25 cm de lado), que são retirados utilizando-se um gabarito de ferro. Nesse estudo foram retirados monólitos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade. Foram realizadas seis coletas, sendo três coletas no período chuvoso e três no período seco.

Os monólitos e as amostras de serapilheira foram colocados em sacos plásticos e transportados para o laboratório. Em seguida, realizou-se a triagem manual dos indivíduos visíveis a olho nu, que foram separados e fixados em álcool 70%. Após este processo os indivíduos foram identificados em grupos taxonômicos, com auxílio de microscópio estereoscópico.

Para a identificação taxonômica do material coletado foram utilizados o trabalho de Barnes (2005) e diversas chaves de identificação. Os invertebrados foram separados taxonomicamente em (\*grupo taxonômico): Diplopoda<sup>c</sup>, Chilopoda<sup>c</sup>, (Myriapoda<sup>sc</sup>); Collembola<sup>o</sup> (Entognatha<sup>c</sup>); Araneae<sup>o</sup>, Acari<sup>o</sup>, Scorpiones<sup>o</sup>, Opiliones<sup>o</sup>, Pseudoescorpionida<sup>o</sup> (Arachnida<sup>c</sup>); Gastropoda, Pulmonata<sup>sc</sup> (Mollusca<sup>F</sup>); Diplura<sup>o</sup> (Entognatha<sup>c</sup>); Isoptera<sup>o</sup>, Thysanoptera<sup>o</sup>, Neuroptera<sup>o</sup> (Insecta<sup>c</sup>); Lepidoptera<sup>o</sup>, Diptera<sup>o</sup>, Hymenoptera<sup>o</sup>, Coleoptera<sup>o</sup> (Endopterygota<sup>so</sup>); Heteroptera<sup>so</sup>, homoptera<sup>so</sup> (Hemiptera<sup>o</sup>), Mantodea<sup>o</sup>, Hemiptera<sup>o</sup> (Pterygota<sup>sc</sup>); Oniscoidea<sup>so</sup> (Isopoda<sup>o</sup>); Oligochaeta e a Família Enchytraeidae. A ordem Hymenoptera foi separada em Formicidae e outros Hymenoptera; a Ordem Orthoptera foi separada em Blattodea e outros Orthoptera; as Ordens Diptera, Coleoptera, foram separadas em estágio adulto e imaturo por existir grande diferenciação no hábito alimentar e no habitat entre estes dois estádios de vida.

Após a classificação em grupos taxonômicos, os *taxas* foram reunidos nos seguintes grupos funcionais (Tabela 4.1): Decompositores, Predadores e Herbívoros, de acordo com o hábito alimentar predominante em cada grupo (BARNES, 2005). A designação de “outros grupos” foi dada para aqueles cujo hábito alimentar não pôde ser determinado ao nível de ordem. O grupo “Sociais” reuniu os grupos taxonômicos Formicidae e Isoptera.

Tabela 14: Composição dos grupos funcionais selecionados para este estudo segundo Barnes (2005).

<b>Decompositores</b>	<b>Predadores</b>	<b>Herbívoros</b>	<b>Sociais</b>	<b>Outros grupos</b>
Diplopoda	Araneae	Homoptera	Formicidae	Blattodea
Larvas Diptera	Scorpiones	Thysanoptera	Isoptera	Coleoptera
Enchytraeidae	Opiliones	Orthoptera		Larvas Coleoptera
Isopoda	Pseudoescorpionida	Heteroptera		Diptera
Oligochaeta		Oniscoidea		outros
Collembola	Neuroptera			Hymenoptera
Lepidoptera	Chilopoda			Pulmonata
Larva	Diplura			Hemiptera
Lepidoptera				Heteroptera
	Mantodea			
	Acari			

Nos mesmos pontos de coleta dos monólitos, foram retiradas amostras de solo utilizando-se um tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade para avaliação da umidade. A umidade gravimétrica foi expressa em porcentagem e obtida conforme a fórmula:  $U_g = 100 (\text{Peso úmido} - \text{Peso seco}) / \text{Peso seco}$  (EMBRAPA, 1997).

Também foram retiradas amostras de solo para avaliação dos atributos químicos e físicos. As análises foram realizadas no laboratório de solo da EMBRAPA Amazônia Oriental, onde foram quantificados a matéria orgânica no solo, fertilidade (K, P, Na, Ca, Mg, Al), N, pH e granulometria (Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total).

A amostragem da abertura de dossel foi feita com auxílio de uma câmera fotográfica digital. Para o cálculo foi utilizado o programa ImageJ, no qual a proporção de pixels é calculada após conversão da imagem original para preto e branco, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco. Com isso, obtém-se a porcentagem de área coberta ou aberta. Para cada parcela obteve-se a média da abertura do dossel a partir de cinco imagens.

#### 4.2.4 Análise dos dados

A fim de verificar qual o melhor método para a análise das variáveis bióticas e abióticas das florestas secundárias a variável idade foi usada como uma variável contínua e como uma variável discreta, onde a categorização seguiu o sugerido por Chazdon (2008). Nessa classificação as florestas secundárias foram separadas de acordo com a idade em quatro etapas:

*Etapa 1 - Iniciação*, correspondente à primeira década após o distúrbio, fase caracterizada pela colonização de espécies intolerantes e tolerantes à sombra, da germinação de sementes internas e externas ao sistema, rebrote de indivíduos remanescentes, alta mortalidade das herbáceas, rápido crescimento em altura e diâmetro de espécies lenhosas e pelo estabelecimento de espécies dispersas por aves e morcegos;

*Etapa 2- Exclusão de caules*, período entre 11 e 25 anos pós-abandono, caracterizada pela diminuição da abertura do dossel, alta mortalidade de arbustos e lianas, declínio de espécies pioneiras de vida curta e a supressão de espécies intolerantes à sombra no sub-bosque e sub-dossel;

*Etapa 3- Reiniciação do sub-bosque*, a partir de 26 anos pós-abandono, caracterizada pela alta mortalidade de pioneiras de vida longa e de espécies intolerantes à sombra, formação de clareiras aumentando a heterogeneidade de luz no sub-bosque, maturidade reprodutiva de espécies de dossel e sub-dossel e pelo surgimento de plântulas;

*Etapa 4* que se refere às áreas controles de floresta primária sem intervenção humana.

A abundância relativa foi expressa como a porcentagem do número de indivíduos por m<sup>2</sup> do táxon em relação ao número total de indivíduos. Seguiu-se a fórmula:

$$\text{Abundância (número médio de indivíduos por m}^2\text{)} = \frac{\text{Total t} * 100}{\text{Tinv.}}$$

Onde: Total t = Total de indivíduos por m<sup>2</sup> daquele táxon para a coleta n

Tinv. = Total de invertebrados por m<sup>2</sup> da coleta n

n = época de coleta

Os grupos foram classificados em categorias de abundância de acordo com os valores da Tabela 4.2.

Tabela 15: Classificação dos grupos em categorias de abundância (MERLIM, 2005).

<b>Faixa de abundância Relativa</b>	<b>Classes</b>
< 2 %	Raros
2 a 10 %	Ocasionais
10 a 50 %	Abundantes
> 50 %	Dominantes

Para avaliar possíveis mudanças da macrofauna do solo nos diferentes tratamentos (capoeiras de diferentes idades) foi utilizado o índice V de Wardle (1995). Este índice é uma relação entre as abundâncias na área controle (C) com as áreas tratamentos.

$$V = (2MA / MA + MNA) - 1$$

Onde: V = índice de mudança;

MA= biomassa ou densidade do grupo em questão na área impactada;

MNA=biomassa ou densidade na área controle.

O índice varia de -1 a 1, com o valor 0 indicando abundâncias iguais nos diferentes ambientes. Pela aplicação do índice foram estabelecidas categorias para expressar a inibição ou estimulação dos grupos em resposta ao tratamento (Tabela 4.3).

Tabela 16: Categorias de inibição e estimulação dos grupos da macrofauna do solo em resposta ao tratamento (WARDLE, 1995).

<b>Categoria</b>	<b>Símbolo</b>	<b>Índice V</b>
Inibição extrema	IE	$V < -0,67$
Inibição moderada	IM	$-0,33 > V > -0,67$
Inibição leve	IL	$-0,05 > V > -0,33$
Sem alteração	SA	$-0,05 < V < 0,05$
Estimulação leve	EL	$0,05 < V < 0,33$
Estimulação moderada	EM	$0,33 < V < 0,67$
Estimulação extrema	EE	$V > 0,67$

A variação do número de indivíduos e da riqueza de grupos (variáveis dependentes) foram relacionados à idade das áreas de estudo (variável independente) usando modelos de regressão linear simples (GOTELLI; ELLISON, 2004).

As diferenças entre as variáveis dependentes (número de indivíduos e riqueza), entre as quatro etapas sucessionais, foram testadas usando um modelo de análise de variância simples (ANOVA de um fator), que permite analisar amostras com tamanho diferentes (AYRES et al. 2007). Para diminuir o efeito do desbalanceamento do tamanho das amostras optou-se pelo soma de quadrados tipo III (COIMBRA et al. 2006). Quando o valor obtido na ANOVA foi significativo, o teste a posteriori de tuckey foi aplicado para identificar quais diferenças par a par são significativas (ZAR, 2009). Quando os pressupostos da análise não foram atingidos (amostras independentes, homogeneidade das variâncias, resíduos com distribuição normal) o teste equivalente não paramétrico Kruskal–Wallis e o teste posteriori Dunnett foram usados (ZAR, 2009).

O Teste t de Student, ou equivalente não paramétrico Teste t com variâncias separadas, foi usado para verificar diferenças no número de indivíduos e riqueza de grupos (variáveis dependentes) entre o período seco e chuvoso (tratamento) (ZAR, 2009).

A composição da comunidade nas quatro etapas de estágios sucessionais foi comparada através da análise de MANOVA baseada no índice de similaridade de Bray Curtis (ZAR, 2009). Para ordenar a composição dos grupos usou-se o Método de Escalonamento Não-Métrico Multidimensional (NMDS). Este é um método baseado em uma matriz de distância, computada por uma medida de distância ou de similaridade, em que o algoritmo busca localizar os pontos de dados em duas ou mais dimensões (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). A NMDS foi realizada com as seguintes configurações: distância de medida de Sorensen (Bray-Curtis), melhor solução em duas dimensões e critério para estabilização = 0,000001.

A análise BIOENV (CLARKE; WARWICK, 2001) foi utilizada para identificar quais variáveis ambientais tem maior influência no padrão da comunidade da macrofauna. As correlações de Mantel entre matrizes foram usadas para avaliar a interdependência entre a desempenho dos grupos e os diferentes conjuntos de dados ambientais (LEDUC et al., 1992).

A correlação e a relação entre os dados bióticos e os dados ambientais foram analisadas por meio da Análise de Correlação Canônica e Análise de redundância canônica. A Análise de correlação canônica (CCorA) (HOTELLING, 1936), difere da Análise de redundância canônica (RDA), da mesma forma como correlação linear difere de regressão linear simples. Na CCorA, as duas matrizes estão sob a consideração de correlação e são tratadas de um modo simétrico, ao passo que, na RDA, a matriz Y é considerada dependente de uma matriz

X explicativa (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). CCorA é mais adequada para fins exploratórios nos casos em que os dois grupos de variáveis são susceptíveis de influenciar o outro, o que pode muitas vezes ocorrer em sistemas ecológicos reais (BORCARD et al., 2011; LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). Já a RDA é mais inferencial, isto é, orientado para explicar a variação das variáveis de resposta por meio de uma combinação linear explicativa de variáveis. As duas abordagens são complementares, apesar de cumprirem diferentes objetivos da pesquisa (BORCARD et al., 2011).

Os pacotes estatísticos utilizados foram: R® v. 3.2.0; PRIMER ® v.6Beta; Statistica® v.7 . 2.4.1. PC-ORD®. V. 5.15. Todas as análises foram conduzidas respeitando-se a premissa de homogeneidade de variâncias, sendo realizada a transformação logarítmica dos dados [ $\log(X + 1)$ ], quando necessário. O nível significância foi fixado em 0,05.

### 4.3 Resultados

#### *Riqueza e composição da macrofauna do solo*

O número total de indivíduos coletados foi de 46.070, classificados em 30 grupos taxonômicos, sendo isoptera (48%), formicidae (25%) e oligochaeta (9%) os grupos mais abundantes (Figura 4.2).

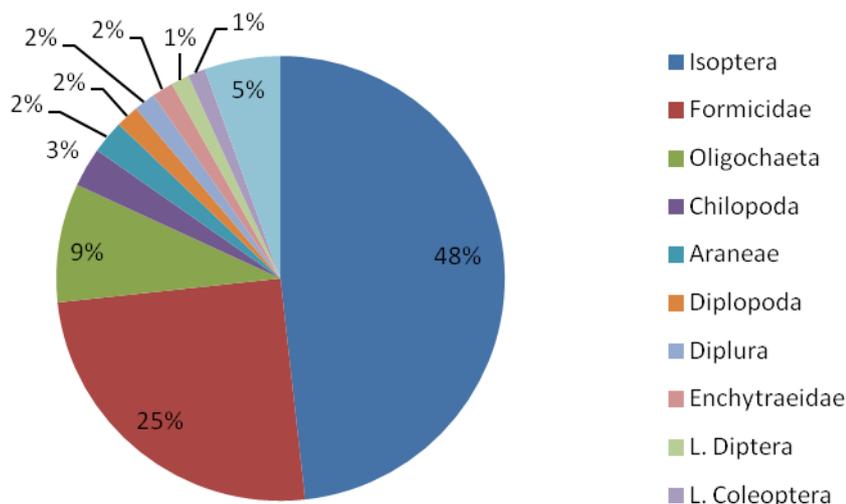


Figura 36: Proporção do número de indivíduos coletados entre os grupos taxonômicos.

Os grupos Acari, Hemiptera, Scorpiones, Blattodea, Hymenoptera, Diptera, Thysanoptera, Heteroptera, Neuroptera, Opiliones, Lepidoptera, Pulmonata, Mantodea, Orthoptera foram considerados raros em todas as parcelas. Chilopoda, homóptera, Pseudoescorpionida, Araneae, Collembola, Enchytraeidae, Oniscoidea, Larva de Coleoptera, Coleoptera, Diplura e Gastropoda foram considerados raros ou ocasionais.

O grupo que corresponde à família Formicidae foi ocasional em três parcelas (6, 40, 40 anos), dominante em seis parcelas (todas com menos de 10 anos) e abundante em todas as outras. A classe Diplopoda foi considerada rara ou ocasional, exceto em uma parcela de seis anos, onde foi considerado abundante.

A ordem Isoptera foi ocasional em quatro parcelas da etapa 1 (2, 3, 4, 5 anos), dominante em 15 parcelas de diferentes idades e em uma das parcelas controle (etapa 4), e foi abundante em duas parcelas controles (etapa 4) e nas demais parcelas (1 a 40 anos).

Observou-se um aumento do número de indivíduos com o aumento da idade da floresta secundária ( $R^2=0,29$ ;  $p=0,0006$ ) (Figura 4.3A). Já a riqueza de grupos da macrofauna não apresentou relação com a idade da floresta secundária ( $R^2=0,08$ ;  $p<0,5$ ) (Figura 4.3B).

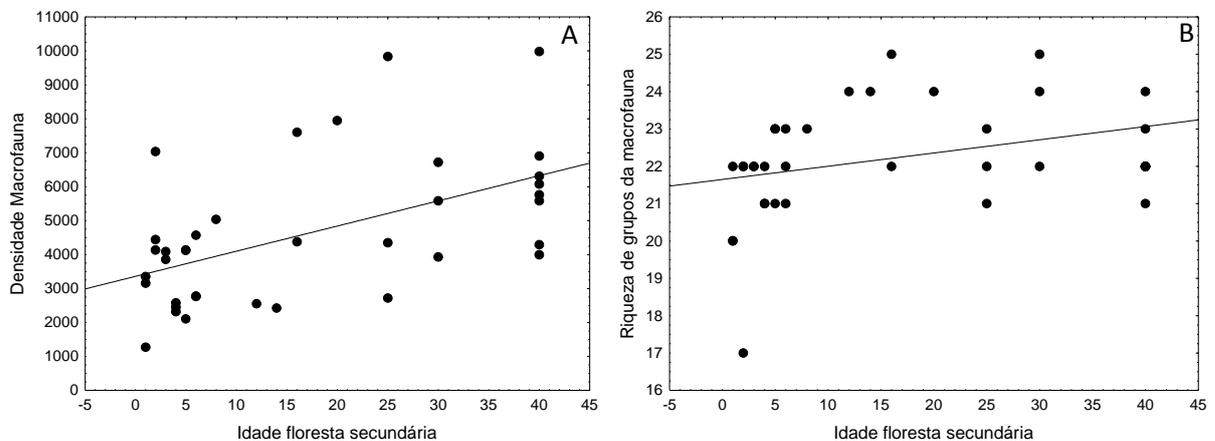


Figura 373: Densidade de indivíduos da macrofauna (A) e a riqueza de grupos da macrofauna (B) em relação à idade da floresta secundária.

Houve uma diferença significativa do número de indivíduos da macrofauna em relação às etapas da sucessão ( $H=12,23$ ;  $p=0,007$ ), com a menor média observada na etapa 1, cujo a média só difere da etapa 3 (Figura 4.4A). A menor riqueza de grupos foi observada na etapa 4 ( $H=8,17$ ;  $p=0,04$ ), sendo que a etapa 4 não difere da etapa 1 (Figura 4.4B).

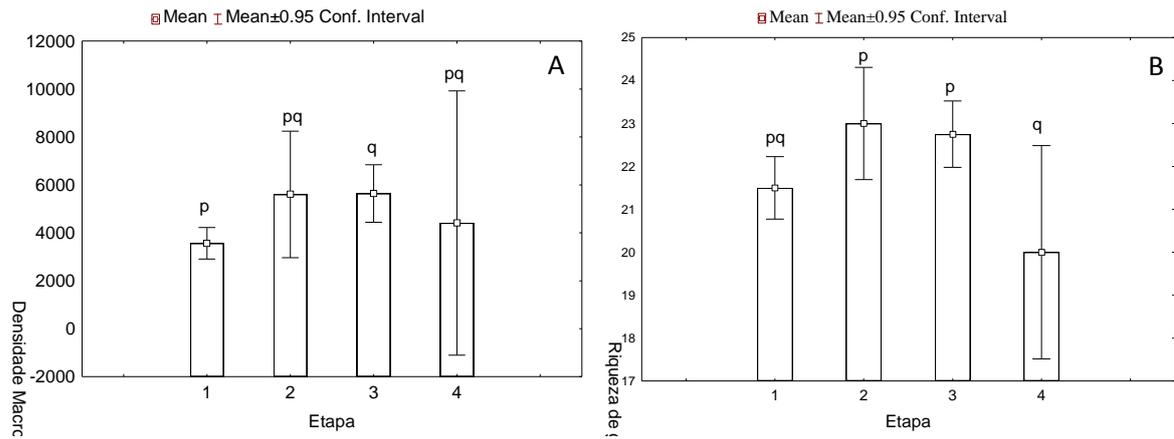


Figura 38 Diferenças na densidade de indivíduos (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

Houve diferenças significativas da composição dos grupos entre as quatro etapas ( $p=0,001$ ) exceto entre as etapas 2 e 3 ( $p=0,491$ ) e 2 e 4 ( $p=0,15$ ) (Figura 4.5).

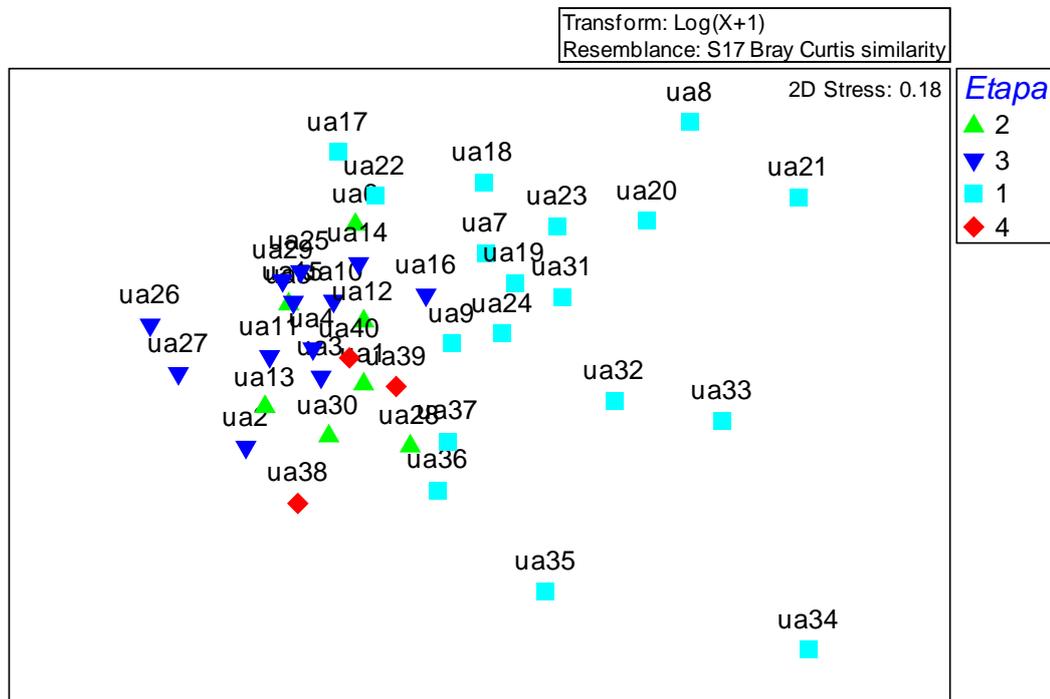


Figura 395: Composição da comunidade da macrofauna entre as quatro etapas do processo de sucessão (Etapa 1 parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4-floresta primária).

A densidade da macrofauna do solo mostrou-se diferenciada entre a camada de serapilheira e o solo, sendo as maiores densidades associadas ao solo ( $F=13574,04$   $p<0,00001$ ) (Figura 4.6A).

Já a maior riqueza de grupos da macrofauna ocorreu na primeira camada do solo (0-10 cm), não havendo diferença entre a serapilheira e a profundidade de 10-20 cm do solo ( $p=0,36$ ) (Figura 4.6B).

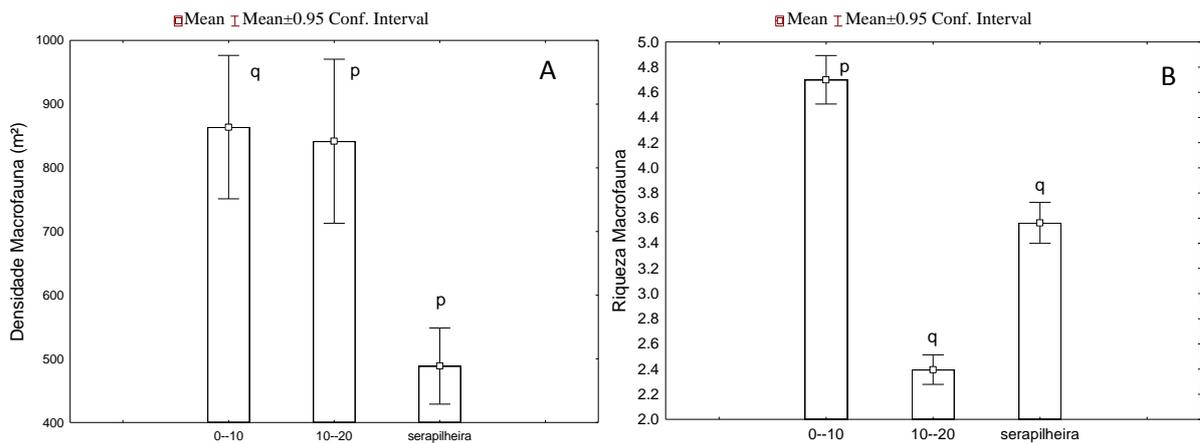


Figura 40: Diferenças na densidade da macrofauna (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) entre as duas profundidades do solo e a serapilheira. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

Quando consideramos apenas os 10 grupos mais abundantes, o resultado foi semelhante, havendo diferenças na densidade apenas entre a primeira camada do solo e as demais ( $F=8783,59$   $p<0,00001$ ) (Tabela 4.4).

Tabela 17: Distribuição do número de indivíduos da macrofauna por grupo taxonômico ao longo dos três micro-habitat estudados.

Grupo taxonômico	Amostras			
	Serapilheira	Solo (cm)		Total
		0-10	10-20	
Isoptera	3704	14477	4045	22226
Formicidae	4130	5604	1796	11530
Oligochaeta	6	2709	1267	3982
Chilopoda	58	974	281	1313
Araneae	398	646	66	1110
Diplopoda	163	466	144	773
Diplura	88	543	85	716
Enchytraeidae	105	452	154	711
L. Diptera	61	501	37	599
L. Coleoptera	54	368	162	584
Outros	1384	931	211	2526
Total	10151	27671	8248	46070

Não há diferença significativa na riqueza ( $t= 6,021$ ,  $p=0,09$ ) (Figura 4.7A) e no número de indivíduos ( $m^2$ ) ( $u= 0,00006$ ,  $p= 0,52$ ) (Figura 4.7B) entre o período chuvoso e seco (Tabela 4.5).

Tabela 18: Total de organismos (número absoluto) encontrados no complexo serapilheira-Solo nas diferentes épocas de coleta.

Camadas	Período de Coleta	
	Chuvoso	Seca
Serapilheira	13.529	14.142
0-10	4.029	4.219
10-20	4.689	5.462
Total	22.247	23.823

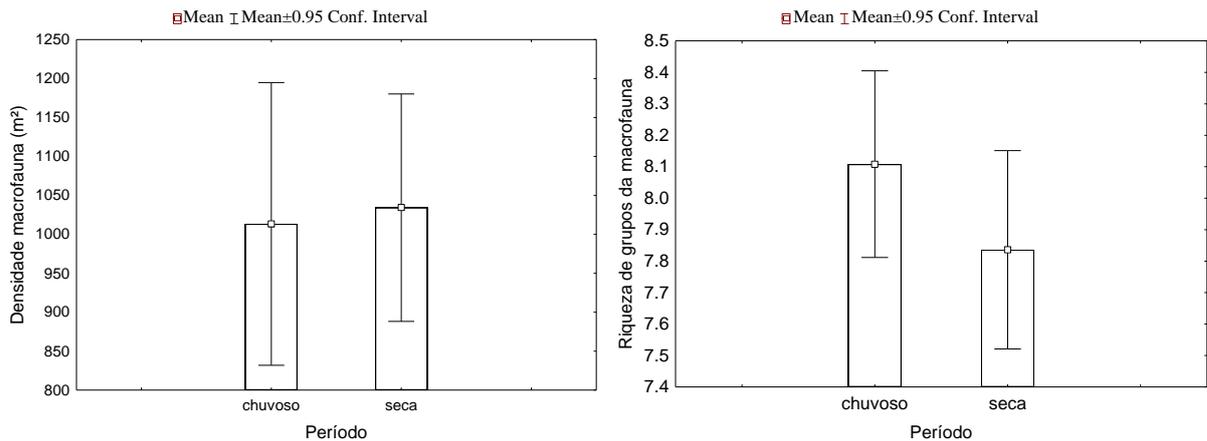


Figura 41: Diferenças na densidade de indivíduos (A) e riqueza de grupos da macrofauna (B) entre o período seco e chuvoso.

Considerando cada estrato separadamente (solo 0-10, solo 10-20 e serapilheira), observou-se que também não há diferença significativa entre a densidade de indivíduos por m<sup>2</sup> e a riqueza do número de grupos da macrofauna entre o período seco e chuvoso: densidade em 0-10cm  $t=0,31$   $p=0,75$ ; densidade em 10-20cm  $t=0,57$   $p=0,56$ ; densidade serapilheira  $t$  separ. var.est.=0,09  $p=0,92$ ; riqueza em 0-10cm  $t$  separ. var.est.=-0,26  $p=0,79$ ; riqueza em 10-20cm  $t$  separ. var.est.=1,53  $p=0,12$ ; riqueza serapilheira  $t$  separ. var.est.=1,91  $p=0,052$ .

### ***Relação com as variáveis ambientais***

As variáveis ambientais que melhor explicam a composição da macrofauna são a idade da floresta secundária, abertura do dossel, pH do solo, Ca, Mg (Tabela 4.6).

Na Figura 4.8 é possível visualizar as relações testadas e os respectivos valores de correlação de Mantel entre as variáveis explicativas e a composição da macrofauna, e entre as variáveis. Entre as combinações testadas, a maior correlação encontrada foi entre a quantidade de Ca e Mg e os grupos da macrofauna

Tabela 19: Resultado da análise BioEnv, onde se observa o conjunto de variáveis analisadas, as combinações de variáveis testadas, e o valor da correlação com a comunidade da macrofauna. Em negrito destaca-se a maior correlação.

	Variáveis	Combinações	Correlação
v1	Idade	v11	0,4172
v2	Dossel	v2 v12	0,479
v3	Ind.veget	v1 v2 v12	0,5391
v4	Área basal	<b>v1 v2 v11 v12</b>	<b>0,5472</b>
v5	Riq. Veget	v1 v2 v7 v11 v12	0,5467
v6	MO	v1 v2 v7 v9 v11 v12	0,5379
v7	pH	v1 v2 v7 v8 v9 v11 v12	0,5229
v8	P	v1 v2 v7 v8 v9 v11 v12 v13	0,5152
v9	K	v1 v2 v5 v7 v8 v9 v11 v12 v13	0,51
v10	Na	v1 v2 v3 v5 v7 v8 v9 v11 v12 v13	0,4977
v11	Ca	v1 v2 v3 v5 v7 v8 v9 v11 v12 v13 v15	0,4849
v12	Mg	v1 v2 v3 v5 v7 v8 v9 v11 v12 v13 v14 v15	0,4698
v13	Al	v1 v2 v3 v5 v7 v8 v9 v11 v12 v13 v14 v15 v17	0,4493
v14	Areia grossa	v1 v2 v3 v5 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v17	0,4325
v15	Areia fina	v1 v2 v3 v4 v5 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v17	0,41
v16	Silte	v1 v2 v3 v4 v5 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16 v17	0,3844
v17	Argila	v1 v2 v3 v4 v5 v6 v7 v8 v9 v10 v11 v12 v13 v14 v15 v16 v17	0,3443

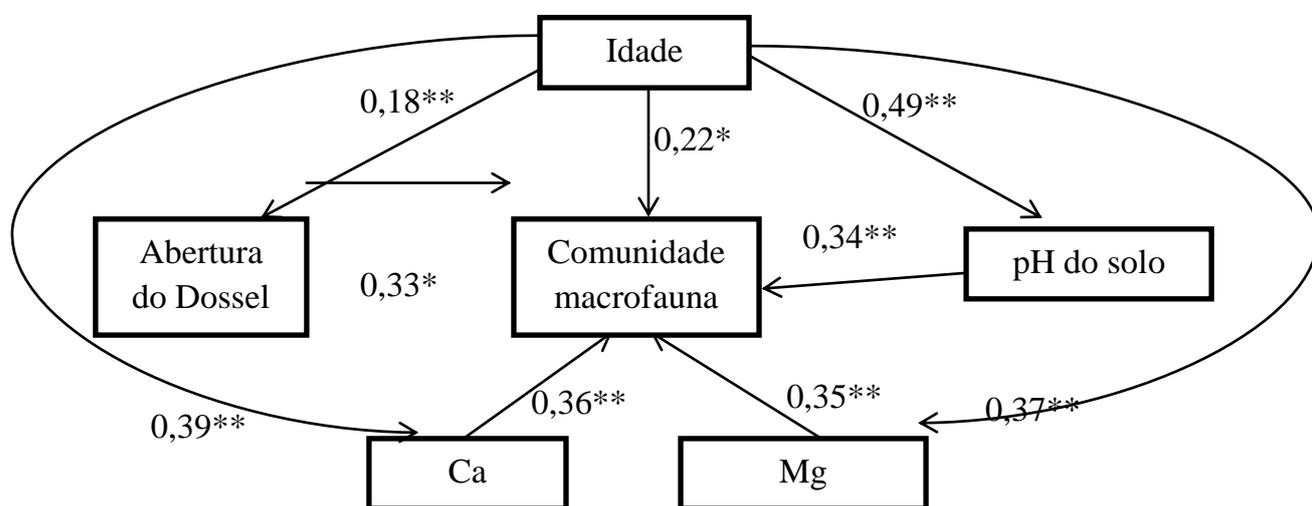


Figura 42: Relações entre a comunidade da macrofauna e as variáveis abióticas com os valores da correlação de Mantel (\* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,0001$ ).

Dentre os 10 grupos mais abundantes, formicidae e larvas de Diptera não apresentaram correlação com nenhuma das variáveis físicas e químicas do solo (Tabela 4.7). O elemento fosforo (P) não apresentou correlação com nenhum dos 10 grupos.

Foram encontradas correlações positivas entre a matéria orgânica disponível no solo (MO) e os grupos Isoptera, Chilopoda, Araneae, Enchytreidídeo e Diplura (Tabela 4.7). As larvas de coleópteros estão correlacionadas apenas com o pH do solo e Oligochaeta apenas com a quantidade de areia fina. As maiores médias dos valores de correlação destes 10 grupos foram para o pH, Ca e Mg (Tabela 4.7).

Tabela 20: Resultados com valores significativos da correlação entre as variáveis físico-química do solo e os 10 grupos taxonômicos mais abundantes da área de estudo (não houve correlação com Formicidae e Enchytraeidae) (S.C=sem correlação).

	<b>Isoptera</b>	<b>Chilopoda</b>	<b>Diplopoda</b>	<b>Araneae</b>	<b>Enchytr.</b>	<b>L. Coleopt.</b>	<b>Diplura</b>	<b>Oligochaeta</b>
<b>Umid</b>	0,4196	0,4550	s.c	0,5659	0,4523	s.c	0,7062	s.c
<b>N</b>	0,5461	0,5114	0,3146	0,6066	0,4839	s.c	0,7385	s.c
<b>MO</b>	0,4337	0,3917	s.c	0,4446	0,4596	s.c	0,6284	s.c
<b>pH</b>	-0,5749	-0,6181	s.c	-0,5641	-0,7174	-0,3190	-0,6467	s.c
<b>K</b>	s.c	s.c	0,3358	0,4560	s.c	s.c	0,5319	s.c
<b>Na</b>	s.c	s.c	0,4348	0,3541	s.c	s.c	0,3723	s.c
<b>Ca</b>	-0,6569	-0,6397	s.c	-0,5684	-0,8032	s.c	-0,6693	s.c
<b>Mg</b>	-0,5688	-0,5606	s.c	-0,5506	-0,7613	s.c	-0,6399	s.c
<b>Al</b>	0,6159	0,5206	0,3156	0,6144	0,6375	s.c	0,6839	s.c
<b>Areia grossa</b>	-0,5208	-0,4363	s.c	-0,5274	-0,4703	s.c	-0,7017	s.c
<b>Areia fina</b>	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	-0,3427	0,3356
<b>Silte</b>	0,6100	0,4283	s.c	0,5879	0,4797	s.c	0,7146	s.c
<b>Argila</b>	0,3694	0,3966	s.c	0,4486	0,4164	s.c	0,6416	s.c

Dentre os 10 grupos mais abundantes, as Formicidae, as larvas de Coleoptera e de Diptera não apresentaram correlação com nenhuma das variáveis da vegetação. As minhocas apresentaram correlação apenas com o número de indivíduos arbóreo-arbustivo. A maior média de correlação foi entre os grupos e a idade da floresta (Tabela 4.8).

Tabela 21: Resultados com valores significativos da correlação entre as variáveis da vegetação e os 10 grupos taxonômicos mais abundantes da área de estudo (S.C=sem correlação).

	<b>Isoptera</b>	<b>Chilopoda</b>	<b>Diplopoda</b>	<b>Araneae</b>	<b>Enchyt.</b>	<b>Diplura</b>	<b>Oligochaeta</b>
<b>Idade</b>	0,5317	0,6164	0,4479	0,7125	0,7080	0,7523	s.c
<b>Dossel</b>	s.c	-0,5011	s.c	-0,4764	-0,5845	-0,5892	s.c
<b>Indiv.Veg</b>	0,3922	0,4254	0,4504	0,5494	0,5358	0,4692	0,3889
<b>Riq.veg</b>	0,5340	0,5480	0,3551	0,6923	0,7131	0,7144	s.c
<b>Área basal</b>	0,5343	0,6628	0,3953	0,6612	0,7109	0,7211	s.c

A Análise de Correlação Canônica demonstra que a variabilidade das variáveis ambientais (X) explica 86% da variabilidade dos grupos(Y) ( $R^2 X/Y=0,86$ ), enquanto que a inversa é fraca ( $R^2 Y/X=0,50$ ). Os grupos Isoptera (sp2), Araneae (sp8), Gastropoda (sp19) e Heteroptera (sp24), e as variáveis edáficas pH, Idade e área basal, são as mais influentes para a CCorA (Figura 4.9).

Com exceção da unidade amostral S12, uma parcela de 25 anos, podemos observar na figura 4.9 e 4.10 a formação de dois grupos. Um grupo formado especialmente por parcela mais jovens: S7 (2 anos), S8 (4), S9 (6), S17 (6), S18 (4), S19(3), S20 (4), S21 (1), S22 (8), S23 (5), S24 (6), S34 (2), S35 (1), S36 (3), S37 (5), S38 (1), S40 (2) que apresentam relação com um grupo de variáveis, sendo elas: a abertura do dossel, a quantidade de areia grossa e fina, e a quantidade Ca e Mg no solo. E segundo grupo que está nitidamente relacionado com as variáveis: área basal, número de indivíduos e riqueza do estrato arbóreo arbustivo, presença de silte e argila, quantidade de Al, N, K, Na, e matéria orgânica no solo. Esse grupo é formado por parcelas em áreas mais antigas com um processo sucessional mais avançado e pelas áreas controles, exceto a parcela S39 que tem 5 anos. As parcelas deste segundo grupo são S2 (40 anos), S3 (30), S4 (40), S5 (25), S6 (16), S10 (40), S14 (40), S15 (40), S16 (12), S25 (40), S26 (30), S28 (25), S29 (30), S30 (Controle), S31 (14), S32 (controle), S33 (controle).



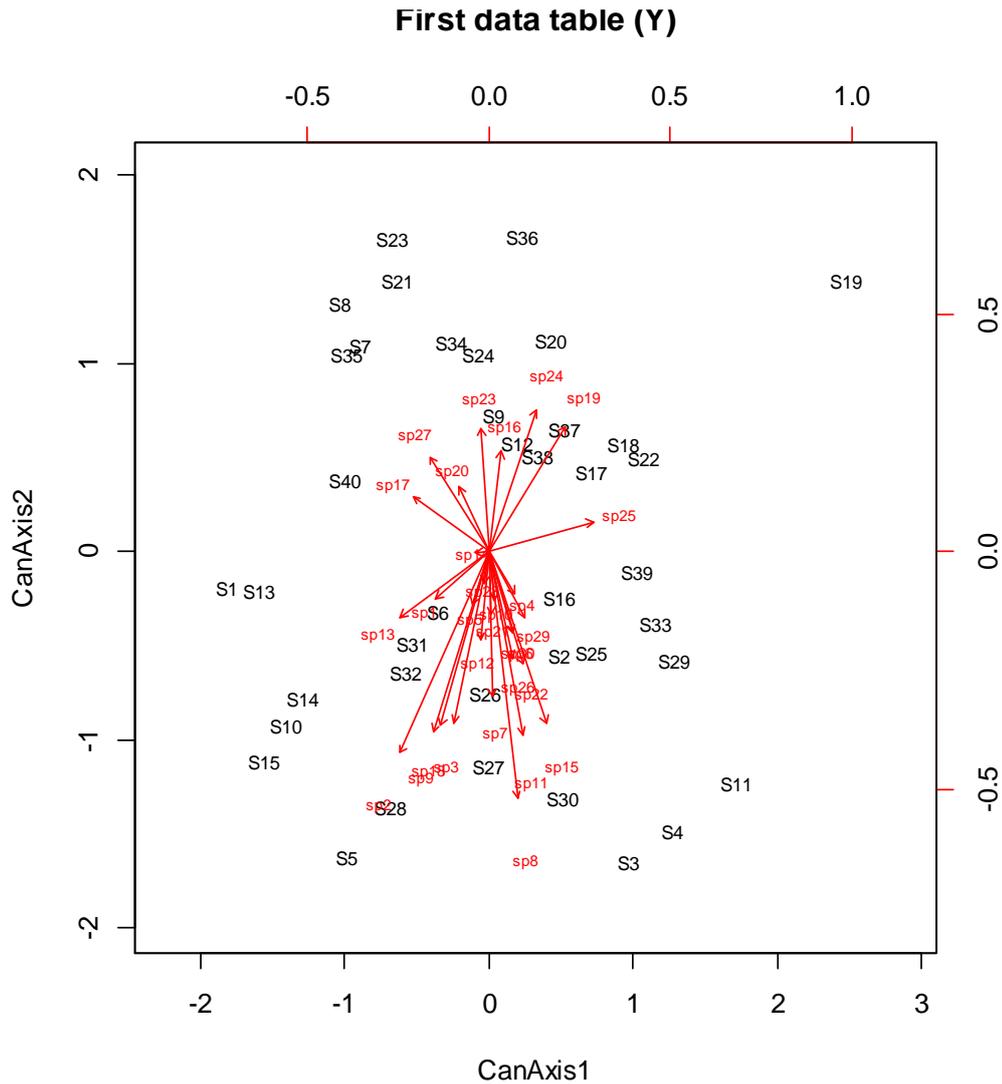


Figura 44: Biplot construído pela análise de correlação canônica (CCorA) das 25 espécies com maior valor de importância (y).

O coeficiente de determinação ( $R^2$ ) e coeficiente de determinação ajustado ( $R^2a$ ) calculados para a Análise de Redundância Canônica (RDA) entre os grupos taxonômicos e as variáveis ambientais foram 0,50 e 0,03, respectivamente. Nas figuras 4.11 e 4.12 é possível verificar novamente a separação de dois grupos de variáveis influenciando dois grupos taxonômicos. Os pontos das variáveis areias fina e areia grossa, bem como Ca e Mg e Na e K encontram muito próximos, representando que as mesmas são altamente correlacionadas.

Destacam-se nas duas figuras da RDA (Figuras 4.11 e 4.12), três grupos taxonômicos, formicidae (sp1), Isoptera, (sp2) e Oligochaeta (sp29), que são os grupos mais abundantes e apresentam baixa relação com as variáveis estudadas.

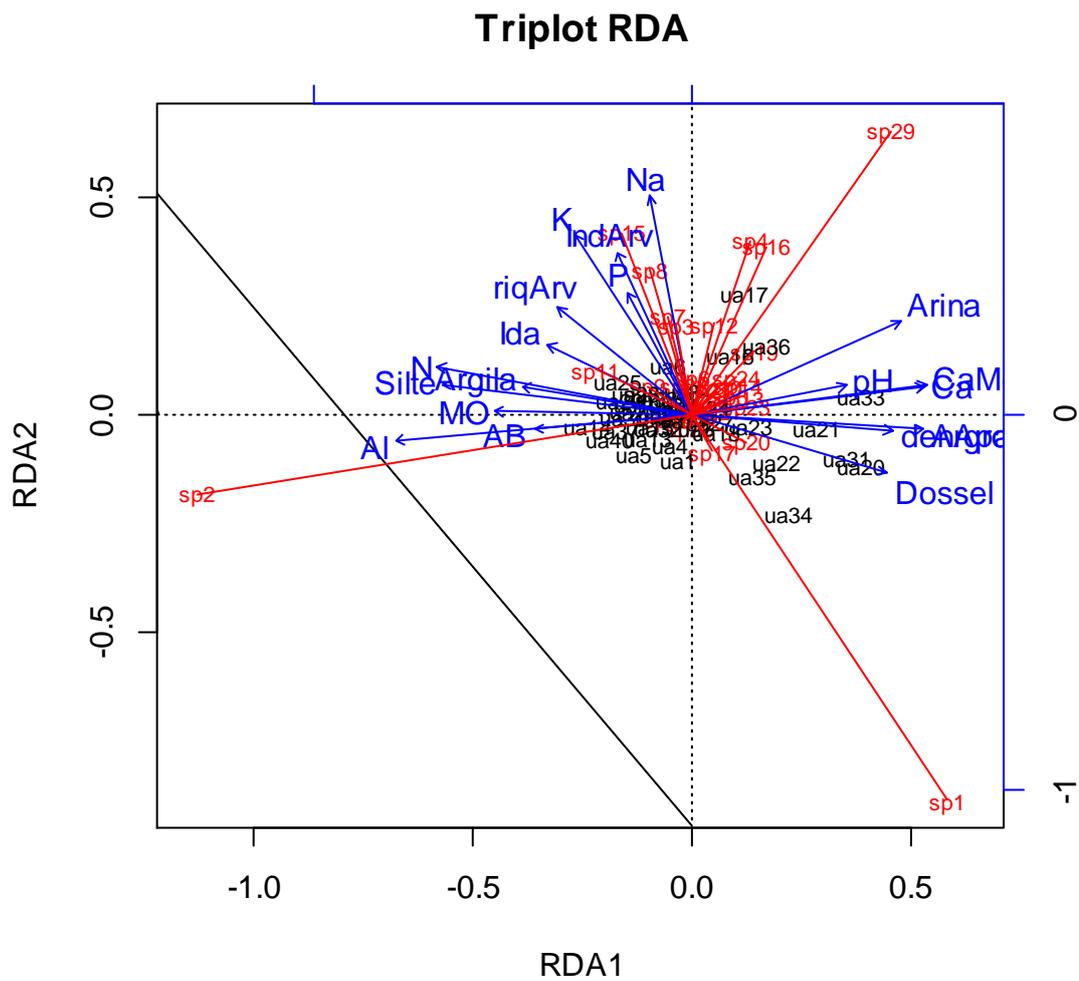


Figura 45. Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos 30 grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

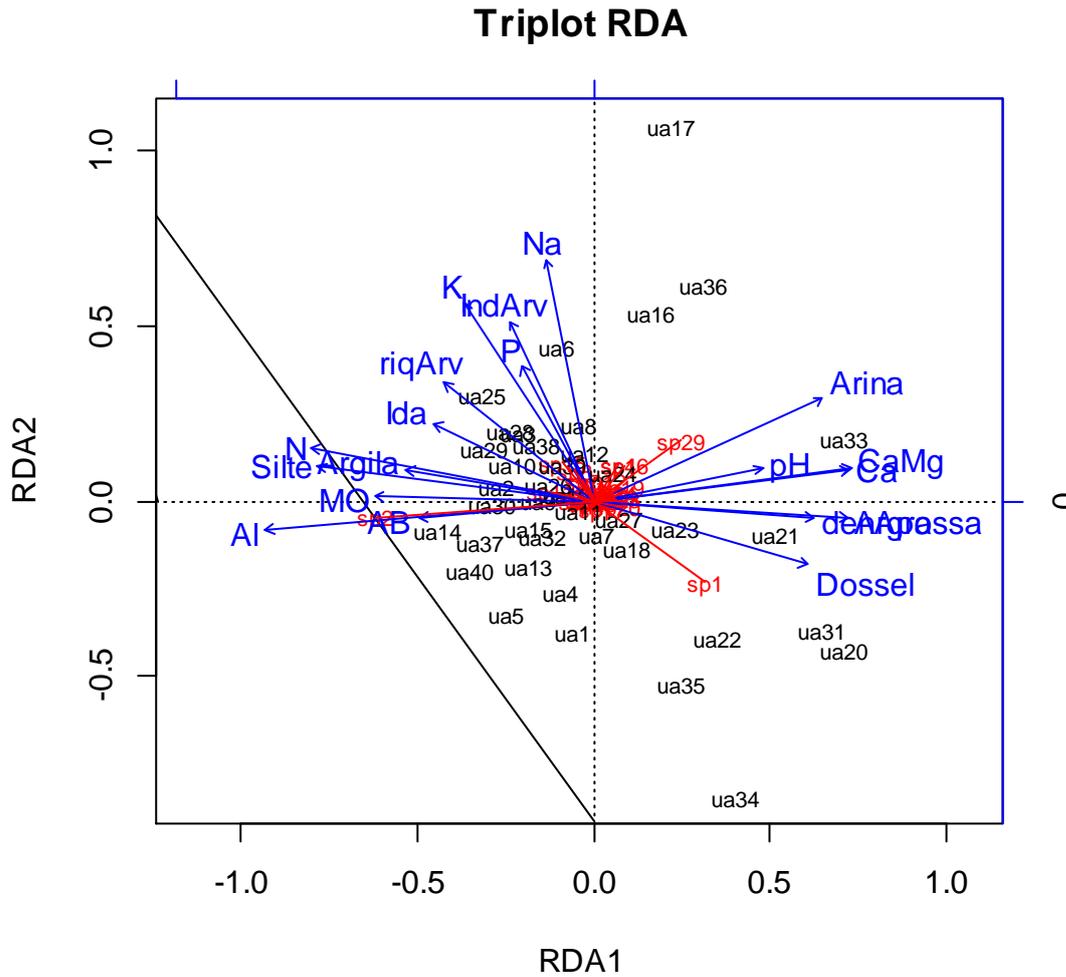


Figura 46. Triplot de distância (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos 30 grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

#### *Alterações da comunidade da macrofauna edáfica pelo índice V de Wardle*

Pela aplicação do Índice V de Wardle, tendo-se como referência a floresta primária, observou-se que porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram Inibição extrema diminui com o aumento da idade da floresta secundária ( $R^2=0,14$ ;  $p=0,01$ ) (Figura 4.13A) já os grupos que sofrem Estimulação moderada aumenta com o aumento da idade da floresta ( $R^2=0,13$ ;  $p=0,02$ ) (Figura 4.13B) (Figura 4.14).

As demais categorias não apresentaram relação significativa com a idade da floresta secundária (Inibição moderada  $R^2=0,057$ ;  $p=0,13$ ; Inibição leve  $R^2=0,01$ ;  $p=0,46$ ; Sem alteração  $R^2=0,04$ ;  $p=0,16$ ; Estimulação leve  $R^2=0,006$ ;  $p=0,62$ ; Estimulação extrema  $R^2=0,01$ ;  $p=0,40$ ).

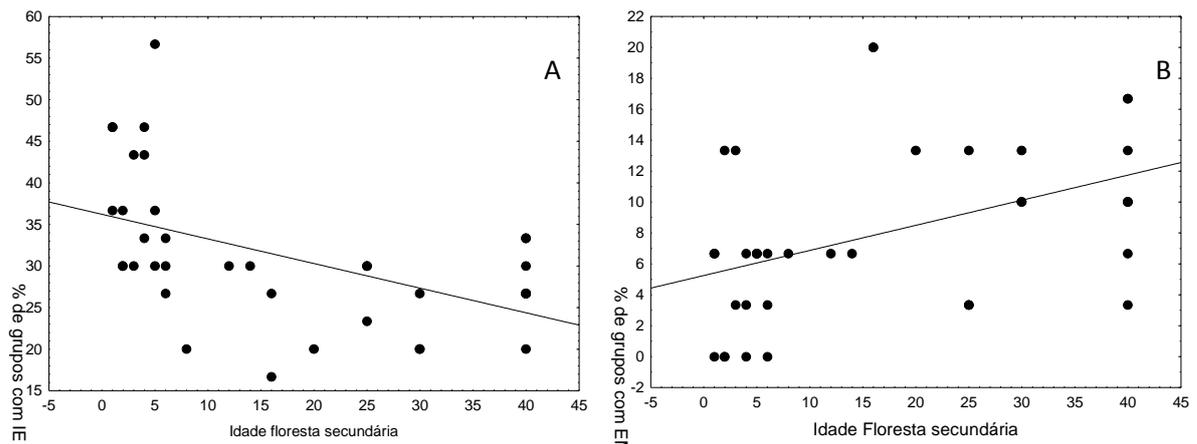


Figura 47. Relação entre a porcentagem de espécies que sofreram inibição extrema (IE) (A) e sofrem Estimulação moderada (B) com a idade das áreas em processo de sucessão.

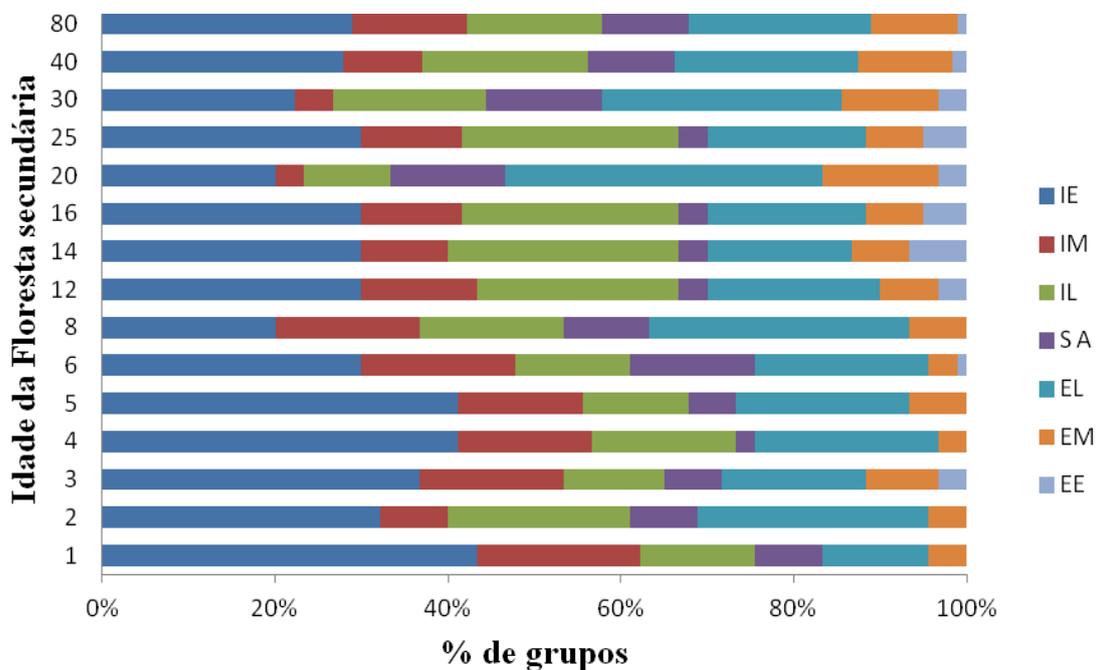


Figura 48. Porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) na diferentes idades do processo de sucessão.

Quando se analisa as taxas de inibição ou estimulação dos grupos da macrofauna do solo em resposta a quatro diferentes etapas do processo sucessional, verificou-se que há diferença entre a porcentagem de grupos que sofrem Inibição Extrema ( $F=6,45$  ;  $p=0,001$ ) (Figura 4.15A), Inibição Moderada ( $F=3,58$ ;  $p=0,022$ ) (Figura 4.15B) e da porcentagem de grupos que sofreram Estimulação moderada ( $F=5,15$ ;  $p=0,004$ ) (Figura 4.15C) (Figura 4.16). As demais categorias não apresentaram diferenças significativas entre as diferentes etapas.

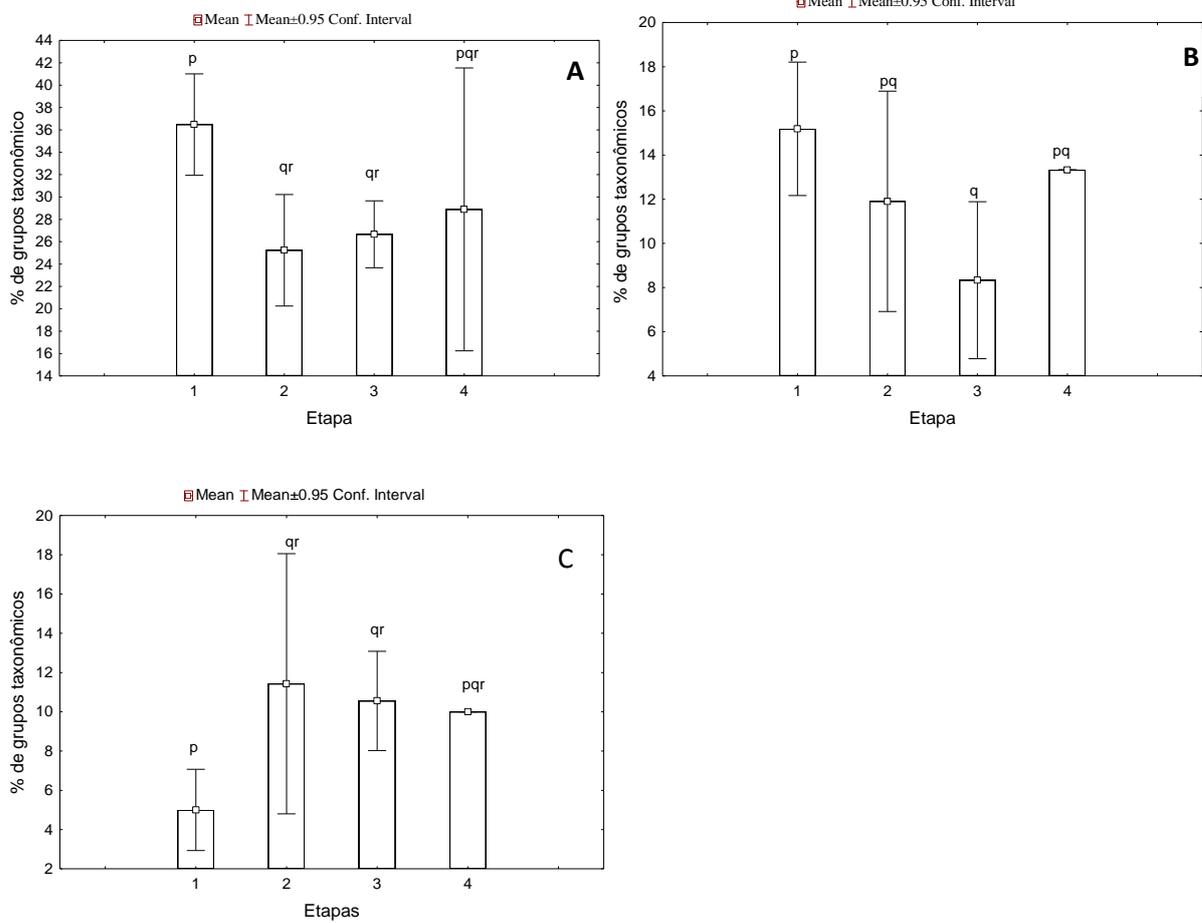


Figura 49: Diferenças da porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (A), inibição moderada (B), estimulação moderada (C) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

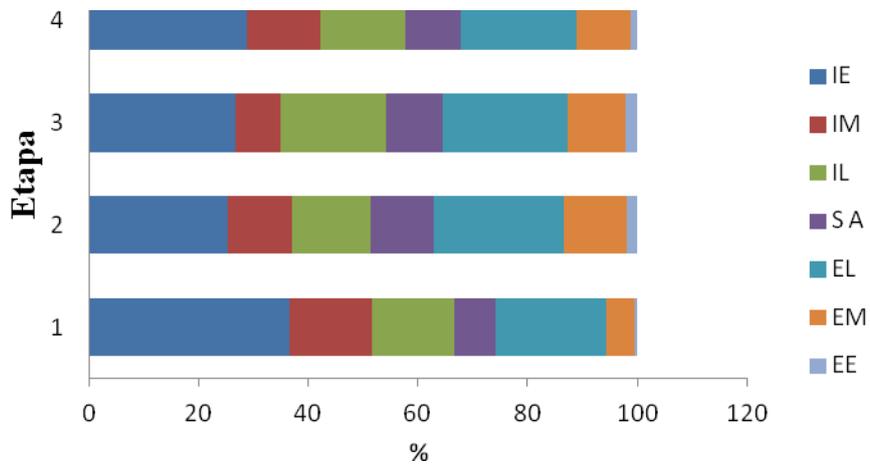


Figura 50: Porcentagem de grupos taxonômicos que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

### *Abundância e frequência dos grupos funcionais*

O número de indivíduos sociais ( $R^2=0,16$ ;  $p=0,009$ ) e de predadores ( $R^2=0,46$ ;  $p<0,0001$ ) aumentou com o aumento da idade da floresta secundária. Essa relação não pode ser observada para os herbívoros ( $R^2=0,03$ ;  $p=0,2$ ), decompositores ( $R^2=0,00$ ;  $p=0,9$ ) e outros ( $R^2=0,02$ ;  $p=0,34$ ).

Houve diferença significativa no número de indivíduos sociais entre as quatro etapas sucessionais ( $F=5,533$ ,  $p=0,003$ ), sendo essa diferença entre as etapas 1 e 2 e 1 e 3 ( $p<0,05$ ) (Figura 4.17 A). Os predadores apresentaram diferenças significativas ( $F=25,133$ ,  $p<0,0001$ ) entre as etapas 1 e 2, 1 e 3 e 1 e 4 ( $p<0,05$ ) (Figura 4.17 B). Os herbívoros ( $F=0,618$ ,  $p=0,6$ ), decompositores ( $F=0,504$ ,  $p=0,68$ ) e os outros ( $F=0,85$ ,  $p=0,4$ ) não apresentaram diferenças significativas entre as etapas.

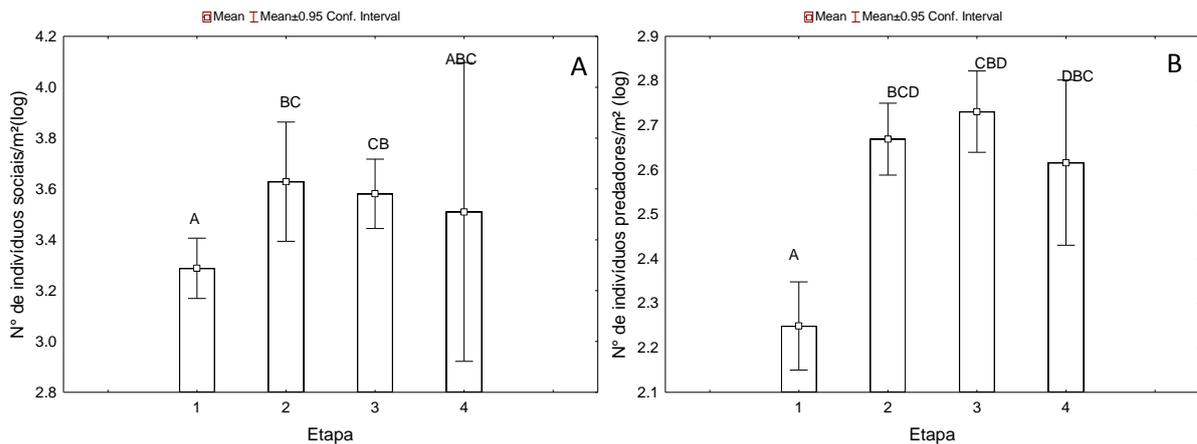


Figura 51: Diferenças entre o número de indivíduos sociais (A) e indivíduos predadores (B) entre as quatro etapas do processo sucessional. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3, entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

A Análise de Correlação Canônica demonstra que a variabilidade das variáveis ambientais (X) explica muito pouco a variabilidade dos grupos funcionais (Y) ( $R^2 X/Y=0,18$ ), enquanto que a inversa é muito mais explicativa, com variação dos grupos funcionais da macrofauna explicando cerca de 51% da variáveis ambientais do solo ( $R^2 Y/X=0,51$ ).

Os coeficientes de determinação ( $R^2$ ) e coeficiente de determinação ajustado ( $R^2a$ ) calculados para a Análise de Redundância Canônica (RDA) entre os grupos funcionais e as variáveis ambientais foram 0,48 e 0,04, respectivamente. Os três primeiros eixos canônicos explicam juntos 47% da variância total acumulada na média ponderada dos cinco grupos

funcionais da macrofauna com relação às variáveis ambientais analisadas, sendo que o primeiro eixo explica sozinho 37%.

Nas Figuras 4.18 e 4.19 observam-se que os grupos sociais e predadores estão relacionados com as variáveis de abertura de dossel, argila, pH e a quantidade de K, Ca, e Mg no solo. Os grupos funcionais denominados decompositores, herbívoros e os Outros estão relacionados com a quantidade de areia fina e grossa, área basal, número de indivíduos e riqueza do extrato arbóreo arbustivo, e a quantidade de Na, P, N, Al e silte (figura 4.18 e 4.19).

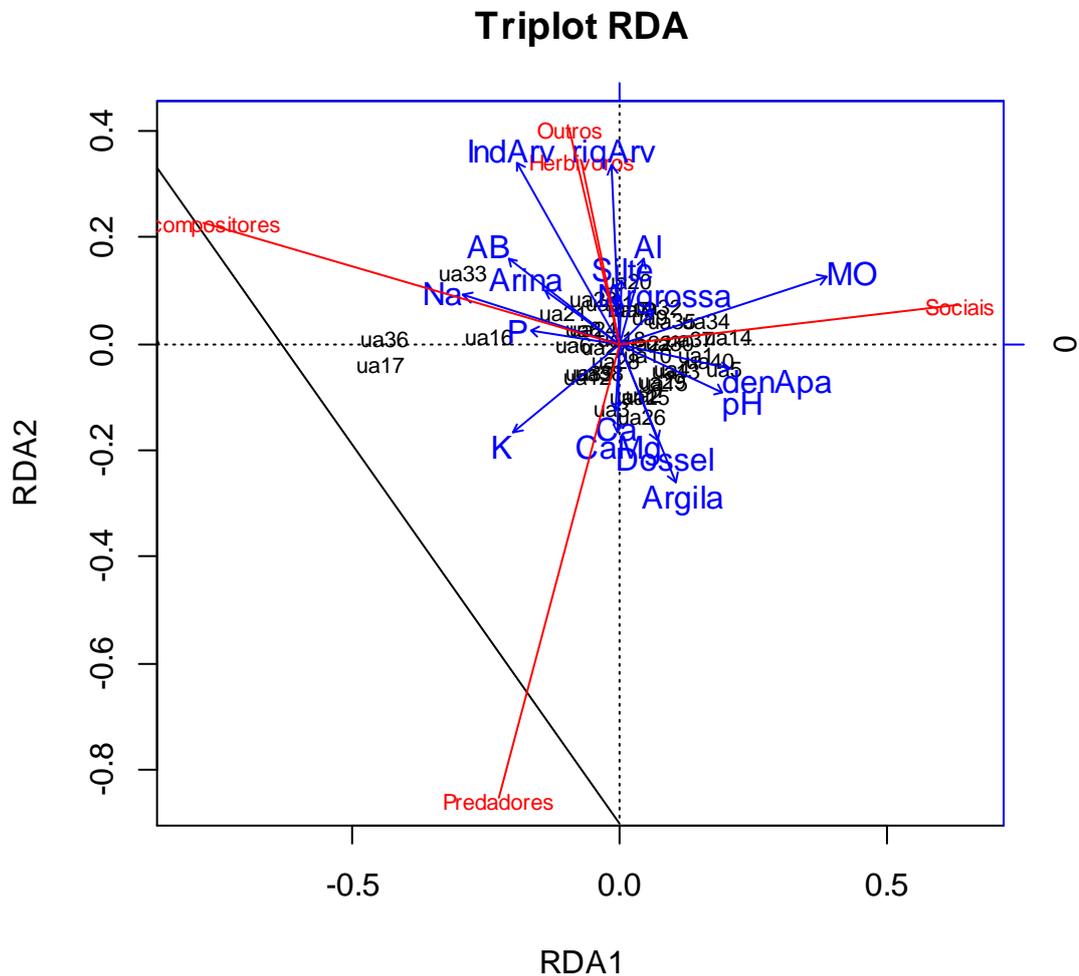


Figura 52: Triplot de distância (scaling 1) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos cinco grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

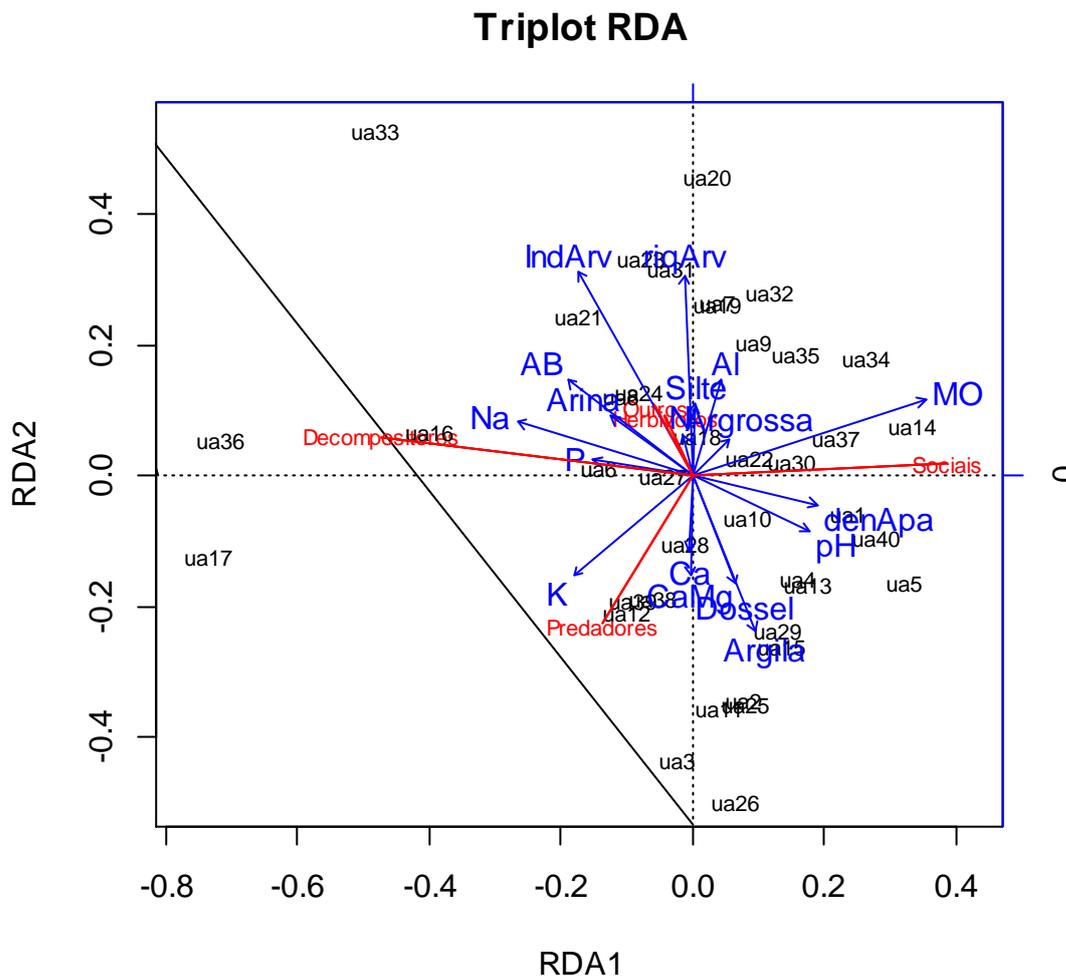


Figura 53: Triplot de distância (scaling 2) construído pela análise de redundância canônica (RDA) com os autovetores dos cinco grupos taxonômicos da macrofauna e das variáveis ambientais após a transformação de Hellinger.

#### 4.4 Discussão

##### *Riqueza e composição da macrofauna do solo*

A riqueza de grupos taxonômicos encontrados nesse estudo, 30 grupos, é uma das maiores já registrada quando comparada a outros trabalhos que usaram a mesma metodologia. Menezes et al (2009), por exemplo, em estudo realizado em Floresta Estacional Semidecidual Submontana do domínio ecológico da Mata Atlântica, no estado do Rio de Janeiro, avaliando o efeito do processo sucessional na comunidade da macrofauna edáfica em duas épocas do ano, registraram 16 grupos para a floresta secundária inicial, 18 para a média e 20 para a floresta secundária avançada. Tapia-Coral (2004), estudando o solo (0-30 cm) de áreas com

diferentes tipos de vegetação na Amazônia Peruana, registrou para a floresta primária um total de 24 grupos taxonômicos e 19 grupos para áreas de Capoeira.

A riqueza de 30 grupos taxonômicos registrada nesse estudo é semelhante à observada por Rousseau et al. (2014) que registrou para o centro de endemismo Belém 29 taxas. O objetivo dos autores foi identificar os principais determinantes da composição e diversidade dos grandes táxons da macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras e florestas primárias, usando áreas de capoeiras baixas (4-7 anos), áreas de capoeiras médias (11-15 anos), capoeiras altas (20-40 anos), áreas de remanescentes de floresta primária e pastagem.

Para Lavelle et al. (2003), Moço et al. (2010) e Sayer et al. (2010), devido à alta diversidade dos solos tropicais combinada com a falta de especialistas e estudos descrevendo os invertebrados do solo em nível de espécies, o nível de identificação apresentado nesse estudo é bem aceito, uma vez que os grupos proporcionam informações essenciais sobre o funcionamento do solo.

As informações contidas nos estudos de Negrete-Yankelevich (2004) e Moralis; Sarmiento (2000) demonstram que a riqueza de grupos da macrofauna aumenta com o aumento do processo sucessional, sendo maior em florestas primárias. No entanto, estes dados diferem dos dados registrados neste estudo, uma vez que a relação da riqueza com a idade da floresta secundária não é significativa, sendo o maior número de taxas registrado na etapa 3 e havendo uma diminuição na etapa 4 (floresta primária).

Como a riqueza da vegetação é responsável por parte da riqueza da macrofauna do solo (LAVELLE et al., 1992), o processo de “retrogressão”, no qual a sucessão vegetal para de se complexificar após algumas décadas de sucessão (WALKER; SYERS 1976), pode estar afetando a riqueza da macrofauna, conforme já citado por Chauvat et al. (2003). Essa hipótese justificaria a diminuição da riqueza na etapa 4 e a similaridade da composição entre a etapa 1 e 4.

A média da densidade de indivíduos e a riqueza de espécies da macrofauna, foi maior na etapa 3 do processo sucessional, com 5.638 indivíduos por metro quadrado (ind. m<sup>-2</sup>), número bastante semelhante à etapa 2 onde a média foi de 5.602 ind. m<sup>-2</sup>. A etapa 1 apresentou uma média de 3.565 ind. m<sup>-2</sup>, seguido da etapa 4 onde a média foi de 4.409 ind. m<sup>-2</sup>. Esses números são maiores que os registrados por Barros et al (2007) que avaliaram a

macrofauna de 118 regiões da Amazônia brasileira, em áreas com diferentes usos. Para floresta primária os autores registraram 3.300 ind. m<sup>-2</sup> e para capoeiras 2.551 ind.m<sup>-2</sup> em média, sendo que, em áreas de floresta na região de Marabá esse número chegou a 17.246 ind.m<sup>-2</sup> devido à elevada densidade de cupins. Menezes et al. (2009) verificaram que as densidades ao longo do processo sucessional variou de 876 a 2.354 ind. m<sup>-2</sup> e não apresentou diferença significativa entre as três etapas do processo sucessional.

Os grupos mais abundantes, isoptera (48%), formicidae (25%) e oligochaeta (9%), também foram os mais abundantes no estudo de Menezes et al (2009) e Rousseau et al. (2014). Em Negrete-Yankelevich (2004), os taxa mais abundantes foram Formicidae (15,3%), Coleoptera (adultos, 12,4%) e Enchytraeidae (12,1%), sendo que Thysanura (8 indivíduos) e Blattodea (11) foram considerados raros, bem como na área de estudo. Já no estudo de Moralis; Sarmiento (2000) os taxas Coleoptera (33%), Diptera (18%), Oligochaeta (14%) e Chilopoda (12%) foram os mais abundantes e Pseudoescorpionida, Opiliones e Ortoptera foram considerados muito raros, com apenas um indivíduo, cada.

Como nos estudos de Barros et al. (2007) e Menezes et al. (2009), nas áreas desse estudo as altas densidades são reflexo da grande abundância de insetos sociais- Isoptera (cupins) e formicidae (formigas), que por apresentarem hábito de vida colonial, tendem a ser amostradas em agregados (MENEZES et al., 2009)).

Dentre os estudos que se propuseram avaliar o efeito da sazonalidade na comunidade da macrofauna observa-se que os resultados são bastante diversos. Na área de estudo, embora a maior riqueza tenha sido observada no período chuvoso, a diferença não é significativa. Esse resultado é semelhante ao observado por Tapia-Coral (2004) na Amazônia peruana, onde foi feito o registro para Floresta Primária, no período chuvoso, de 26 grupos, sendo 18 taxas coletado no período seco.

Cortez (2013) avaliando a qualidade do solo sob plantações de eucalipto em sequência de idades no estado do Piauí registrou para o período úmido 13 dos 18 grupos encontrados enquanto e no período seco apenas 10 grupos. Menezes et al (2009), na Floresta atlântica, verificou que não há diferença na densidade de grupos da macrofauna entre o período seco e chuvoso ao longo do processo sucessional, já a riqueza de espécies, no período chuvoso é menor na floresta secundária inicial, sendo o maior número de espécies encontrado na floresta

secundária avançada, fato que os autores atribuíram a um ambiente mais bem estruturado. Já no período seco, os valores de riqueza não apresentarem diferenças significativas.

Para Assad (1997), que estudou a macrofauna do solo no cerrado, a sazonalidade pluviométrica afeta as populações de invertebrados, visto que estes têm na água o principal fator limitante. O autor cita ainda que o grupo Collembola, por exemplo, é extremamente dependente de umidade, sendo encontrado em ambientes úmidos ou aquáticos e raramente em ambientes secos.

Na região amazônica, em áreas de floresta, essa premissa pode não ser válida uma vez que a água mesmo no período mais seco não é escassa. Os dados do INMET (2016) mostram que na área de estudo a média do acumulado mensal do período histórico compreendido entre 1961-1990, na estação seca é superior a 100 mm. Já no estado do Piauí e no Cerrado essa média é próxima do zero e permanece por alguns meses.

#### ***Relação com as variáveis ambientais***

A relação entre a vegetação e a macrofauna do solo, observada nesse estudo, já foi relatada em diversos estudos, tais como, Hooper et al. (2000), Wardle et al. (2004), Negrete-Yankelevich (2004), Bardgett (2005), Yankelevich et al. (2006) e Laossi et al. (2008). Essa relação ocorre principalmente devido a qualidade e quantidade de resíduos produzidos (HOOPER et al., 2000), aumento do número de habitat (LAOSSI et al., 2008) e da secreção de exsudatos radiculares (LAVELLE et al., 1995).

Para Hooper et al. (2000) e Correia e Andrade (2008) quanto maior a diversidade vegetal da comunidade de plantas em um determinado habitat, maior será a diversidade da fauna do solo. Desta forma, uma alta diversidade da macrofauna do solo pode aumentar a eficiência da decomposição da matéria orgânica aumentando a disponibilidade de nutrientes e a produtividade das plantas (CRAGG; BARDGETT, 2001).

Um grande número de espécies vegetais pode proporcionar diferentes resíduos orgânicos, com qualidades nutricionais distintas o que influencia a quantidade e qualidade da serapilheira ingerida pela fauna do solo controlando assim o índice de abundância dos organismos (WARREN; ZOU, 2002). Essas condições resultam no aparecimento de maior número de nichos ecológicos e uma complexa rede alimentar contribuindo para uma menor

competição entre as espécies e favorecendo, portanto, um grande número de grupos funcionais associados (LAVELLE et al., 1997; MOÇO et al., 2005).

Moralis; Sarmiento (2000), em um estudo realizado na Venezuela, encontraram resultados que demonstram o impacto negativo da retirada da vegetação e utilização agrícola do solo na comunidade de macroinvertebrados edáficos. Yankelevich et al. (2006), no México, mostraram que o incremento da diversidade vegetal que ocorre ao longo do processo de sucessão secundária promove uma diversidade de ambientes que combinam uma composição particular da serapilheira e da macrofauna do solo, resultando na distribuição heterogênea também das propriedades do solo.

Os resultados desse estudo demonstram que as propriedades do solo oriundas do avanço na complexidade da estrutura vegetacional, conforme citado por Yankelevich et al. (2006), acabam por se tornar variáveis que apresentam melhor poder de explicação para a variação da comunidade da macrofauna ao longo do processo sucessional. Dentre as variáveis analisadas, inclusive as da vegetação (idade, abertura de dossel, número de indivíduos, riqueza e área basal), as variáveis que melhor explicam a variação da comunidade da macrofauna na área de estudo, são pH, teor de Ca e de Mg no solo, abertura de dossel e a idade da floresta secundária.

Negrete-Yankelevich (2004) verificou que a diminuição na temperatura do solo, a disponibilidade de nutrientes, o aumento na diversidade da serapilheira e a quantidade de matéria orgânica do solo, registradas ao longo do processo sucessional, foram acompanhados por um aumento no número de taxa de macroinvertebrados no solo.

Primavesi (1990) relata que o número e as espécies de organismos presentes no solo estão associados, em grande parte, à alimentação disponível e ao teor de Matéria Orgânica no solo (MO). Deste modo, seria esperado que quanto maior o teor de MO no solo, maior seria a ocorrência dos organismos edáficos. No entanto, embora na área de estudo haja uma correlação entre a densidade de cinco dos 10 taxas mais abundantes e a quantidade de MO disponível no solo, essa variável não se mostrou com bom poder explicativo para a variação da comunidade da macrofauna.

Um crescente aumento na diversidade taxonômica de árvores é muitas vezes acompanhado por um aumento na heterogeneidade do dossel (PACALA; DEUTSCHMANN, 1995), hipótese que foi corroborada por Negrete-Yankelevich (2004), que observou ainda que

a heterogeneidade da luz que entra pelo dossel, promove elevada variabilidade das condições ambientais do solo. Porém na área de estudo, a relação entre abertura de dossel e idade da floresta secundária é fraca, uma vez que idade só explica 16% da variabilidade da abertura do dossel. Estudos demonstram que o tempo de recuperação da cobertura do dossel ocorre entre 15 e 20 anos e isto justificaria esta fraca relação (GONZÁLEZ-ESPINOSA et al, 1991; ROMERO-NAJERA, 2000, NEGRETE-YANKELEVICH, 2004). Mas mesmo diante da fraca relação entre abertura de dossel e idade da floresta secundária, ainda temos uma relação entre a abertura de dossel e a densidade de quatro dos 10 grupos mais abundante (Chilopoda, Araneae, Enchytreididae e Diplura), ocorrendo uma diminuição da densidade destes grupos com o aumento da abertura do dossel.

Moralis e Sarmiento (2000) avaliando a recuperação da comunidade da macrofauna com o avanço da sucessão florestal sobre as áreas agrícolas constataram que, aos seis anos de sucessão secundária, a densidade de indivíduos e a riqueza e diversidade dos táxons da macrofauna do solo já haviam recuperado valores semelhantes àqueles das condições originais de floresta não alteradas. Na área de estudo esse período de recuperação demonstrou ser um pouco maior, por volta dos oito anos, quando nas análises ocorre a separação bastante clara entre dois grupos de parcelas.

#### *Alterações da comunidade da macrofauna edáfica pelo índice V de Wardle*

Pela aplicação do Índice V de Wardle (1995), tendo-se como referência a floresta primária, observou-se que as áreas de florestas secundárias apresentaram inibição e/ou estimulação dos grupos da comunidade da macrofauna do solo de acordo com o estágio de sucessão. Ocorre uma diminuição muito acentuada da porcentagem de táxons que sofrem inibição extrema, com o aumento da idade da floresta secundária. Sendo que, na etapa 1 do processo de sucessão essa taxa é de cerca de 40%, caindo a partir da etapa 2 para um pouco mais que 20% , taxa similar a floresta primária (Etapa 4).

Ainda na etapa 1, observa-se que cerca de 70% dos táxons sofrem algum grau de inibição, e quase não ocorreu estimulação extrema. Já a partir da etapa 2, menos de 60% dos táxons sofreram inibição. Indicando que, as características físicas e químicas do solo, aliadas a baixa diversidade da vegetação encontradas na etapa 1 do processo sucessional implicam em prejuízo à proliferação e manutenção das populações da macrofauna na área de estudo.

A quantidade de liteira disponível no solo aumenta com a idade da floresta secundária, o que favoreceria os organismos decompositores como os Isopodas e Diplopodas (MOREIRA et al., 2010). No entanto, essa relação não é linear para estes organismos na área de estudo, especialmente para os diplopodas. Sendo que, na etapa 1 os diplopodas sofrem inibição em 72% das parcelas e em 100% das parcelas da 4. Nas etapas 2 e 3 a inibição dos diplopodas ocorre em menos de 40% das parcelas. Já os isopodas apresentaram alta taxa de inibição na etapa 1 (72%) e foram estimulados na etapa 2 (60%), 3 (63%) e 4 (66%).

### ***Abundância e frequência dos grupos funcionais***

Os grupos herbívoros e decompositores apresentaram baixa abundância em todas as idades. Siira-Pietikainen et al. (2003), em um trabalho realizado na Finlândia, encontraram como predominante na floresta intacta o grupo funcional herbívoros. Os autores observaram que, a menor umidade do solo nas áreas alteradas desfavorece a presença dos decompositores, indicando que a floresta que não foi alterada oferece as melhores condições ambientais para a colonização destes grupos.

No estudo de Rosseau et al (2014) os grupos sensíveis à idade das áreas de florestas secundárias são decompositores e foram mais abundantes nas matas e áreas de capoeiras mais antigas. Sugerindo que a abundância desses grupos responde ao aumento da biomassa vegetal e aporte de serapilheira ao solo (Sayer et al. 2010). No entanto, na área de estudo não foi observado uma relação entre a densidade de indivíduos saprófagos e a idade da floresta secundária.

## **4.5 Conclusão**

A idade da floresta secundária, bem como as características dos solos e da vegetação, foram variáveis transformadoras da comunidade da macrofauna edáfica nas florestas secundárias e nas áreas de florestas primárias analisadas nesse estudo.

Mesmo a riqueza de grupos da macrofauna sendo levemente maior nos meses mais chuvosos, o período em que é realizada a amostragem parece não interferir nos resultados.

Considerando que não há diferenças entre os dados coletados na serapilheira e no solo, e que as relações entre os dados oriundos das amostras de solo coletadas a uma profundidade

de 0-10 cm e as variáveis estudadas são mais expressivas, a coleta dos dados apenas na profundidade de 0-10 permite o conhecimento da dinâmica do processo sucessional da macrofauna nas florestas secundárias de terra firme da região.

Os dados demonstram que a partir do oitavo ano pós-distúrbio, a macrofauna edáfica já se assemelha a composição da floresta primária. Portanto, só após esse período a macrofauna estaria em condições estruturais para prover uma boa qualidade do solo. De acordo com estes dados, um manejo de agricultura com pousio maior que 8 anos, permitiria uma recuperação das funções do solo, o que acarretaria na melhora significativa das propriedades físicas e químicas do solo, da áreas exploradas e arredores.

O uso da macrofauna como bioindicador da qualidade do ambiente demonstrou ser uma excelente estratégia para o monitoramento das florestas secundárias, visando à conservação destes habitats e do manejo correto de seus recursos naturais.

#### **4.6 Referências**

- ANDERSON, J.; INGRAM, J. **Tropical soil biology and fertility, a handbook of method.** Wallingford: CAB International.1993.
- ASSAD, M.L.L. Fauna do solo. In: VARGAS, M.A.T.; HUNGRIA, M. (Ed.) **Biologia dos solos dos Cerrados.** Planaltina: EMBRAPA, 1997. pp. 363-443.
- AYRES, M. et al. **BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biomédicas.** 2007. Mamirauá. Belém, PA. 364 p.
- BARDGETT, R.D. et al.. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. **Trends Ecol. Evol.** v. 20, pp.634–641, 2005.
- BARETTA, D. et al.. Trap and soil monolith sampled edaphic spiders (Arachnida: Araneae) in Araucaria angustifolia forest. **Scientia Agricola**, v. 64, pp. 375–383, 2007.
- BARETTA, D.; BROWN, G.; CARDOSO, E. Potencial da Macrofauna e outras variáveis edáficas como indicadores da qualidade do solo em áreas com Araucaria angustifolia. **Acta Zoológica Mexicana**, v.2, pp. 135-150, 2010.
- BARETTA, D. et al.. Fauna edáfica e qualidade do solo. In: KLAUBERG FILHO, O., MAFRA, A. L., GATIBONI, L. C. **Tópicos em Ciências do solo.** Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, v. 7, pp. 141-192, 2011.
- BARNES, D. R.. **Zoologia dos invertebrados** (7 ed.). Pennsylvania: Roca.2005.

- BARROS, E. et al.. Comunidades da Macrofauna do Solona Amazônia Brasileira In: MOREIRA, F.M.S, **Biodiversidade do Solo em Ecossistemas Brasileiros**, 2007. Editora UFLA
- BASTIDA, F. et al.. Past, present and future of soil quality indices: a biological perspective. **Geoderma**, v.147, pp. 159-171, 2008..
- BORCARD, D.; GILLET, F.; LEGENDRE, P. **Numerical Ecological with R**. New York: Springer. 2011.
- BROWN, G. G.; MASCHIO, W.; FROUFE, L. C. M. **Macrofauna do solo em sistemas agroflorestais e Mata Atlântica em regeneração nos municípios de Barra do Turvo, SP, e Adrianópolis, PR**. Colombo: Embrapa Florestas, 2009. 51 p.
- CHAUVAT, M.; ZAITSEV, A.S.; WOLTERS, V. Successional changes of collembola and soil microbiota during forest succession. **Oecologia**, v.137, pp.269–276, 2003.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. CARSON,; S. A. SCHNITZER, **Tropical forest community ecology**, 2008, pp. 384-408. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation** 2001, 2° ed., UK: Plymouth.
- COIMBRA, J.L.M. et al.. Mean square expected values: an essential analysis; **Cienc. Rural**, v. 36, n. 6, 2006.
- CORREIA, M.E.F.; ANDRADE, A.G. Formação de serapilheira e cicagem de nutrientes. In: SANTOS, G.A. et al.. **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais**. 2008, 2. ed. Porto Alegre: Metrópole, p. 137-158.
- CORREIA, M.; OLIVEIRA, L. Fauna de solo: aspectos gerais e metodológicos. **Embrapa Agrobiologia**, v. 112, p. 46, 2000.
- COSTA, A. C. L. et al.. Clima, p. 45-90. In Lisboa, P. L. B. **Caxiuanã- Desafios Para A Conservação De Uma Floresta Nacional Na Amazônia**. 2009. Belém: MPEG.
- COSTA, A. et al.. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã, Volume 1 – Diagnóstico. In: **O Clima da Floresta Nacional de Caxiuanã**, 2012, pp. 108-114.
- CORTEZ, C. T. **Indicadores biológicos de qualidade de solo sob plantações de eucalipto em sequência de idades**. Teresina. 2013, Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Piauí. Orientador: Prof. Dr. Luís Alfredo Pinheiro Leal Nunes
- CRAGG, R.G.; BARDGETT, R.D. How changes in soil faunal diversity and composition within trophic group influence decomposition processes. **Soil Biol. Biochem.** v.33, pp. 2073–2081, 2001.
- DECAENS, T. L. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. **European Journal of Soil Biology**, v.30, pp. 157–168, 1994.
- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Quantitative indicators of soil quality: a minimum data set. In: DORAN, J.; JONES, A. J. **Methods for assessing soil quality**, 1996, pp. 25-37,. Madison: SSSA.

- EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo** / Centro Nacional de Pesquisa de Solos, 1997, 2 ed., Rio de Janeiro.
- FEARNSIDE, P.M. et al.. Modelagem de desmatamento e emissões de gases de efeito estufa na região sob influência da Rodovia Manaus-Porto Velho (BR-319). **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.24, n.2, pp. 208-233, 2009.
- FERREIRA, L.; SILVA, A.; ALMEIDA, S. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. Volume 1 – Diagnóstico. In: **Os tipos de vegetação de Caxiuanã**, 2012, pp. 132-152.
- FRAGOSO, C. et al.. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. **Applied Soil Ecology**, v.6, pp. 17–35, 1997.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA M., et al.. Secondary succession in disturbed Pinus-Quercus forests in the highlands of Chiapas, Mexico. **Journal of Vegetation Science** v.2, pp.351-360, 1991.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. Porto Alegre, Brasil: Artmed Editora. 2004.
- HOOOPER, D.U., et al. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. **Bioscience** v. 50, pp. 1049–1061, 2000.
- HOTELLING, H. Relations between two sets of variants. **Biometrika**, 1936. pp. 321-377.
- INEMET. **Instituto nacional de meteorologia**. <http://www.inmet.gov.br/html/clima.php>, 2016.
- LAOSSI, K. et al.. Effects of plant diversity on plant biomass production and soil macrofauna in Amazonian pastures. **Pedobiologia**, v.51, pp. 397-407, 2008.
- LAVELLE, P.; PASHANASI, B. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). **Pedobiologia**, v.33, pp. 283–291, 1989.
- LAVELLE, P.; SPAIN, A. **Soil ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic. 2001
- LAVELLE, P., et al.. The impact of soil fauna on the properties of soils, in the humid tropics. In: **Myths and Science of Soils of the Tropics**, 1992, pp. 157–185. Madison: SSSA Special Publication.
- LAVELLE, P. et al.. Mutualism and biodiversity in soils. **Plant Soil**, v. 170, pp.23–33, 1995.
- LAVELLE, P. et al.. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. **European Journal of Soil Biology**, v.33, pp. -193, 1997.
- LAVELLE, P.; SENAPATI, B.; BARROS, E. Soil macrofauna. In: SCHROTH, G.; SINCLAIR, F.L. (Ed.). **Trees, Crops and Soil Fertility**. 2003. CABI Publishing, Wallingford, pp. 303-304
- LEDUC, A. et al.. Importance of spatial components in the analysis of forest cover variations. **Journal of Vegetation Science**, 1992.

- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**, 2012, 3 ed., Elsevier, Ed., USA.
- LISBOA, P. A Estação Científica Ferreira Pena / ECFPn. In: P. LISBOA, **Caxiuanã 1997**, pp. 23-52. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LISBOA, P.; BEZERRA, M.; CARDOSO, A. L. **Caxiuanã Hitorial Natural e ecologia de uma floresta nacional da Amazônia**. 2013, Belém: MPEG.
- MENEZES, C.E.G. et al.. Macrofauna edáfica em estádios sucessionais de floresta estacional semidecidual e pastagem mista em pinheiral (RJ). **R. Bras. Ci. Solo**, v.33, pp.1647-1656, 2009.
- MERLIM, A. N. **Macrofauna edáfica em ecossistemas preservados e degradados de araucária no Parque Estadual de Campos de Jordão, SP**. 2005, Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.
- MOÇO, M.K. et al.. Caracterização da fauna edáfica em diferentes coberturas vegetais na região norte fluminense. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 29, pp. 555-564, 2005.
- MOÇO, M.K.S. et al.. Relationships between invertebrates communities, litter quality and soil attributes under different cacao agroforestry systems in the south of Bahia, Brazil. **Applied Soil Ecology**, v. 46, pp. 347-354, 2010.
- MORAES, B. et al.. Variabilidade de precipitação na floresta de Caxiuanã. In: P. I. Lisboa, **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia**, 2009, pp. 91-97, Belém: MPEG.
- MORALES, J; SARMIENTO, L. Dinâmica de los macroinvertebrados edáficos y su relación con la vegetación en una sucesión secundaria en el paramo venezolano. **Ecotropicos**, v. 15, pp.99-110, 2002.
- MOREIRA, F.M.S.; HUISING, E.J.; BIGNELL, D.E. **Manual de biologia dos solos tropicais: Amostragem e caracterização da biodiversidade**. 2010, Lavras, Universidade Federal de Lavras. 368p.
- NEGRETE-YANKELEVICH, S. **Integrating soil macroinvertebrate diversity, litter decomposition and secondary succession in a tropical montane cloud forest in México**, 2004, PhD thesis. University of Edinburgh, Edinburgh, UK. Available at: <http://www.era.lib.ed.ac.uk/handle/1842/592>
- PACALA S. W.; DEUTSCHMAN D. H. Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. **Oikos**, v. 74, pp.357-365, 1995.
- PRIMAVESI, A. **Manejo Ecológico do Solo: a agricultura em regiões tropicais**. 1990, São Paulo – SP. Nobel.
- RAPOPORT, E. La fauna edáfica y sus aplicaciones em la caracterizacion de los suelos. **Congreso latino americano de biologia do solo**, 1968. pp. 155-174, Santa Maria.
- ROMERO-NÁJERA I. **Estructura y condiciones microambientales en bosques perturbados de los altos de Chiapas, Mexico**. 2000, Dissertation (Licenciatura).Universidad Autonoma de Mexico.

- ROUSSEAU, G. X., et al.. O enriquecimento e a trituração da capoeira promovem a conservação da biodiversidade do solo no mosaico da agricultura familiar na Amazônia Oriental. **Congresso brasileiro de sistemas agroflorestais**,. 2011. Belém .
- ROUSSEAU, G.X., et al.. Macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras, florestas e pastos no Centro de Endemismo Belém, Amazônia Oriental. **Acta amazônica**, v. 44, n.4, pp 499 – 512, 2014.
- SAYER, C.D. et al.. Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow, eutrophic lake: implications for the stability of macrophyte-dominance. **Freshwater Biology**, v.55, pp. 565–583, 2010.
- SIIRA-PIETIKAINEN, A.; HAIMI, J.; SIITONEN, J. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. **Forest Ecology and Management**, v.172, pp. 339-353, 2003.
- STORK, N.; EGGLETON, P. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. **American Journal of Alternative Agriculture**, v.7, pp. 2-6, 1992.
- TAPIA-CORAL, S. C. **Macro-invertebrados do solo e o estoque de carbono e nutrientes em diferentes tipos de vegetação de terra firme na Amazônia peruana**.2004, Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – INPA- Universidade Federal do Amazonas.
- WALKER, T.W.; SYERS, J.K. The fate of phosphorus during pedogenesis. **Geoderma**, v.15, pp.1–19, 1976.
- WARDLE, D. Impacts of disturbance on detritus food webs in agroecosystems of contrasting tillage and weed management practices. **Advances in Ecological Research**, v.6, pp. 105-182, 1995.
- WARDLE, D.A. et al.. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. **Science**, v. 304, pp. 1629–1633, 2004.
- WARREN, M. W.; ZOU, X. Soil macrofauna and litter nutrients in three tropical tree plantations on a disturbed site in Puerto Rico. **Forest Ecology Management**, v.170, pp.161-171, 2002.
- YANKELEVICH, S.N. et al.. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. **Plant Soil**, v.286, pp.123-139, 2006.
- ZAR, J. H. (2009). **Biostatistical analysis**. 2009. New Jersey: Prentice-Hall.

## ANEXO

Anexo 1: Classificação por idade e etapa de sucessão das parcelas amostradas, com as siglas usadas nas análises, bem como as coordenadas geográficas das áreas.

<b>Parcela</b>	<b>Idade</b>	<b>Etapa</b>	<b>Coordenada</b>		
ua1	20	II	22M	450431	9807934
ua2	40	III	22M	450460	9807840
ua3	30	III	22M	450524	9807689
ua4	40	III	22M	450438	9807298
ua5	25	II	22M	450736	9806693
ua6	16	II	22M	451378	9805818
ua7	2	I	22M	451311	9805873
ua8	4	I	22M	451295	9805938
ua9	6	I	22M	451273	9805994
ua10	40	III	22M	451290	9806020
ua11	40	III	22M	452008	9805931
ua12	25	II	22M	452151	9806489
ua13	16	II	22M	452231	9806489
ua14	40	III	22M	452263	9806456
ua15	40	III	22M	451971	9806242
ua16	12	II	22M	451165	9805956
ua17	6	I	22M	451162	9805967
ua18	4	I	22M	451171	9805868
ua19	3	I	22M	451087	9895858
ua20	4	I	22M	451107	9805774
ua21	1	I	22M	451167	9805907
ua22	8	I	22M	451101	9805726
ua23	5	I	22M	451169	9805719
ua24	6	I	22M	451122	9805647
ua25	40	III	22M	451116	9805581
ua26	30	III	22M	451821	9806334
ua27	40	III	22M	452011	9805245
ua28	25	II	22M	452095	9804131
ua29	30	III	22M	451064	9806483
ua30	80	IV	22M	448627	9808014
ua31	14	II	22M	449310	9807814
ua32	80	IV	22M	448994	1807840
ua33	80	IV	22M	448894	9807731
ua34	2	I	22M	450723	9804521
ua35	1	I	22M	450759	9804552
ua36	3	I	22M	450729	9804465
ua37	5	I	22M	450789	9801761
ua38	1	I	22M	450464	9801085
ua39	5	I	22M	450450	9800923
ua40	2	I	22M	450785	9801387

Anexo 2: Áreas amostradas (Unidade amostral - Ua) e os valores das variáveis ambientais analisadas para cada área.

Ua	Idade	Etapa	Dossel	umid	N	MO	pH	P	K	Na	Ca	Mg	Al	Areia grossa	Areia Fina	Silte	Argila total
P1	20	2	12,02	16,39	0,13	18,67	4,5	3	8	4	0,2	0,4	2,9	376	266	238	120
P2	40	3	13,33	19,71	0,12	20,46	4,5	2	8	6	0,1	0,2	3	368	158	294	180
P3	30	3	11,11	26,15	0,17	54,12	4,4	1	10	2	0,1	0,2	6	79	46	676	200
P4	40	3	22,89	19,16	0,16	16,4	4,6	2	16	6	0,2	0,4	3,6	151	196	493	160
P5	25	2	32,86	25,04	0,26	64,35	4,4	1	16	8	0,1	0,3	6,3	50	33	638	280
P6	16	2	28,12	13,83	0,09	13,08	5,3	5	12	4	1,6	2	0,6	436	267	217	80
P7	2	1	74,63	11,45	0,06	13,91	6,3	3	8	2	3,2	3,7	0,1	535	250	156	60
P8	4	1	39,30	12,57	0,05	16,57	6,3	5	4	2	2,8	3,4	0,1	709	183	88	20
P9	6	1	28,48	14,96	0,11	19,7	5	1	10	9	0,5	0,8	2,3	463	195	242	100
P10	40	3	25,88	18,60	0,16	50,62	4,4	2	18	15	0,2	0,5	3,6	350	165	325	160
P11	40	3	24,72	22,48	0,15	21,7	4,3	1	14	7	0,2	0,2	5,8	108	75	637	180
P12	25	2	21,36	13,41	0,06	18,82	4,8	2	8	4	0,2	0,3	1,1	741	163	76	20
P13	16	2	25,83	15,85	0,12	18,1	4,3	1	8	4	0,1	0,2	3,6	553	162	206	80
P14	40	3	26,24	16,64	0,12	17,52	4,1	2	10	7	0,1	0,2	4,2	367	272	242	120
P15	40	3	23,34	20,57	0,18	66,47	4,3	1	10	11	0,1	0,2	3,8	307	108	366	220
P16	12	3	28,92	15,98	0,08	12,9	4,4	3	12	9	0,5	0,8	1,5	520	235	125	120
P17	6	1	25,14	14,90	0,09	14,51	6	2	14	17	3,2	4,1	0,1	549	245	147	60
P18	4	1	81,88	12,59	0,05	18,57	6,2	1	8	4	2,6	3,3	0,1	641	202	97	60
P19	3	1	100,00	11,82	0,04	7,78	6,2	1	8	4	1,7	2,2	0,1	638	236	86	40
P20	4	1	81,45	11,32	0,05	16,65	6,2	1	8	7	2,6	3,2	0,1	694	196	51	60
P21	1	1	100,00	12,47	0,04	13,41	5,8	1	4	2	1,9	2,3	0,2	522	346	93	40
P22	8	1	25,57	13,53	0,04	20,28	5,3	1	6	4	0,8	1,1	0,4	731	189	41	40
P23	5	1	80,09	10,99	0,05	11,8	6	1	4	2	2,4	2,8	0,1	685	216	59	40
P24	6	1	25,97	14,04	0,07	11,56	5,2	1	16	2	0,8	1,1	1	578	239	83	100
P25	40	3	22,24	22,55	0,15	23,07	4,3	2	6	2	0,2	0,5	2,6	299	151	251	300

UM	Idade	Etapa	Dossel	umid	N	MO	pH	P	K	Na	Ca	Mg	Al	Areia grossa	Areia Fina	Silte	Argila total
P26	30	3	25,34	21,58	0,16	21,81	4,1	5	18	13	0,1	0,2	5	233	143	425	200
P27	40	3	86,05	20,36	0,14	18,67	4,2	2	20	7	0,2	0,4	4,1	195	178	388	240
P28	25	2	8,79	23,27	0,19	<b>63,99</b>	4,4	1	18	13	0,2	0,5	3,4	69	223	469	240
P29	30	3	23,01	22,37	0,15	<b>63,29</b>	4,8	1	16	17	0,1	0,2	5,5	28	159	713	100
P30	80	4	21,80	12,37	0,07	23,22	4,5	2	12	9	0,2	0,4	1,2	483	284	173	60
P31	14	2	22,75	14,26	0,08	20,74	4,5	1	6	2	0,2	0,5	1,3	483	254	143	120
P32	80	4	23,45	14,46	0,09	21,51	4,3	2	8	2	0,1	0,3	1,3	420	320	121	140
P33	80	4	29,76	14,30	0,08	16,73	4,3	1	8	7	0,1	0,3	1,3	540	228	153	80
P34	2	1	18,27	14,65	0,07	15,18	5,3	2	4	2	1,4	1,8	0,7	630	168	82	120
P35	1	1	100,00	13,24	0,1	13,89	6,7	3	14	4	4,6	6,6	0,1	548	190	183	80
P36	3	1	46,24	14,95	0,06	17,58	6,2	2	10	7	2,1	2,9	0,1	581	283	56	80
P37	5	1	100,00	12,21	0,04	10,5	5,3	3	4	2	0,3	0,4	1,1	812	125	4	60
P38	1	1	47,97	21,05	0,16	22,18	4,7	3	10	2	0,3	0,6	2,5	209	83	289	420
P39	5	1	10,76	23,45	0,16	19,93	4,8	3	12	2	0,4	0,7	2,2	206	96	259	440
P40	2	1	13,84	22,42	0,14	67,11	4,3	1	8	2	0,1	0,2	5,4	29	32	800	140

Anexo 3: Categorias de inibição e estimulação de acordo com Wardle (1995) por grupo taxonômicos nas 40 áreas estudadas de diferentes idades: inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM),

Idade	Formicidae	Isoptera	Chilopoda	Diplopoda	homoptera	Orthoptera	Pseudoescorp,	Araneae	Acari	Collembola	Enchytraeidae	Oniscoidea	L. Coleoptera	Coleoptera	Diplura	L. Diptera	Hemiptera	Scorpiones	Gastropoda	Blattodea	Hymenoptera	Diptera	Thysanoptera	Heteroptera	Neuroptera	Opiliones	Lepidoptera	Pulmonata	Oligochaeta	Mantodea	
1	IL	IE	IE	IM	IE	IM	IE	EL	IE	IE	IE	IL	IL	IL	IE	IE	EL	SA	IM	EL	IE	EL	IL	IM	IE	IE	EL	IE	I	IE	
1	EL	IM	IM	IM	IM	IE	IL	SA	IM	SA	IE	IE	IL	EL	IM	IM	EM	IE	IE	IM	IE	IE	SA	SA	EM	IE	IE	IE	IE	IL	IE
1	IL	SA	IM	IE	IL	IE	IM	EM	IE	IM	IE	EL	IL	SA	IM	IE	IE	IE	IE	EL	IE	EM	EL	IM	IE	IE	IE	IE	EL	IE	
2	IL	EL	SA	IM	IL	EL	IL	EL	IM	SA	EL	IE	IL	EL	IM	IE	EL	SA	IE	E	IE	IE	IE	EL	IE	IE	IE	IE	IE	IL	IE
2	EL	IE	IL	IL	IL	EL	IL	EL	IE	EM	IL	IL	IL	EL	IE	IM	E	IE	SA	EM	IE	EM	EL	IM	IE	EM	IE	IE	IL	IE	
2	SA	SA	IL	EL	EL	EL	IE	IL	IE	IL	IL	SA	EL	IL	IM	IM	IE	IE	EL	EL	IE	EL	EL	EL	IE	IE	EE	IE	EL	IE	
3	IL	SA	SA	IM	IL	IL	IM	EL	IE	SA	IM	EL	IL	EL	IM	IM	IE	IE	EE	EL	IE	IE	EL	EM	EE	IE	IE	IE	EL	IE	
3	IL	IE	IM	IM	EL	IM	IM	EM	IE	EM	IM	IE	IL	SA	IE	IE	IE	IE	IE	IL	IE	EL	EL	EM	IE	EL	IE	IE	EM	IE	
4	EL	IE	IM	IL	IL	IL	IE	IL	IE	EL	IE	EL	EL	EL	IE	IM	EL	IE	EM	EM	IE	IE	EL	EE	IE	IE	IE	IE	IL	IE	
4	IL	IM	IL	EL	EL	IM	IL	IM	IL	IL	IE	IL	IL	IM	IM	IE	IE	IE	IM	EL	IE	EL	SA	IE	IE	IE	EL	IE	IL	IE	
4	IM	IL	IL	IM	IE	IM	IE	EL	IE	IM	IE	IE	IM	IE	IE	IM	E	IE	EM	EL	IE	EL	EL	SA	IE	IE	IE	IE	EL	IE	
5	IL	IE	SA	IL	IL	IM	EL	IM	EL	IM	IM	IM	EL	EM	EM	EL	EL	IE	IE	EL	IE	IE	EL	IM	IE	IE	EL	IE	IM	IE	
5	EM	IM	SA	IE	IL	IE	IE	EL	IE	IE	IE	IE	EL	IL	IE	IE	IE	SA	IE	IM	IE	IE	EM	EL	IE	IE	EL	IE	IL	IE	
5	IL	IM	IM	IL	EL	IM	IE	EL	IL	EL	IE	IL	EL	IM	IE	IE	IE	IE	EM	SA	IE	IE	SA	EL	IE	EL	EM	IE	IL	IE	
6	IL	IM	IL	IL	EL	EL	IM	IM	IE	SA	IE	IL	SA	IL	IM	IE	EL	IE	IM	SA	IE	IE	EL	IM	EM	IE	EL	IE	SA	IE	
6	IL	EL	IL	EL	IL	EL	IM	IL	IM	SA	IM	IM	SA	IL	IM	IM	IE	IE	IE	SA	IE	EL	IL	SA	IE	IE	EL	IE	EL	IE	
6	IM	IM	EL	EE	EL	EL	EL	SA	SA	SA	IM	EM	IM	SA	SA	IE	IE	IE	EM	IE	IE	EL	IL	EL	IE	IE	IE	IE	EL	IE	
8	IM	IM	SA	EL	IL	EL	EL	IM	IL	IL	EL	IL	EL	IL	IM	SA	EL	IE	EM	SA	IE	EM	EL	IM	IE	IE	EL	IE	EL	IE	
12	EM	IM	IL	EL	EL	EL	EL	IM	IL	SA	IE	IL	IL	IL	IL	IM	IE	IE	IM	IE	EE	EL	IL	IE	EM	IE	IE	IE	EL	IE	
14	IL	EM	EL	IM	EL	IE	IL	IM	IL	IL	EL	SA	IL	IL	IL	IM	IE	IE	IE	IL	IE	EL	EM	IE	IE	EE	IE	IE	EL	EE	
16	EL	EL	EL	IL	SA	EM	EM	IM	EM	IL	EM	EL	SA	SA	SA	IM	EL	IE	IE	IE	IE	IE	EM	IM	EM	EL	IE	IE	SA	IE	

idade	Formicidae	Isoptera	Chilopoda	Diplopoda	homoptera	Orthoptera	Pseudoescorp.	Araneae	Acari	Collembola	Enchytraeidae	Oniscoidea	L. Coleoptera	Coleoptera	Diplura	L. Diptera	Hemiptera	Scorpiones	Gastropoda	Blattodea	Hymenoptera	Diptera	Thysanoptera	Heteroptera	Neuroptera	Opiliones	Lepidoptera	Pulmonata	Oligochaeta	Mantodea
16	IM	SA	EL	EL	EM	EL	EM	EL	IL	SA	IM	EM	SA	IL	SA	IM	IE	EM	EM	EL	IE	EL	IL	EM	IE	IE	EL	EE	EL	IE
20	EM	EL	EL	IL	EL	EL	EL	EM	EL	EL	IL	SA	EL	EL	IL	IM	EL	IE	IE	SA	EE	IE	EL	SA	IE	EM	EM	IE	SA	IE
25	IL	IM	IL	IL	IM	EL	EM	IL	EL	SA	EL	EL	SA	EL	IL	IM	IE	IE	IM	EL	IE	IE	IM	SA	IE	EL	IE	EE	IL	IE
25	EM	EM	EM	EL	IM	IM	SA	EM	EL	IL	SA	IL	SA	EL	EL	IE	IE	SA	IM	IL	IE	EL	IM	IE	IE	IE	IE	IE	IL	IE
25	IM	EL	EL	IM	SA	EL	IM	IL	EM	SA	IL	IM	EL	IL	SA	IE	EL	IE	IE	IL	IE	IE	IM	IM	IE	IE	EL	IE	EL	IE
30	IL	IL	EL	IL	IL	EL	EL	IL	EM	IM	EM	IL	IL	SA	EL	IL	EL	SA	IE	EL	IE	EM	SA	SA	IE	EL	IE	IE	IM	IE
30	EL	EL	EL	IL	IE	EL	EL	IL	EL	IL	EL	IL	EL	EL	EM	SA	IE	EM	IE	IM	IE	IE	IL	IE	EM	IE	EE	EE	IL	IE
30	IL	EL	SA	EL	IM	EM	EL	SA	EL	EL	SA	EM	SA	EL	EM	IE	IE	SA	SA	SA	IE	IE	EL	EL	EE	EM	EL	IE	IL	IE
40	IL	SA	IL	IL	IM	IL	IL	IE	IL	IM	EM	EL	IM	IM	EM	IE	EM	EM	IE	SA	IE	IE	IE	IM	IE	EM	IE	IE	IM	IE
40	EM	EL	EL	EM	IL	EL	IL	IM	SA	IL	EM	EL	EL	IM	EL	IM	IE	EM	IE	IL	IE	EM	SA	IM	IE	IE	IE	IE	IL	IE
40	IL	EM	EL	EM	SA	IL	SA	IL	IL	EL	SA	SA	EL	EL	IL	IE	IE	EE	SA	EL	IE	EL	IL	IE	IE	IE	IE	IE	IL	IE
40	EL	EL	EL	EL	EL	IM	EL	SA	EM	EM	EL	EL	SA	IL	EL	IE	EL	EM	EL	IL	IE	EL	IM	IE	IE	IE	IE	IE	IL	IE
40	SA	IL	SA	IL	EL	IL	EM	IM	EM	SA	IL	IM	IL	IL	EL	IM	IE	EM	IE	IL	IE	EL	IE	IM	EE	IE	IE	IE	SA	IE
40	IL	EL	IL	EL	EM	EL	EL	IL	EL	SA	IL	EM	SA	EL	SA	IM	IE	EM	IM	EL	IE	IE	IL	EL	IE	IE	IE	IE	SA	IE
40	IL	EL	EL	SA	EL	EL	EM	IL	EM	EL	IL	EL	IL	IL	EM	IM	IE	SA	EM	IL	IE	IE	IL	IM	IE	EE	EL	IE	EL	IE
40	EL	IL	IL	IL	SA	EL	IL	IM	SA	SA	IL	EL	EL	IL	EL	IM	IE	EE	IE	IE	EE	IE	IE	IE	IE	EL	IE	IE	EM	IE
80	SA	EM	EL	IL	EL	EL	IM	EL	EM	EL	EL	EL	SA	SA	IL	IE	IE	IE	IE	IM	IE	EL	IM	EL	EM	IE	IE	IE	IM	IE
80	IM	IL	SA	IM	IE	IE	SA	IL	IL	EM	EM	EL	SA	IL	EL	IM	IE	IE	IE	IE	IE	EL	SA	IM	EM	EL	IE	IE	IL	IE
80	IL	IL	EL	IL	IM	IM	IL	EL	IM	EM	EM	IL	SA	IL	EL	IM	EL	IE	IE	IL	EE	EM	EL	EL	IE	IE	IE	IE	SA	IE

## **CAPÍTULO V**

### **DENSIDADE E BIOMASSA DE MINHOCAS COMO INDICADOR DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES**

## 5. DENSIDADE E BIOMASSA DE MINHOCAS COMO INDICADOR DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM FLORESTAS PRIMÁRIAS E FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES

### Resumo

As minhocas, e os demais engenheiros do ecossistema, são capazes de facilitar significativamente o funcionamento do solo. No entanto, estudos da macrofauna do solo, com ênfase nas minhocas, ainda são escassos na região amazônica, principalmente em áreas florestais. O objetivo desse trabalho foi avaliar a densidade e a biomassa de minhocas em uma cronosequência de floresta secundária e em floresta primária, entre o período seco e chuvoso na Floresta Nacional de Caxiuanã na Amazônia Oriental. Foram selecionadas 37 áreas de floresta secundária, com idades de 1 a 40 anos e três áreas de floresta primária. O tamanho médio das áreas de vegetação secundária é de 0,75 hectares e apresentam histórico de uso semelhantes. A coleta de solo seguiu a metodologia do Programa “Tropical Soil Biology and Fertility” (TSBF) e foram aplicados três TSBF em cada área a cada coleta, em profundidades de 0-10 cm e 10-20 cm. Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso. As variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte, argila total e umidade) e da vegetação (dossel, densidade e riqueza) também foram quantificadas. Para uma melhor compressão das relações entre variáveis bióticas e abióticas os dados foram analisados em uma abordagem contínua e categorizada, classificando as áreas em quatro etapas de acordo com idade da floresta (etapa 1- 0 a 10 anos; etapa 2- 10 a 25; etapa 3- 26 a 40; etapa 4 – floresta primária). Foram coletados 3.957 indivíduos de minhoca, sendo 253 adultos. Não houve relação significativa entre a densidade e a biomassa de minhocas com a idade da floresta secundária. Não houve diferença significativa da densidade de minhocas entre as quatro etapas do processo sucessional. Já a biomassa, foi menor na etapa 4 (floresta primária) e maior na etapa 2. A densidade e a biomassa de minhocas foi significativamente maior no período chuvoso, mas apenas para os indivíduos jovens. O modelo de regressão múltipla com as variáveis densidade de indivíduos arbóreos, quantidade de alumínio no solo, porcentagem de areia grossa e idade da floresta secundária foi o que melhor explicou (15%) a variação da densidade de minhocas nas áreas estudadas. A variação da biomassa total foi mais bem explicada pelo modelo de regressão múltipla composta pelas variáveis: densidade de indivíduos arbóreos, quantidade de alumínio no solo e idade da floresta secundária. As populações de minhoca não sofreram inibição

extrema ou estimulação extrema em nenhuma das parcelas. De acordo com os resultados obtidos nesse estudo, o uso da densidade e biomassa de minhocas como indicadores da qualidade das funções do ecossistema, demonstrou não serem os ideais. Sendo que, esta condição poderá ser alterada com a identificação das espécies.

**Palavras chave:** Amazônia. Biodiversidade. Oligochaeta. Capoeiras. Manejo

## **THE EARTHWORMS AS INDICATOR OF ECOSYSTEMIC FUNCTIONS QUALITY IN PRIMARY AND SECONDARY FORESTS OF DIFFERENT AGES**

### **Abstract**

The earthworms and other ecosystem engineers are able to facilitating significantly the functioning of the soil. However, soil macrofaunal studies, with emphasis on earthworms, are still scarce in the Amazon region, especially in forest areas. The objective of this study was to evaluate the density and biomass of earthworms in a chronosequence of secondary forest and in primary forest, between the dry and rainy season in Caxiuanã National Forest in eastern Amazonia. Were selected 37 areas of secondary forest, aged 1-40 years and three areas of primary forest. The average size of areas of secondary vegetation is 0.75 hectares and have similar history of use. The soil collection follows the methodology of program "Tropical Soil Biology and Fertility" (TSBF) and were applied three TSBF in each area by collection, at depths of 0-10 cm and 10-20 cm. Were realized six campaigns, three in the dry season and three in the rainy season. The soil physicochemical variable (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Coarse sand, fine sand, silt, the total clay and humidity) and vegetation variable (canopy density and richness), also were quantified. For a better understanding of the relationships between biotic and abiotic variables data were analyzed and discussed in an approach continues and categorized, classifying areas into four groups according to age of the secondary forest (stage 1-0 to 10 years; stage 2 – 10 to 25; stage 3- 26 to 40; stage 4 primary forest). We collected 3,957 individuals of earthworm, 253 adults. There was no significant relationship between the density and biomass of earthworms to the age of secondary forest. There was no significant difference in the density of earthworms between the four stages of the successional process, already the biomass was lower in stage 4 (primary forest) and higher in stage 2. The density and biomass of earthworms was significantly higher in the rainy season, but only for young individuals. The multiple regression model with the variable of arboreal individuals density, the amount of aluminum in the soil, percentage of coarse sand

and age secondary forest was the best explained (15%) the variation of earthworm density in the areas studied. The variation of total biomass was best explained by the multiple regression model composed by variables: density of arboreal individuals, the amount of aluminum in the soil and age secondary forest. The populations of earthworm do not suffered extreme inhibition or extreme stimulation in any of the plots. According to the results obtained in this study, the use of density and biomass of earthworms as indicators of the quality of ecosystem functions, demonstrated non be ideal. Being that this condition can be changed with the identification of species of earthworms.

**Keywords:** Amazon. Biodiversity. Oligochaeta. (Capoeira). Management.

## 5.1 Introdução

As minhocas são seres saprófitos que podem se alimentar de detritos orgânicos em vários estágios de decomposição. Estão presentes, em maior número, em solos ricos em matéria orgânica ou que possuam ao menos uma camada de húmus na superfície (BARNES, 2005). Devido a essa relação com a matéria orgânica, são consideradas áreas de boa qualidade para produção agrícola aquelas que apresentam alta densidade de minhocas (MEINICKE, 1983).

Pela capacidade de cavar eficientemente o solo e produzir uma grande variedade de poros (galerias, câmaras e vazios), bem como a produção de outras estruturas organo-minerais (macro agregados, montículos e ninhos), as minhocas e os insetos sociais (cupins e formigas) recebem a denominação de “*engenheiros do ecossistema*”, (STORK; EGGLETON, 1992). Essas mudanças no solo, provocada pelos engenheiros do ecossistema, são capazes de facilitar significativamente o funcionamento do solo, ao privilegiar ações como a infiltração da água e do ar, a mineralização do C e N e a fixação do N (STORK; EGGLETON, 1992).

A presença de minhocas em um ecossistema provoca alterações nas propriedades químicas e físicas do solo, tais como: alteração do pH e disponibilidade de nutrientes (cálcio, magnésio, fósforo, potássio e nitrogênio), infiltração de água, aeração e formação da estrutura do solo, além de alterações na atividade e na população de microrganismos existentes no ambiente, devido à elevada diversidade de microrganismos que habitam o trato digestivo das minhocas (LEE, 1985; BROWN; JAMES, 2007). Segundo Brito-Vega e Espinosa-Victoria

(2009), dentre os microrganismos que habitam o trato digestivo das minhocas, destacam-se os fixadores de nitrogênio, os produtores de hormônios de crescimento vegetal e solubilizadores de fosfato, os quais estão envolvidos em importantes processos no solo.

Estudos indicam que a comunidade de minhocas de um local são dependentes das condições solo (tipo de solo, minerais predominantes, temperatura, pH, conteúdo de matéria orgânica, umidade, textura e estrutura), da vegetação (tipo de vegetação e cobertura), do histórico de uso e condições climáticas (precipitação, temperatura, vento, umidade relativa do ar) (LAVELLE, 1996; REYNOLDS; JORDAN., 1975).

Apesar do aumento das populações e atividade das minhocas serem geralmente associado a melhorias na fertilidade do solo (PEIXOTO; MAROCHI., 1996), ainda são poucos os dados que comprovem este fenômeno, especialmente em sistemas florestais e nas regiões tropicais. Em sistemas agrícolas, a atividade das minhocas afeta direta ou indiretamente o crescimento vegetal, sendo geralmente positivo (BROWN et al., 1999; BROWN et al., 2004; SCHEU, 2003), promovendo alterações nas propriedades físico-químicas do solo, no crescimento das raízes, no controle de organismos patogênicos, e na produção de fito-hormônios (BROWN et al., 2004; BROWN; DOMINGUEZ, 2010)

Por estarem relacionadas às condições ambientais como a fertilidade do solo e por serem susceptíveis à perturbação e contaminação do habitat, respondendo a diferentes tipos de uso e manejo dos solos, as minhocas tem sido utilizadas como indicadores biológicos da qualidade do solo por muitos pesquisadores (RESSETTI, 2006; NUNES, 2007; VELAZQUEZ et al., 2007; LIMA; BRUSSAARD, 2010; SUTHAR, 2009). Com isso, objetivo desse trabalho foi avaliar a densidade e a biomassa de minhocas em uma cronosequência de floresta secundárias, com idades de 1 a 40 anos, e em florestas primárias de terra firme na Floresta Nacional de Caxiuanã, no estado do Pará.

## **5.2 Material e Métodos**

### **5.2.1 Área de estudo**

O estudo foi realizado na Estação Científica Ferreira Penna, localizada na Floresta Nacional de Caxiuanã (FLONA de Caxiuanã) (1°13'86"S; 48°17'41.18"W), nos municípios de Portel e Melgaço. Dentre os diversos ambientes registrados na FLONA, a Floresta

ombrófila densa de terras baixas, localmente chamada de floresta de Terra Firme é a vegetação predominante, destacando-se uma ampla área de vegetação secundária (capoeira), resultado da ação antrópica (LISBOA et al., 1997; FERREIRA et al., 2012).

O clima da FLONA de Caxiuanã, pela classificação de Köppen é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático “Am”. A temperatura média do ar oscila em torno de 26,7 °C, com mínimos de 22 °C e máximos 32 °C (COSTA et al., 2012). A precipitação anual média é de 1960 mm, não ultrapassando 3000mm (MORAES et al., 2009; COSTA et al. 2009). Climatologicamente, o período chuvoso esta compreendido de janeiro a junho, e o período mais seco, de julho a dezembro.

### **5.2.2 Histórico de uso da área**

No passado, a área da Floresta Nacional de Caxiuanã, presenciou uma ocupação indígena (LISBOA et al., 2013). Atualmente cinco comunidades, de uma população miscigenada, ocupa a região da Caxiuanã, cujas principais atividades são a agricultura, pesca, caça e coleta de produtos florestais e não florestais (LISBOA et al., 2013). A agricultura atual é praticada no sistema de corte e queima, com pousio que varia de 2 a 8 anos, dependendo do número e do tamanho das famílias que fazem uso das áreas. Sendo a mandioca (*Manihot esculenta* L.) o principal produto.

### **5.2.3 Coleta de dados**

O estudo seguiu a metodologia de cronosequência proposta por Chazdon (2012), uma das mais usadas para estudos de sucessão em regiões tropicais (COELHO et al. 2003; WILDI, 2002). Nessa abordagem metodológica assume-se que áreas espacialmente diferentes e com diferentes tempos de regeneração, sob condições bióticas e abióticas similares e usos equivalentes, constituem uma representação temporal do processo de sucessão (WILDI, 2002).

Para avaliar a resposta das minhocas à perturbação antrópica e ao processo sucessional, foram selecionados 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 ha, sendo três áreas de floresta primária e 37 de floresta secundária de diferentes idades. O tempo de abandono destas capoeiras variam entre 1 e 40 anos (anexo1) e o histórico de uso da terra é semelhante, com derrubada da floresta para a implementação da agricultura no método de corte e queima, sem

uso de fertilizantes. O tempo médio de pousio de 4 anos, sendo a área abandonada após 6 ciclos, em média.

Para a amostragem da densidade de minhocas foi adotado o método do Programa “Tropical Soil Biology and Fertility” (TSBF) (ANDERSON; INGRAM, 1993), onde foram coletadas seis amostras de solo e três amostras de serapilheira por área a cada amostragem. Foram realizadas seis amostragens por área, três no período seco e três no período chuvoso, com um intervalo de dois meses entre as coletas.

O método TSBF consiste na triagem manual da serapilheira e de monólitos de solo com dimensões de 25 cm x 25 cm e 10 cm de profundidade, que são retirados utilizando-se um gabarito de ferro. Nesse estudo foram retirados monólitos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade. Os monólitos foram colocadas em sacos plásticos e transportadas para o laboratório. Em seguida, realizou-se a triagem manual dos indivíduos que foram fixados em álcool 100%. Depois de fixados, o material foi lavado em água corrente, seco em papel toalha, quantificado e pesado em balança de precisão para se obter a densidade populacional e a biomassa.

A umidade do solo foi quantificada a partir de três amostras de solo que foram coletadas utilizando um tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade. Esse valor é calculado subtraindo o peso inicial do volume de solo obtido assim que retirado e outro após secagem em estufa feita a 105 °C por 48 h. A diferença entre esses dois valores nos dar uma porcentagem do peso inicial que corresponde à quantidade de água no solo (EMBRAPA, 1997). Essa amostragem foi realizada a cada coleta.

Nos mesmos pontos de coleta do TSBF foram retiradas amostras para avaliação dos atributos químicos e físicos do Solo. As amostras foram enviadas para o laboratório de solo da EMBRAPA Amazônia Oriental, onde foram analisadas a quantidade de matéria orgânica no solo, fertilidade (K, P, Na, Ca, Mg, Al), N, pH e granulometria (Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total).

A amostragem da abertura de dossel foi feita com auxílio de uma câmera fotográfica digital. Para o cálculo foi utilizado o programa ImageJ, no qual a proporção de pixels é calculada após conversão da imagem original para preto e branco, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco. Com isso, obtém-se a

porcentagem de área coberta ou aberta. Para cada parcela obteve-se a média da abertura do dossel a partir de cinco imagens.

Em cada parcela de 20x20 foi realizado o levantamento florístico dos indivíduos de sub-bosque (DAP entre 1 e 9.9 cm) e do estrato florestal (DAP > 9.9 cm) (SALOMÃO et al., 2007). As espécies foram identificadas por um parataxonomista do Museu Paraense Emílio Goeldi, de acordo com o sistema de classificação APGIII (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2009).

#### 5.2.4 Análise dos dados

A fim de se verificar qual o melhor método para a análise das variáveis bióticas e abióticas das florestas secundárias utilizamos a variável idade como uma variável contínua e como uma variável discreta, onde a categorização seguiu o sugerido por Chazdon (2008). Nessa classificação as florestas secundárias são separadas de acordo com a idade em quatro etapas: Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2- entre 11 e 25; etapa 3 - entre 26 e 45 e etapa 4 - referentes às florestas de terra firme sem alteração humana (áreas controles).

A abundância relativa foi expressa como a porcentagem do número de indivíduos por m<sup>2</sup> por área em relação ao número total de indivíduos coletados, seguindo a fórmula:

$$\text{Abundância (número médio de indivíduos por m}^2\text{)} = \frac{\text{Total t} * 100}{\text{Tinv.}}$$

Tinv.

Onde: Total t = Total de indivíduos por m<sup>2</sup> para a área

Tinv. = Total de indivíduos coletados em toda amostragem

A classificação seguiu a Tabela 5.1:

Tabela 22: Classificação dos grupos em categorias de abundância (MERLIM, 2005).

<b>Faixa de abundância Relativa</b>	<b>Classes</b>
< 2 %	Raros
2 a 10 %	Ocasionais
10 a 50 %	Abundantes
> 50 %	Dominantes

Para avaliar o efeito dos diferentes tratamentos (capoeiras de diferentes idades) na população de minhocas foi utilizado o índice V de Wardle (1995). Este índice é uma relação entre as densidades na área controle (C) com as áreas tratamentos.

$$V = (2MA / MA + MNA) - 1$$

Onde: V = índice de mudança;

MA= biomassa ou densidade na área impactada;

MNA=biomassa ou densidade na área controle.

O índice varia de -1 a 1, com o valor 0 indicando densidades/biomassa iguais nos diferentes ambientes. Pela aplicação do índice foram estabelecidas categorias para expressar a inibição ou estimulação do grupo em resposta ao tratamento (Tabela 5.2).

Tabela 23: Categorias de inibição e estimulação em resposta ao tratamento (WARDLE, 1995).

<b>Categoria</b>	<b>Símbolo</b>	<b>Índice V</b>
Inibição extrema	IE	$V < -0,67$
Inibição moderada	IM	$-0,33 > V > -0,67$
Inibição leve	IL	$-0,05 > V > -0,33$
Sem alteração	SA	$-0,05 < V < 0,05$
Estimulação leve	EL	$0,05 < V < 0,33$
Estimulação moderada	EM	$0,33 < V < 0,67$
Estimulação extrema	EE	$V > 0,67$

A relação entre a densidade e biomassa de indivíduos jovens e adultos de minhoca (variáveis dependentes) e a idade das florestas secundárias (variável independente) foi testada usando um modelo de regressão linear simples (GOTELLI; ELLISON, 2004).

As diferenças entre as variáveis dependentes entre as quatro etapas sucessionais, foram testadas usando um modelo de análise de variância simples (ANOVA de um fator), que permite analisar amostras com tamanho diferentes (AYRES et al. 2007). Para diminuir o efeito do desbalanceamento do tamanho das amostras optou-se pelo soma de quadrados tipo III (COIMBRA et al. 2006). Quando o valor obtido na ANOVA foi significativo, o teste a posteriori de tuckey foi aplicado para identificar quais diferenças par a par são significativas (ZAR, 2009). Quando os pressupostos da análise não foram atingidos (amostras independentes, homogeneidade das variâncias, resíduos com distribuição normal) o teste equivalente não paramétrico Kruskal–Wallis e o teste posteriori Dunnett foram usados (ZAR, 2009).

O Teste t de Student, ou equivalente não paramétrico Teste t com variâncias separadas, foi usado para verificar diferenças das variáveis dependentes entre o período seco e chuvoso (tratamento) (ZAR, 2009).

Para verificar se a etapa do processo sucessional afeta a densidade e a biomassa de minhocas, e se este efeito depende do período de coleta (seco ou chuvoso), os dados foram analisados através de análise de variância fatorial (ZAR, 1999).

Para determinar o efeito da idade da floresta secundária sobre a densidade e biomassa de minhocas, excluindo o efeito do período de coleta (seco ou chuvoso) foi utilizado um modelo de ANCOVA (ZAR, 1999).

Para testar o efeito de variáveis microclimáticas (umidade de solo, luminosidade), de variáveis físicas (areia grossa, areia fina, silte e argila), químicas (N, pH, MO, P, K, Na, Ca, Mg, Al) e a as variáveis da vegetação (riqueza, densidade e idade) na densidade e biomassa de minhocas (variáveis dependentes) foi usado um modelo de regressão múltipla tipo forward stepwise (ZAR, 2009).

Os pacotes estatísticos utilizados foram: R® v. 3.2.0; PRIMER ® v.6Beta; Statistica® v.7 . 2.4.1. PC-ORD®. V. 5.15. Para todas as análises foram testados seus pressupostos e o nível significância foi fixado 0,05. As análises foram conduzidas respeitando-se a premissa de homogeneidade de variâncias.

### **5.3 Resultados**

Foram coletados 3.957 indivíduos de minhoca, sendo que, apenas 253 foram adultos. Apenas seis indivíduos foram registrados na serapilheira e todos são jovens. Na porção do solo em profundidade de 0-10 cm, foram coletados 2.726 indivíduos, sendo 137 adultos. Nas amostras de solo em profundidade de 10-20 cm, foram coletados 1.225, sendo 116 adultos. De acordo com a abundância relativa às minhocas foram consideradas ocasionais em 23 parcelas de diferentes idades (1 a 40 anos) e abundantes em 17, sendo que três são as parcelas de floresta primária.

Não houve relação entre a densidade ( $F=0,10$   $p=0,75$ ) (Figura 5.1A) e a biomassa de minhocas (jovens e adultos) ( $F=2,69$   $p=0,10$ ) (Figura 5.1B) com a idade da floresta secundária.

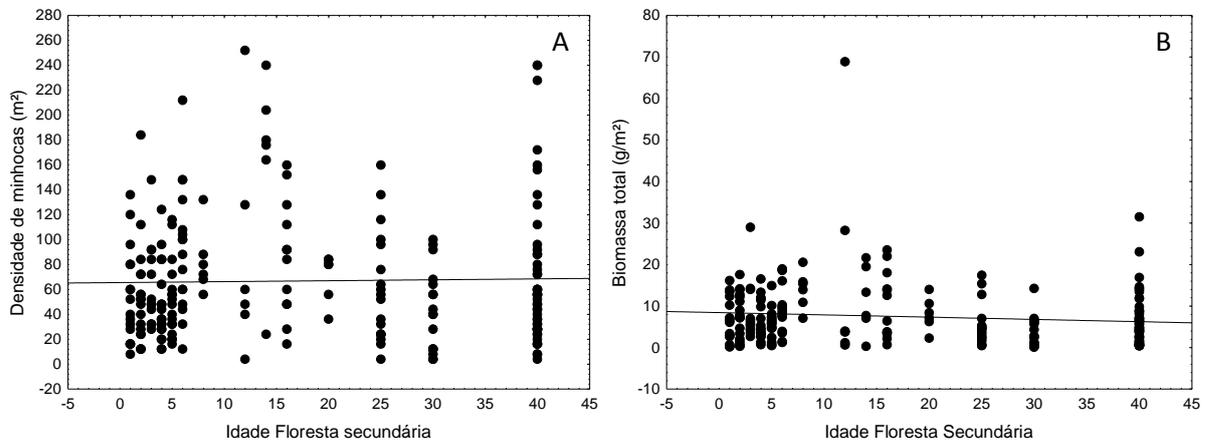


Figura 54: Relação da densidade total (A), biomassa total (B) de minhocas em relação à idade das florestas secundárias.

Analisando separadamente os indivíduos jovens e adultos, observa-se que não há uma relação significativa da densidade de indivíduos jovens ( $F=0,0003$   $p=0,79$ ) (Figura 5.2A) e adultos ( $F=0,018$   $p=0,15$ ) (Figura 5.2B) e da biomassa de indivíduos adultos ( $F=0,0003$   $p=0,79$ ) (Figura 5.2C) com a idade da floresta secundária.

Já a biomassa dos indivíduos jovens ( $F=0,03$   $p=0,009$ ) está relacionada negativamente com a idade da floresta secundária (Figura 5.2D), ou seja, há uma diminuição da densidade de indivíduos jovens com o aumento da idade da floresta secundária.

Considerando todo o período de coleta, não houve diferença significativa da densidade de minhocas entre as quatro etapas do processo sucessional ( $H=5,69$   $p=0,12$ ) (Figura 5.3A). Já a biomassa, é menor na etapa 4 (floresta primária) e maior na etapa 2 ( $H=14,14$   $p=0,002$ ) (Figura 5.3B).

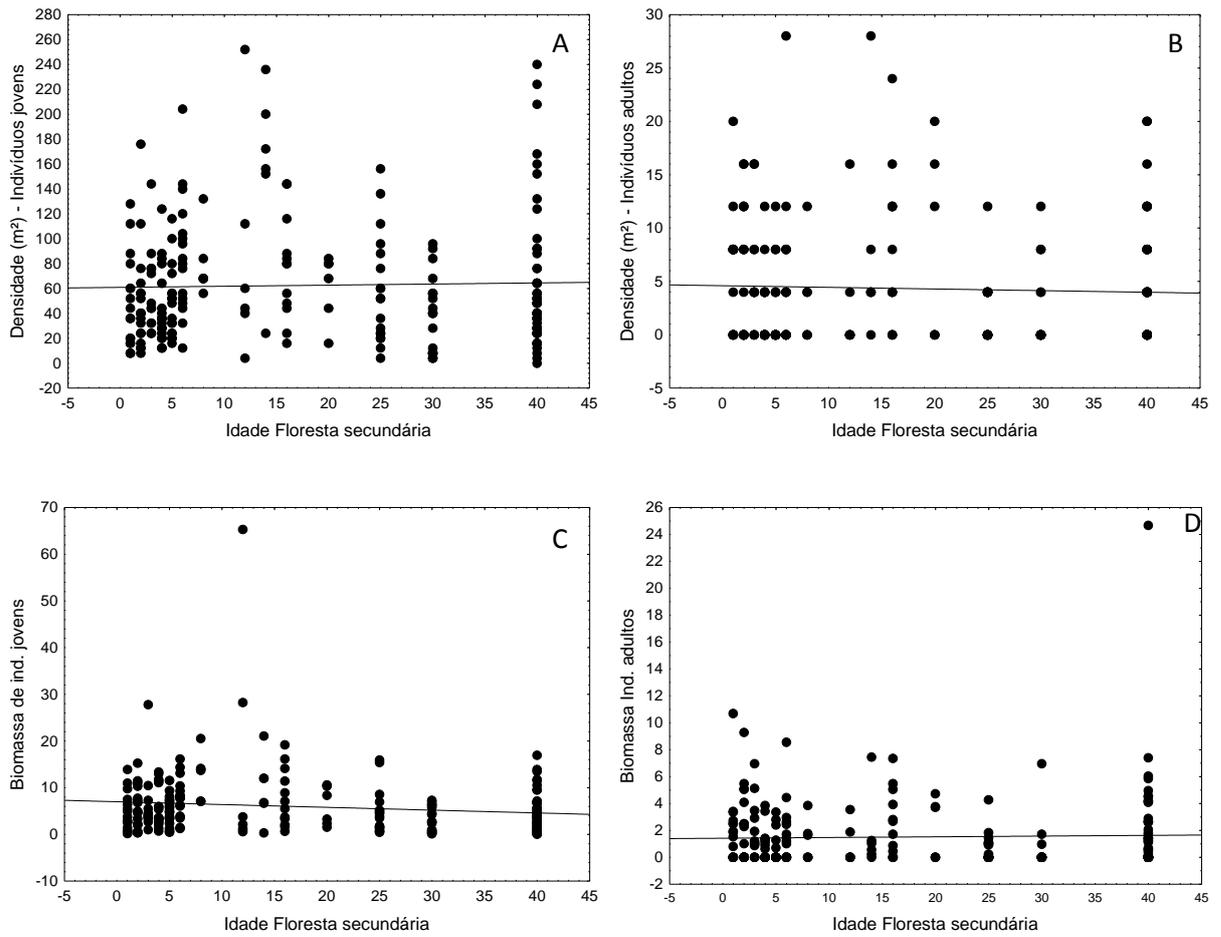


Figura 55: Relação da densidade de indivíduos jovens (A), densidade de indivíduos adultos (B), biomassa de indivíduos jovens (C) e biomassa de indivíduos adultos de minhoca (D) com a idade da floresta secundária.

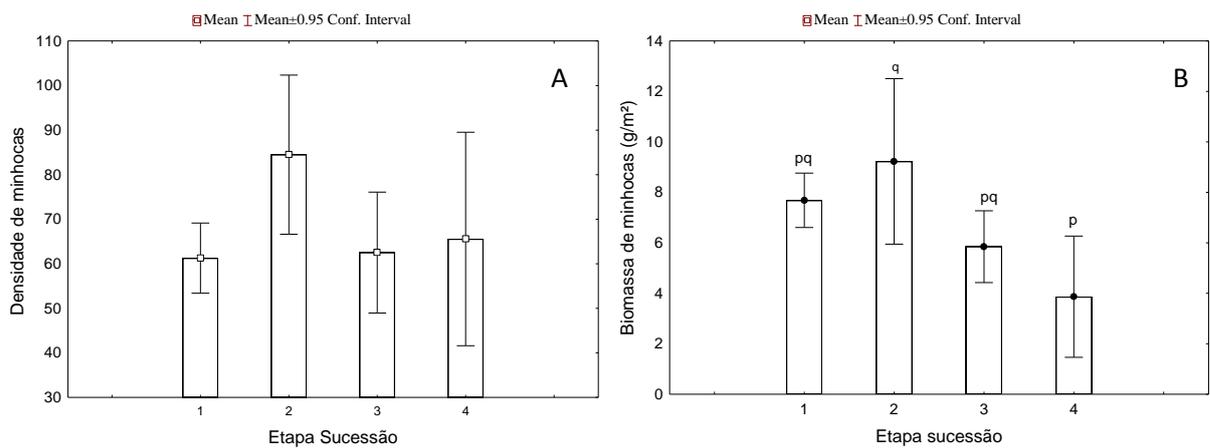


Figura 56: Diferenças do número de indivíduos (A) e biomassa (B) de minhocas entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

Não houve diferença significativa de indivíduos jovens ( $H=5,5$   $p=0,13$ ) (Figura 5.4A), adultos ( $H=3,16$   $p=0,36$ ) (Figura 5.4B) e biomassa de indivíduos adultos ( $H=3,25$   $p=0,35$ ) (Figura 5.4C) entre as quatro etapas. Contudo, a biomassa de indivíduos jovens ( $H=14,79$   $p=0,002$ ) foi distinta entre as quatro etapas, sendo os menores números registrados na etapa 3 e 4 (Floresta primária) (Figura 5.4D).

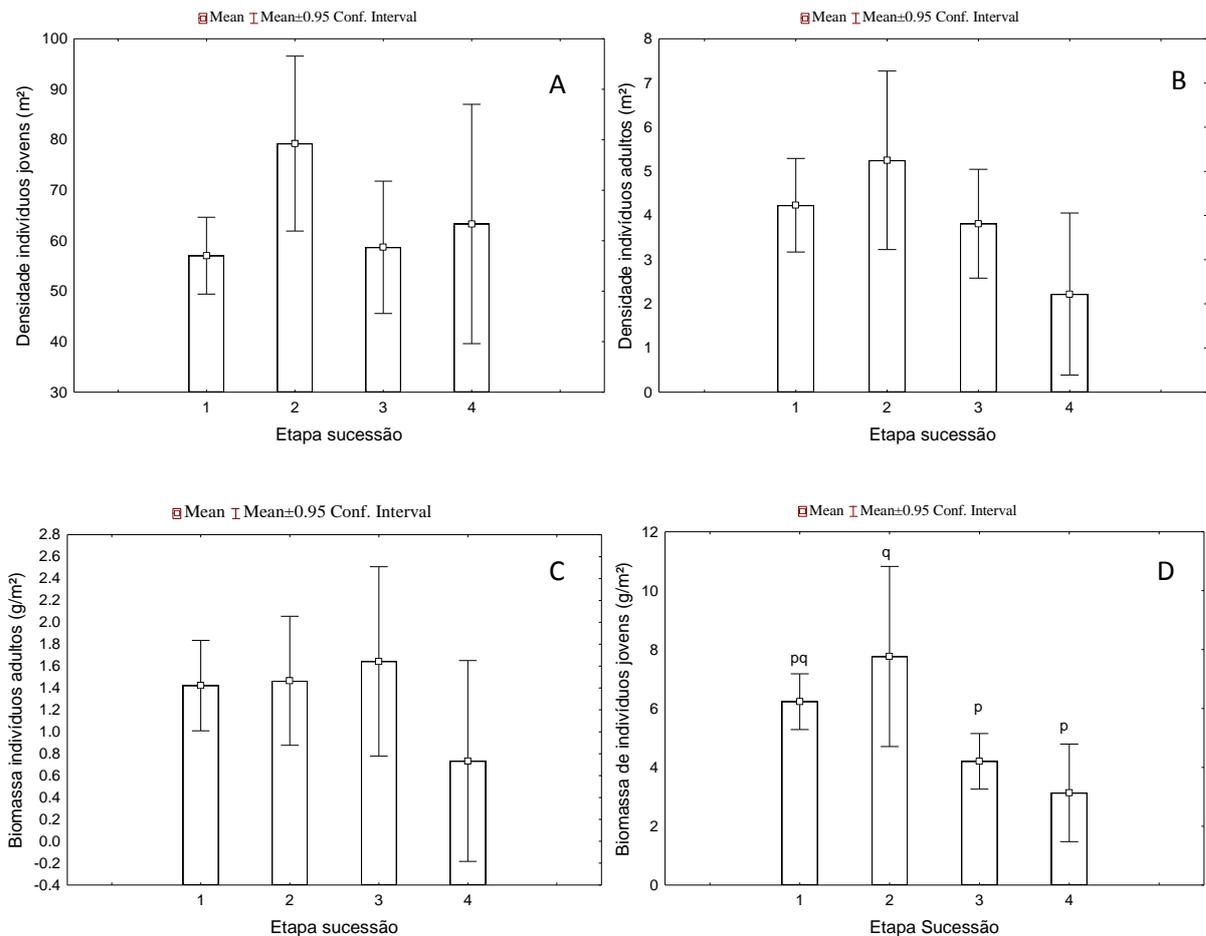


Figura 57: Diferenças na densidade de indivíduos jovens (A), densidade de indivíduos adultos (B), biomassa de indivíduos adultos (C) e biomassa de indivíduos adultos (D) entre as quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade.

### Efeito da Sazonalidade

A densidade ( $t=3,74$   $p=0,0002$ ) (Figuras 5.5A) e a biomassa de minhocas ( $t=-3,52$   $p=0,0005$ ) (Figuras 5.5B) é significativamente maior no período chuvoso em comparação ao período seco.

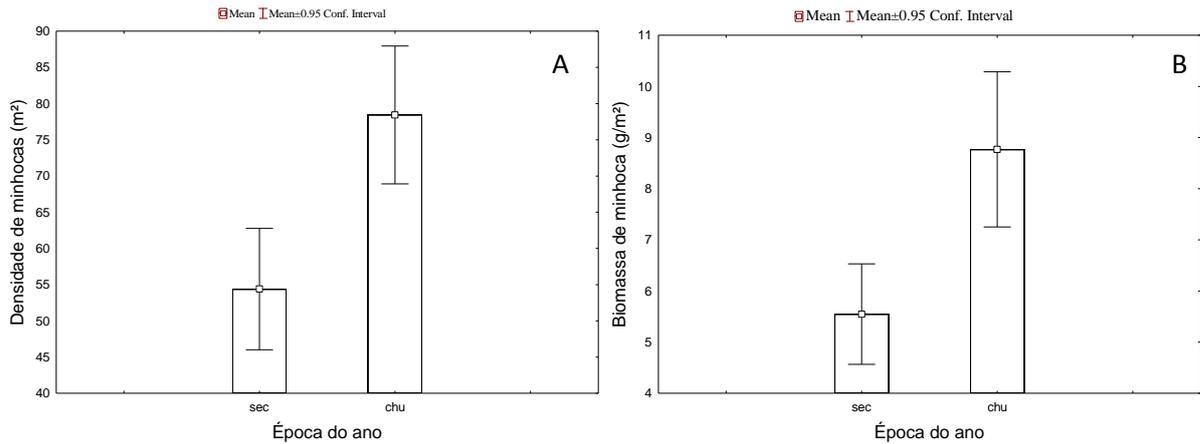


Figura 58: Diferenças entre a densidade (A) e biomassa de minhocas (B) entre os períodos de seca e chuva.

A densidade de indivíduos jovens ( $t=-3,32$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 5.6A) e a biomassa dos indivíduos jovens ( $t=-2,35$ ;  $p=0,01$ ) (Figura 5.6B), foi maior no período de chuva em comparação ao de seca. Contudo, não houve diferença da densidade ( $t=-0,76$ ;  $p=0,44$ ) (Figura 5.6C) e da biomassa dos indivíduos adultos ( $t=-3,00$ ;  $p<0,0001$ ) (Figura 5.6D) entre os dois períodos.

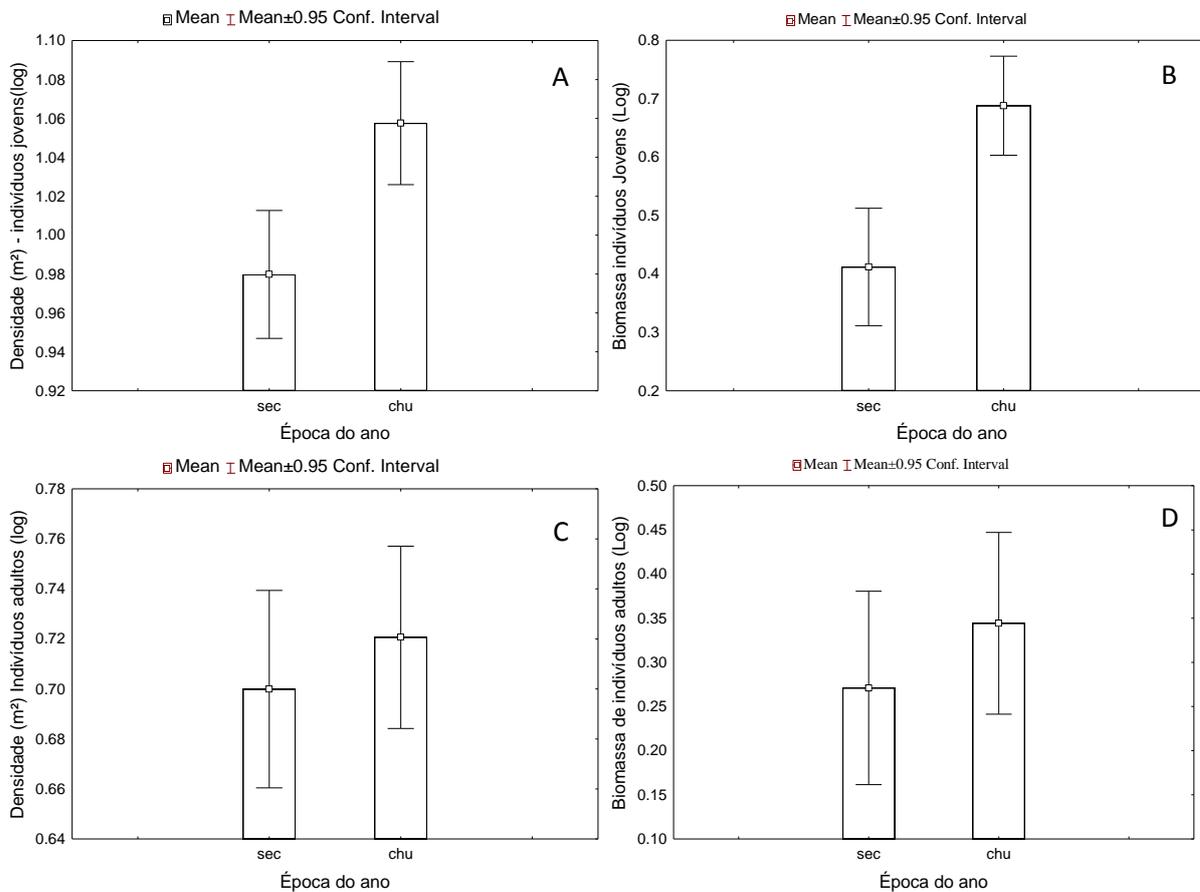


Figura 59: Diferenças na densidade de indivíduos jovens (A), biomassa de indivíduos jovens (B), biomassa de indivíduos adultos (CE) e biomassa de indivíduos adultos de minhoca (DF) entre os períodos seco e chuvoso.

Isolando o efeito da sazonalidade da pluviosidade não houve relação significativa da densidade ( $F=3,59$   $p=0,059$ ; Figura 5.7A) e da biomassa de minhocas ( $F=0,0005$   $p=0,93$ ; Figura 5.7B) com a idade da floresta secundária.

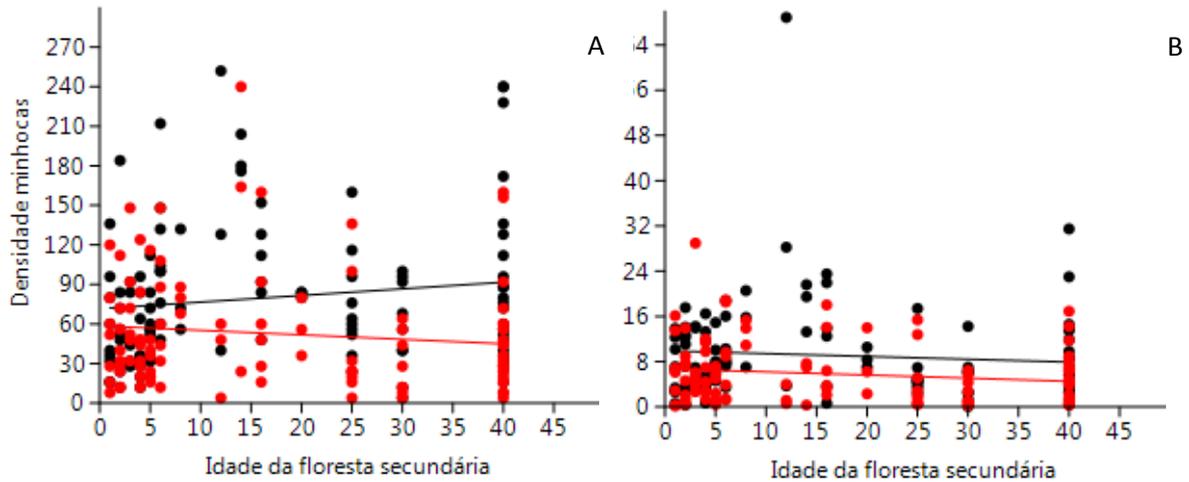


Figura 60: Densidade (A) e biomassa de minhocas (B) em uma cronossequência de floresta secundária. Período seco (vermelho) e chuvoso (preto).

A interação entre fatores mostra que o período de coleta influencia diferentemente a densidade de minhocas nas diferentes etapas do processo sucessional (Tabela 3 e 4). Na etapa 3, por exemplo, a densidade difere significativamente entre o período seco e chuvoso, bem como na etapa 2 (Tabela 5. 4).

Tabela 24: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na densidade de minhocas.

Efeito	Densidade FMA	
	F	p
Etapa	2,88	<b>0,03</b>
Período	6,64	<b>0,01</b>
Período x Etapa	3,01	<b>0,03</b>

Tabela 254: Resultado da Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na densidade de minhocas, com os valores para a diferença significativa em destaque. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

Etapa	Período	1	1	2	2	3	3	4	4
		sec	chu	sec	chu	sec	chu	sec	chu
1	sec		0,89	1,00	<b>0,00</b>	0,94	0,17	0,95	1,00
1	chu	0,89		1,00	<b>0,02</b>	0,27	0,84	1,00	1,00
2	sec	1,00	1,00		<b>0,03</b>	0,77	0,78	1,00	1,00
2	chu	<b>0,00</b>	<b>0,02</b>	<b>0,03</b>		<b>0,00</b>	0,55	0,68	0,13
3	sec	0,94	0,27	0,77	<b>0,00</b>		<b>0,02</b>	0,62	0,99
3	chu	0,17	0,84	0,78	0,55	<b>0,02</b>		1,00	0,84
4	sec	0,95	1,00	1,00	0,68	0,62	1,00		0,99
4	chu	1,00	1,00	1,00	0,13	0,99	0,84	0,99	

Já os valores de biomassa nas quatro etapas do processo sucessional não sofre alteração de acordo com a época de coleta (Tabela 5)

Tabela 26: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso) e suas interações na biomassa de minhocas.

Efeito	Densidade FMA	
	F	P
Etapa	3,79	<b>0.01</b>
Período	10,04	<b>0,001</b>
Período x Etapa	1,93	0,12

#### Relações entre o ambiente e a densidade e biomassa de minhocas

O modelo de regressão múltipla com as variáveis densidade de indivíduos arbóreos, teor de alumínio no solo, porcentagem de areia grossa e idade da floresta secundária foi o que melhor explicou (15%) a variação da densidade total (indivíduos jovens e adultos) ( $F=10,13$ ;  $p<0,0001$ ) de minhocas nas áreas estudadas. A variação da biomassa total foi mais bem explicada pelo modelo de regressão múltipla composta pelas variáveis: densidade de indivíduos arbóreos, teor de alumínio no solo e idade da floresta secundária ( $F=6,49$  ;  $p<0,0003$ ).

As populações de minhoca não sofreram inibição extrema ou estimulação extrema em nenhuma das parcelas (Figura 5.8). Na etapa 1 do processo de sucessão as populações

sofreram estimulação ou inibição, leve e moderada (Figura 5.9). Na etapa 4 as populações tiveram apenas inibição, leve e moderada, ou não sofreram alterações (Figura 5.9).

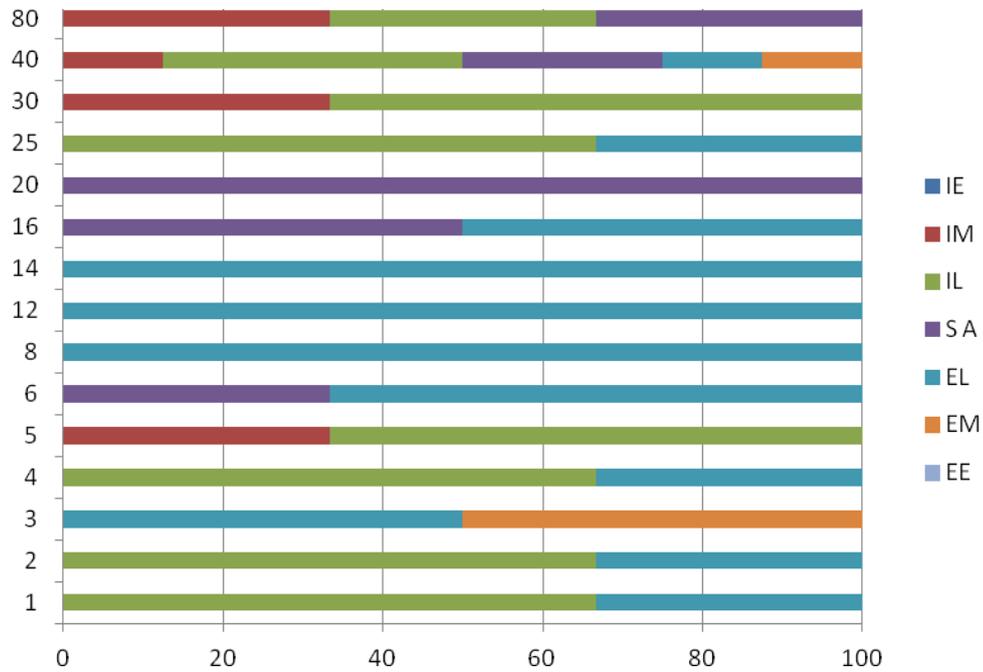


Figura 61: Porcentagem das populações de minhoca que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) na diferentes idades do processo sucessional.

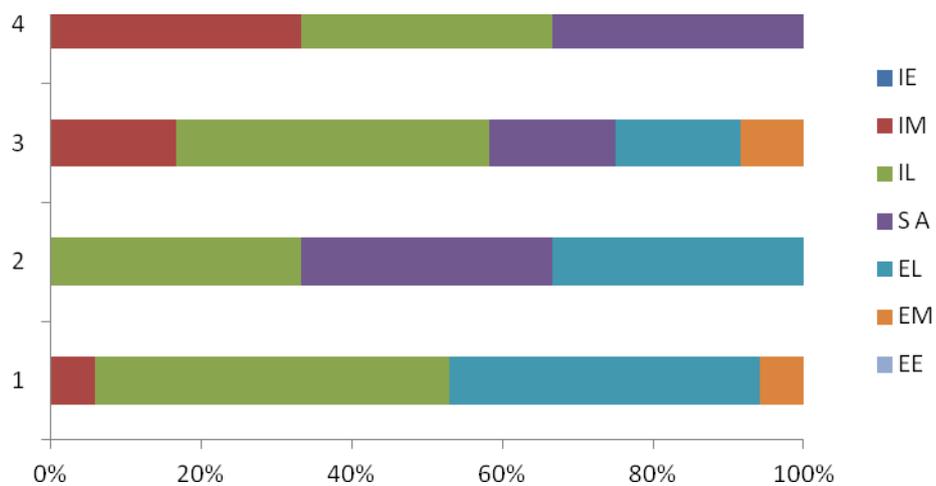


Figura 62: Porcentagem das populações de minhoca que sofreram inibição extrema (IE), inibição moderada (IM), Inibição leve (IL), que não sofreram alteração (S A), que sofreram estimulação extrema (EE), estimulação leve (EL), e estimulação moderada (EM) nas quatro etapas do processo sucessional. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

## 5.4 Discussão

O uso de minhocas como bioindicador em áreas naturais e de sistemas agrícolas tem sido cada vez mais explorado (BROWN; JAMES, 2007). Nos agro-ecossistemas a comunidade de minhocas é modificada de acordo com a intensidade do manejo do solo (SMITH et al., 2008). No geral, na área de estudo, a densidade e a biomassa da comunidade de minhocas não apresentaram relação com a idade de floresta secundária, apenas a biomassa dos indivíduos jovens esta relacionada negativamente com a idade da floresta secundária.

Embora sejam pouquíssimos os estudos que avaliam a comunidade de minhocas em área florestal e em nenhum desses estudos é feita uma abordagem do efeito do processo sucessional nestes organismos, alguns estudos em agrossistemas demonstram que as populações de minhocas são beneficiadas pela estrutura, diversidade e cobertura vegetal (SHUSTER et al., 2003; METZKE et al., 2007; PFIFFNER; LUKA 2007), fato que não foi ser observado nesse estudo.

A densidade média da etapa 1 do processo sucessional, considerando indivíduos jovens e adultos (61 ind./m<sup>2</sup>) foi similar ao registrado por Alves (2011) em uma floresta secundária de terra firme em estágio inicial no estado do Amazonas, que registrou 64 ind./m<sup>2</sup>. Para uma floresta secundária em estágio avançado o autor registrou 75,2 ind./m<sup>2</sup>, enquanto que na área desse estudo foi de 62 ind./m<sup>2</sup>.

A relação entre a densidade populacional das minhocas jovens/adultas (em %) na etapa 1 (92,6/7,4) do processo sucessional foi a maior das quatro etapas, decrescendo nas etapa 2 (93,4/6,6) e 3 (93,5/6,5) e sendo menor na etapa 4 (floresta de terra firme) (96,5/3,5). No entanto, nas quatro etapas, essa proporção de indivíduos adultos é muito baixa, indicando que são necessárias altas taxas de reprodução para garantir a permanência desses organismos nestes ambientes (LAVELLE, 1983).

Para Edwards e Bohlen (1996) o solo não revolvido, com cobertura permanente, mantém sua estrutura e apresenta as melhores condições de manutenção da atividade biológica, levando a um processo de ciclagem de nutrientes equilibrado. A rede de túneis construída pelas minhocas, que pode atuar como um meio de drenagem adicional, também é mantida intacta (EDWARDS; BOHLEN, 1996). Dessa maneira, a menor pressão antrópica promove o desenvolvimento de um ambiente edáfico mais harmonioso, onde não se faz necessária uma taxa de reprodução elevada (RESSETTI, 2006). No entanto, esse cenário, não

é o observado na área de estudo, onde se constatou uma taxa elevada de indivíduos jovens, mesmo nas áreas onde não há impacto humano.

Ressetti (2006), analisando a proporção de indivíduos jovens/adultos em ecossistemas urbanos em Curitiba (PR), registrou uma grande proporção de indivíduos adultos, especialmente em pastagem perene (60% de adultos) e em gramados (33% de adultos). No entanto, todas as espécies registradas pelo autor, são exóticas e como citado por Lavelle é provável que estas espécies estejam totalmente adaptadas ao ambiente e não necessitam de uma taxa de reprodução elevada para garantir sua permanência. A melhor hipótese para explicar a baixa proporcionalidade de indivíduos adultos, nas áreas amostradas desse estudo, seria a presença de espécies nativas concorrendo com espécies exóticas, uma vez que as espécies nativas persistem, apenas, onde a influência antrópica não é significativa e a vegetação nativa não é substituída (FRAGOSO et al., 1999). No entanto, esta discussão só poderá ser aprofundada com a identificação das espécies amostradas.

A relação entre a biomassa e a densidade de minhocas variou entre 0,12 a 0,06 g, diminuindo progressivamente da etapa 1 para a etapa 4, indicando que o tamanho das minhocas variou em função dos tratamentos, sendo maior, provavelmente, onde ocorreu menor competição por nutrientes.

Diversos estudos tem mostrado que a comunidade da macrofauna do solo pode diminuir em abundância indivíduos e riqueza de espécies após a ação do fogo (BARETTA et al., 2005; MERLIM, 2005). O fogo praticado na preparação do terreno na agricultura de corte, nas áreas de floresta secundária estudadas, parece não está afetando severamente a população de minhocas, uma vez que, é na etapa 1 que encontramos os maiores indivíduos e a maior porcentagem de indivíduos adultos.

A ação do fogo resulta em perdas significativas de nutrientes do solo, tais como, o nitrogênio e o fósforo (HÖLSCHER et al., 1997), variando de 51% a 62%, respectivamente (KAUFFMAN et al, 1995). A grande quantidade de minhocas encontradas na etapas 1 e 2 do processo sucessional analisados nesse estudo, podem estar amenizando o efeito do fogo na ciclagem de nutriente, uma vez que, que o comportamento alimentar das minhocas interfere na qualidade química dos solos.

Comparando-se o solo às fezes das minhocas (coprólitos), nota-se que as fezes contêm maiores quantidades de matéria orgânica, de cálcio, magnésio e fósforo, além de pH mais

elevados (BUCKMAN; BRADY, 1976). Segundo Le Bayon e Binet (2006) a disponibilidade e a distribuição de fósforo no solo, pode ser afetado pela qualidade da matéria orgânica, a eco fisiologia e o comportamento das minhocas.

As glândulas calcíferas, presentes nas minhocas, segregam carbonato de cálcio, que controlam o teor desse elemento no organismo do animal. O CO<sub>2</sub> produzido pela respiração é eliminado com o excesso de cálcio absorvido do solo, formando o CaCO<sub>3</sub>, que é lançado ao exterior, junto com partículas não digeridas, na forma de excrementos, o que contribui para o aumento do pH (LE BAYON; BINET, 2006). A liberação de cálcio, através do CaCO<sub>3</sub> lançado na forma de excrementos da minhoca, pode justificar a diminuição da quantidade de Ca com o aumento da idade da floresta secundária e ainda corroborar com a teoria de que as minhocas estão desempenhando papel de grande importância na ciclagem de nutrientes na área de estudo após o fogo.

Brown et al. (2004) sugerem que a época chuvosa é o melhor período para amostragem de minhoca, sendo comum, o aumento populacional durante a estação chuvosa, como já observado por Nunes (2006) e Brigante (2000) no estado do Paraná. Em áreas florestadas da região amazônica, onde geralmente a água parece não ser um fator limitante para o desenvolvimento dos organismos, nenhum estudo se propôs avaliar diferenças na comunidade de minhocas entre o período seco e chuvoso. Embora na área de estudo possa se observar uma diferença na densidade e biomassa de minhocas entre o período seco e chuvoso, essa diferença não é observada para os indivíduos adultos.

Brady (1983) relaciona uma maior ocorrência de oligochaeta às condições de umidade no solo e a um alto teor de matéria orgânica. Lee (1985) relata que as minhocas são geralmente ausentes ou raras em solos com textura grossa ou com alto conteúdo de argila, o que é agravado em regiões de altas taxas de chuva devido ao déficit de oxigênio. Para o autor fatores com pH<4 e baixas concentrações de cálcio no solo também podem impedir a sobrevivência e a abundância destes animais. Já na área de estudo a variação da densidade e biomassa de minhocas é mais bem explicada pela densidade de indivíduos de plantas arbóreas, quantidade de alumínio no solo, porcentagem de areia grossa e a idade da floresta secundária

Os estudos de Lavelle (1996) e Reynolds; Jordan (1975) citam a quantidade de matéria orgânica como uma das variáveis que determinam as variações dentro das comunidades de minhocas. Observa-se, que na área de estudo, a quantidade de liteira disponível no solo

umenta com a idade da floresta secundária (ver capítulo 2), o que favoreceria os organismos decompositores, como os oligochaeta (MOREIRA et al., 2010). No entanto, os resultados obtidos nesse estudo demonstram, que essa variável isolada não foi determinante na densidade e biomassa de minhocas.

## 5.5 Conclusão

A idade da floresta secundária, número de indivíduos arbóreos e algumas características físicas e químicas do solo, como teor de alumínio no solo e porcentagem de areia grossa foram agentes modificadores nas populações de minhocas.

Mesmo a densidade e a biomassa de minhocas jovens sendo significativamente maior no período chuvoso, os indivíduos adultos, que são os únicos que podem ser identificados em nível de espécie, não apresentaram diferença entre os períodos de coleta.

De acordo com os resultados obtidos nesse estudo, o uso da densidade e biomassa de minhocas como indicadores da qualidade das funções do ecossistema, demonstrou não serem adequados.

## 5.6 Referências

- ANDERSON, J.; INGRAM, J. **Tropical soil biology and fertility, a handbook of method.** 1993. Wallingford: CAB International.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, v.161, n.20, pp. 105-121, 2009.
- AYRES, M. et al.. **BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Biomédicas.** 2007 Mamirauá. Belém, PA. 364 p.
- BARNES, D. R. **Zoologia dos invertebrados.** 2005, 7 ed.. Pennsylvania: Roca.
- BARETTA, D. et al.. Efeito do monocultivo de pinus e da queima do campo nativo em atributos biológicos do solo no planalto sul catarinense. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 29, n.5, pp.715-724, 2005.
- BARETTA, D. et al. Earthworm populations sampled using collection methods in Atlantic forests with *Araucaria angustifolia*. **Scientia Agrícola**, v. 64, pp. 384–392, 2007.

- BRADY, N. C. **Natureza e propriedade dos solos**. 1983, 7.ed. Rio de Janeiro. Freitas Bastos, 878p.
- BRITO-VEGA, H.; ESPINOSA-VICTORIA, D. Bacterial diversity in the digestive tract of earthworms (Oligochaeta). **Journal of Biological Sciences**, v.9, pp. 192-199, 2009.
- BRIGANTE, J. **Comparação de algumas comunidades de macrofauna e microrganismos de solo, encontrados em áreas de mata e pastagens, em um Latossolo**. 2000. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- BROWN, G. G. et al.. Effects of earthworms on plant production in the tropics. In: LAVELLE, P.; BRUSSAARD, L.; HENDRIX, P. F (Eds). **Earthworm management in tropical agroecosystems**. 1999. Pp. 87–147. CAB International, Wallingford.
- BROWN, G. G. et al.. Avaliação da população de minhocas como bioindicadores ambientais no norte e leste do Estado do Paraná. Londrina: Embrapa Soja, **Documentos**, v.253, pp. 33-46. 2004
- BROWN, G. G.; EDWARDS, C. A.; BRUSSAARD, L. How earthworms affect plant growth: burrowing into the mechanisms. In: EDWARDS, C. A., **Earthworm ecology** 2004, pp. 13-49. CRC Press.
- BROWN, G. G.; JAMES, S. W. Ecologia, biodiversidade e biogeografia das minhocas no Brasil. In: BROWN, G. G.; FRAGOSO, C. **Minhocas na América Latina: Biodiversidade e ecologia**, 2007, pp. 297-381. Londrina: Embrapa Soja.
- BROWN, G. G.; DOMINGUEZ, J. Uso das minhocas como bioindicadoras ambientais: princípios e práticas. **Acta Zoológica Mexicana**, pp. 1-18, 2010.
- BUCKMAN, H. O.; BRADY, N. C. **Natureza e propriedades dos solos**. 1976, 4. ed. Rio de Janeiro: F. Bastos.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: W. CARSON; S. A. SCHNITZER, **Tropical forest community ecology**, 2008, pp. 384-408. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing.
- CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**, v.7, pp. 195- 218, 2012.
- COELHO, R.F.R.; ZARIN, D.J.; MIRANDA, I.S.; TUCKER, J.M. Análise florística e estrutural de uma floresta em diferentes estágios sucessionais no município de Castanhal, Pará. **Acta Amazonica** v.33, n.4, pp. 563-582, 2003.
- COIMBRA, J.L.M. et al.. Mean square expected values: an essential analysis; **Cienc. Rural**, v. 36, n. 6, 2006.
- COSTA, A. C. et al.. Clima, 2009, p. 45-90. In Lisboa, P. L. B. **Caxiuanã- Desafios Para A Conservação De Uma Floresta Nacional Na Amazônia**. Belém: MPEG.
- COSTA, A. et al. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã, Volume 1 – Diagnóstico. In: **O Clima da Floresta Nacional de Caxiuanã**, 2012, pp. 108-114.

- EDWARDS, C.A.; BOHLEN, P.J. Role of earthworms in soil structure, fertility and productivity. In: **Biology and Ecology of Earthworms**. 1996, 3ª. London: Chapman; Hall, pp.196-217.
- EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo / Centro Nacional de Pesquisa de Solos** 1997, 2 ed.. Rio de Janeiro.
- FERREIRA, L.; SILVA, A.; ALMEIDA, S. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. Volume 1 – Diagnóstico. In: **Os tipos de vegetação de Caxiuanã 2012**, pp. 132-152, Belém.
- FRAGOSO, C. Survey of tropical earthworms: taxonomy, biogeography and environmental plasticity. In: LAVELLE, P.; BRUSSAARD, L.; HENDRIX, P. (Coord.). **Earthworm Management in Tropical Agroecosystems**. 1999, Oxon: CAB International, pp.01-25.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. 2004, Porto Alegre, Brasil: Artmed Editora.
- HÖLSCHER, D. et al.. Nutrient input-output budget of shifting agriculture in Eastern Amazonia. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, pp. 49-57, 1997
- LAVELLE, P. Diversity of soil fauna and ecosystem function. **Biology International**, v.33, pp. 3-16, 1996.
- LAVELLE, P. The structure of earthworm communities. In: SATCHELL, J.E. (Coord.) **Earthworm Ecology: from Darwin to Vermiculture**. 1983, London: Chapman and Hall. p.449-466.
- LE BAYON, R. C.; BINET, F. Earthworms change the distribution and availability of phosphorous in organic substrates. **Soil Biology; Biochemistry**, Elmsford, v.38 n.2, pp. 235-246, 2006.
- LEE, K. E. **Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use**. 1985. Sydney: Academic Press.
- LIMA, A. C.; BRUSSAARD, L. Earthworms as soil quality indicators: local and scientific knowledge in rice management systems. **Acta Zoológica Mexicana**, v.26, pp. 109-116, 2010.
- LISBOA, P. A Estação Científica Ferreira Pena / ECFPn. In: P. LISBOA, **Caxiuanã 1997**, pp. 23-52. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LISBOA, P.; BEZERRA, M.; CARDOSO, A. L. **Caxiuanã Hitorial Natural e ecologia de uma floresta nacional da Amazônia**. 2013, Belém: MPEG.
- KAUFFMAN, J. B. et al. Fire in the Brazilian Amazon: biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forests. **Oecologia**, pp.397-409, 1995.
- MEINICKE, A. C. **As minhocas**. 1983. Ponta grossa: Coopersul.
- MERLIM, A. N. **Macrofauna edáfica em ecossistemas preservados e degradados de araucária no Parque Estadual de Campos de Jordão, SP**. 2005, Piracicaba: Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz.

- METZKE, M. et al.. Effect of reduced tillage systems on earthworm communities in a 6-year organic rotation. **European Journal of Soil Biology**, Montrouge, v.43, Suppl. 1, pp. S209-S215, 2007.
- MORAES, B. et al.. Variabilidade de precipitação na floresta de caxiuanã. In: P. I. Lisboa, **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia** 2009, pp. 91-97. Belém: MPEG
- MOREIRA, F.M.S.; HUISING, E.J.; BIGNELL, D.E. **Manual de biologia dos solos tropicais: Amostragem e caracterização da biodiversidade**. 2010, Lavras, Universidade Federal de Lavras, 368p.
- NUNES, D. H. Minhocas como bioindicadoras da qualidade ambiental. Um estudo de caso na região de Jaguapitã, PR, Brasil. In: G. G. BROWN, G. G.; FRAGOSO, C. **Minhocas na América Latina Biodiversidade e ecologia**. 2006, pp. 467-480. Londrina: Embrapa Soja.
- NUNES, D. H. et al.. Minhocas como bioindicadoras da qualidade ambiental: um estudo de caso na região de Jaguapitã, Pr, Brasil. In: BROWN, G. G.; FRAGOSO, C. (Ed.). **Minhocas na América Latina: biodiversidade e ecologia**. Londrina: Embrapa Soja, 2007. p. 467-480.
- PEIXOTO, R. G.; MAROCHI, A. I. A influência da minhoca *Pheretima* sp. nas propriedades de um latossolo vermelho escuro álico e no desenvolvimento de culturas em sistema de plantio direto, em Arapoti-PR. **Plantio Direto**, pp. 23-25, 1996.
- PIFFNER, L.; LUKA, H. Earthworm populations in two low-input cereal farming systems. *Applied Soil Ecology*, Amsterdam, v.37, n.1, pp. 84-191, 2007.
- RESSETTI, R. R. Densidade populacional, biomassa e espécies de minhocas em ecossistemas de áreas urbanas. **Scientia Agraria**, v.7, pp. 61-66, 2006.
- REYNOLDS, J. W.; JORDAN, G. A. A preliminary conceptual model of megadrile activity and abundance in the Haliburton Highlands. **Megadrilologica**, pp. 1-9, 1975.
- SALOMÃO, R. P.; ROSA, N. R.; MORAIS, K. A. C. Dinâmica da regeneração natural de árvores em áreas mineradas na Amazônia **Boletim Museu. Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais**, v.2, n.2, pp. 85-139, 2007.
- SCHEU, S. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives. **Pedobiologia**. v.47, pp. 846–856, 2003.
- SHUSTER, W. D. et al.. Population dynamics of ambient and altered earthworm communities in row-crop agroecosystems in the Midwestern U.S. **Pedobiologia**, Jena, v.47, n. 5-6, pp.825- 829.
- SMITH, R. G. et al.. Diversity and abundance of earthworms across an agricultural land-use intensity gradient. **Soil; Tillage Research**, Amsterdam, v.100, n.1-2, pp. 83-88, 2008.
- STORK, N.; EGGLETON, P. Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. **Americal Journal of Alternative Agriculture**, 7, pp. 2-6.

- SUTHAR, S. Earthworm communities a bioindicator of arable land management practices: A case study in semiarid region of India. **Ecological Indicators**, v.9, pp. 588-594, 2009.
- VELÁSQUEZ, E. et al. This ped is my ped: visual separation and NIRS spectra allow determination of the origins of soil macro-aggregates. **Pedobiologia**. v.51, pp. 75–87, 2007.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. **Community Ecology**, v.3, pp. 181 – 189, 2002.
- WARDLE, D. Impacts of disturbance on detritus food webs in agroecosystems of contrasting tillage and weed management practices. **Advances in Ecological Research**, v. 6, pp. 105-182, 1992.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 2009. New Jersey: Prentice-Hall.

Anexo 1: Classificação por idade e etapa de sucessão das parcelas amostradas, com as siglas usadas nas análises, bem como as coordenadas geográficas das áreas.

<b>Parcela</b>	<b>Idade</b>	<b>Etapa</b>	<b>Coordenada</b>		
ua1	20	II	22M	450431	9807934
ua2	40	III	22M	450460	9807840
ua3	30	III	22M	450524	9807689
ua4	40	III	22M	450438	9807298
ua5	25	II	22M	450736	9806693
ua6	16	II	22M	451378	9805818
ua7	2	I	22M	451311	9805873
ua8	4	I	22M	451295	9805938
ua9	6	I	22M	451273	9805994
ua10	40	III	22M	451290	9806020
ua11	40	III	22M	452008	9805931
ua12	25	II	22M	452151	9806489
ua13	16	II	22M	452231	9806489
ua14	40	III	22M	452263	9806456
ua15	40	III	22M	451971	9806242
ua16	12	II	22M	451165	9805956
ua17	6	I	22M	451162	9805967
ua18	4	I	22M	451171	9805868
ua19	3	I	22M	451087	9895858
ua20	4	I	22M	451107	9805774
ua21	1	I	22M	451167	9805907
ua22	8	I	22M	451101	9805726
ua23	5	I	22M	451169	9805719
ua24	6	I	22M	451122	9805647
ua25	40	III	22M	451116	9805581
ua26	30	III	22M	451821	9806334
ua27	40	III	22M	452011	9805245
ua28	25	II	22M	452095	9804131
ua29	30	III	22M	451064	9806483
ua30	80	IV	22M	448627	9808014
ua31	14	II	22M	449310	9807814
ua32	80	IV	22M	448994	1807840
ua33	80	IV	22M	448894	9807731
ua34	2	I	22M	450723	9804521
ua35	1	I	22M	450759	9804552
ua36	3	I	22M	450729	9804465
ua37	5	I	22M	450789	9801761
ua38	1	I	22M	450464	9801085
ua39	5	I	22M	450450	9800923
ua40	2	I	22M	450785	9801387

## **CAPÍTULO VI**

### **FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES COMO INDICADORA DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

## 6. FUNGOS MICORRÍZICOS ARBUSCULARES COMO INDICADORES DA QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA ORIENTAL

### Resumo

Nas regiões tropicais onde a maior parte do solo tem baixa fertilidade, a formação de associações micorrízicas é de extrema importância para a sobrevivência e o crescimento de muitas comunidades de plantas. Os Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMAs) são considerados essenciais para o desenvolvimento da vegetação na floresta tropical úmida. Contudo, ainda há poucos estudos sobre esse grupo. O objetivo deste trabalho foi avaliar o número de esporos e de FMAs em uma cronossequência de florestas secundárias e primárias, entre o período seco e chuvoso, na Floresta Nacional de Caxiuanã, no estado do Pará. Foram selecionadas 40 áreas, com tamanho médio de 0,75 hectares, sendo três áreas de floresta primária e 37 áreas de floresta secundária de diferentes idades. Para avaliar a densidade de fungos micorrízicos arbusculares, foram coletadas três amostras de solo em cada área, em profundidades de 0-10 cm e 10-20 cm, por campanha. Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso. As variáveis físico-químicas do solo (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Areia grossa, Areia fina, Silte, argila total e umidade) e variáveis da vegetação (dossel, densidade e riqueza) também foram quantificadas. Para uma melhor compressão das relações entre as variáveis bióticas e abióticas os dados foram analisados em uma abordagem contínua e categorizada, classificando as áreas em quatro etapas de acordo com idade da floresta (etapa 1- 0 a 10 anos; etapa 2- 11 a 25; etapa 3- 26 a 40; etapa 4- floresta primária). Não houve relação significativa da densidade de FMAs com a idade da floresta secundária. A densidade de esporos foi significativamente menor na etapa 4 (florestas primárias) em comparação com as etapas 1, 2 e 3. Sendo encontrado o maior número de esporos na primeira camada do solo (0-10 cm) e na estação seca. Observa-se que o número de esporos aumenta com aumento da umidade do solo, do peso seco de raízes finas e do teor de N, K no solo. Embora os fungos micorrízicos venham sendo usado amplamente como bioindicadores, os dados analisados demonstram que, o uso da densidade de FMAs como indicador em florestas secundárias de terra firme, na região amostrada, se limita a separação entre floresta secundária e primária, não sendo possível separar as diferentes etapas do processo sucessional.

**Palavras chave:** Amazônia. Biodiversidade. FMAs, Capoeiras. Manejo.

## **DENSITY OF SPORES OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI AS INDICATORS OF THE QUALITY OF ECOSYSTEM FUNCTIONS IN A CHRONOSEQUENCE OF SECONDARY FORESTS IN EASTERN AMAZONIA**

### **Abstract**

In the tropics where the bulk of the soil is infertile, the formation of mycorrhizal associations is of extreme importance to the survival and growth of many plant communities. The arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are considered essential for the development of vegetation in the rainforest. However, there are few studies about this group. The objective of this study was to evaluate the AMF density in a chronosequence of secondary and primary forests, between the dry and rainy season in Caxiuanã National Forest, in the state of Pará. 40 areas were selected, with an average size of 0.75 hectares, three areas of primary forest and 37 areas of secondary forests of different ages. To assess the density of mycorrhizal fungi, three soil samples were collected in each area, at depths of 0-10 cm and 10-20 cm, per samples. Six samples, three in the dry season and three in the rainy season were conducted. The physicochemical characteristics of the soil (K, P, Na, Ca, Mg, Al, N, pH, Coarse sand, fine sand, silt, the total clay and humidity) and vegetation variables (canopy density and richness) were quantified. For a better compression of biotic and abiotic relationships between variables, the data were analyzed in an approach continuous and categorized, classifying the areas into four stages according to the forest age (stage 1 0 to 10 years; 10 to 25 stage 2; stage 3 26-40; stage 4 - primary forest). There was no significant relationship between AMF density and age of the secondary forest. The spore density was significantly lower in stage 4 (primary forests) compared to the stage 1, 2 and 3. As found the largest number of spores in the first layer of soil (0-10 cm) in dry season. It is observed that the number of spores increases with increasing soil moisture, the amount of fine roots and the tenor of N, K in the soil. Although the mycorrhizal fungi may be widely used as bio-indicators, the data demonstrate that the use of AMF density as an indicator in secondary upland forest in the studied region, limited separation between secondary and primary forest, it is not possible to separate the different stages of the successional process.

**Keywords:** Amazon. Biodiversity. AFM, Capoeiras. Management.

## 6.1 Introdução

Os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) são organismos hipotróficos obrigatórios, que se associam com raízes, formando uma relação simbiótica mutualista denominada micorriza arbuscular (SOUZA et al., 2010). Colonizam cerca de 90% das espécies de plantas vasculares, ocorrendo em quase todos os gêneros de Gimnospermas e Angiospermas (BERBARA; FONSECA, 2006), além de alguns representantes de Briófitas e Pteridófitas (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

Na associação micorrízica arbuscular, a planta cede à energia necessária (fotossintatos) para o crescimento e reprodução dos fungos, que, em troca, absorvem nutrientes e os disponibilizam para células do córtex das raízes (SOUZA et al. 2008). Além disso, os FMAs promovem o aumento da superfície de absorção das raízes, atuando principalmente na absorção de nutrientes que possuem baixa mobilidade no solo como P, Cu e Zn (SMITH; READ, 2008), resultando no aumento da tolerância da planta a estresses abióticos e bióticos (AUGÉ, 2001; MAIA; YANO-MELO, 2005).

Em algumas espécies de plantas, a dependência micorrízica é acentuada e, na ausência da simbiose, as plantas não conseguem absorver os nutrientes necessários para o seu desenvolvimento (SOUZA et al., 2010). Com isso, a associação entre a planta e o fungo pode determinar a estrutura da paisagem, definindo o número de espécies vegetais e a produtividade primária (MILLER; KLING, 2000).

Além dos benefícios proporcionados às plantas, os FMA trazem melhorias na estruturação dos solos (BOMFIM, 2011). Seu micélio externo é responsável pela exsudação de glicoproteínas hidrofóbicas chamadas glomalinas, que atuam como agentes cimentantes das partículas do solo, agindo diretamente na formação de agregados estáveis, além de aumentar os estoques de carbono no solo (BAI et al., 2009; PURIN; RILLIG, 2007; RILLIG et al., 2010).

Os FMA desempenham papel de grande importância no estoque de carbono orgânico do solo, e isso se dá pela fixação de C através da glomalina. A glomalina está presente na parede celular das hifas e dos esporos (WRIGHT E UPADHAYAYA, 1998) e a sua principal função é proteger e garantir o funcionamento da simbiose, prevenindo a dessecação (LOVELOCK et al., 2004; WRIGHT, 2005). Já o C orgânico do solo é um elemento de

extrema importância nos ecossistemas terrestres, pois regula o fluxo de C entre a biosfera e a atmosfera (ZHU; MILLER, 2003). Nesse sentido, ao estocar uma considerável quantidade de C na sua estrutura, a glomalina torna-se um fator de contribuição para o sequestro de C no solo, uma vez que é relativamente estável no ambiente (CORNIS, 2002).

Segundo Moreira e Siqueira (2006) os principais fatores que influenciam a formação e a ocorrência da associação micorrízica arbuscular são: a disponibilidade de nutrientes, pH, presença de elementos tóxicos, salinidade, textura e estrutura do solo, umidade do solo, presença de organismos patogênicos, intensidade luminosa, temperatura, precipitação, poluição atmosférica e do solo, histórico da área, tipo de cultivo, erosão, irrigação, uso de fertilizantes e corretivos, a diversidade vegetal da área, e as condições e características da espécie vegetal hospedeira. Sendo que, após processos de perturbação, as variáveis que se tornam os principais fatores limitantes para o crescimento da vegetação geralmente são a acidez no solo e a disponibilidade de diversos nutrientes, em especial N e P (DAVIDSON et al., 2004; GEHRING et al., 1999).

Diferentes usos do solo podem alterar a estrutura da comunidade micorrízica do solo, afetando suas funções e, conseqüentemente, a sustentabilidade dos ecossistemas (CORDEIRO et al., 2005; OEHL et al. 2004). Para Batista et al (2008), os fungos micorrízicos arbusculares são considerados ótimos indicadores ambientais por serem sensível às mudanças do manejo e uso dos solos (BATISTA et al., 2008), sendo bastante úteis na avaliação da qualidade do solo, pelos efeitos sobre a fisiologia da planta hospedeira, interações ecológicas, e contribuição na estruturação do solo, por meio da produção de glomalina (RILLIG, 2004).

Nos trópicos, onde a maior parte do solo apresenta baixa fertilidade, a formação de associações micorrízicas é de extrema importância para a sobrevivência e o crescimento das plantas, bem como para a recuperação das áreas perturbadas (JANOS, 1996). Embora os FMAs sejam considerados essenciais para o desenvolvimento da vegetação na floresta tropical úmida (JANOS, 1980) ainda há poucas informações sobre este grupo neste ecossistema. Dessa forma o objetivo deste estudo foi avaliar a densidade de FMA em uma cronossequência de floresta secundárias, com idades de 1 a 40 anos, e em florestas primárias, a fim de entender e estabelecer padrões desses organismos no processo de sucessão em floresta de terra firme na Floresta Nacional de Caxiuanã, no estado do Pará.

## **6.2 Material e Métodos**

### **6.2.1. Área de estudo**

O estudo foi realizado na Estação Científica Ferreira Penna, localizada na Floresta Nacional de Caxiuanã (1°13'86"S; 48°17'41.18"W), município de Melgaço, no estado do Pará (LISBOA, 1997). Na ECFPn, a floresta de terra firme é a vegetação predominante, sendo possível encontrar uma ampla área de vegetação secundária (capoeira) (LISBOA, 1997; FERREIRA et al., 2012)

O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático "Am". A temperatura média do ar oscila em torno de 26,7 °C, com mínimos de 22 °C e máximos 32 °C (COSTA et al., 2012). A precipitação anual não ultrapassa 3000 mm, Climatologicamente, o período chuvoso está compreendido de janeiro a junho, e o período mais seco, de julho a dezembro (MORAES, et al., 2009).

### **6.2.2 Coleta de Dados**

Para o estudo adotou-se a metodologia de cronosequência, a qual estabelece uma substituição do tempo pelo espaço (CHAZDON, 2012). Nesse método, assume-se que áreas espacialmente diferentes e com diferentes tempos de regeneração, sob condições bióticas e abióticas similares, e usos equivalentes, constituem uma representação temporal do processo de sucessão (WILDI, 2002).

Para o estudo foram selecionadas 37 áreas de florestas secundárias de diferentes idades e três áreas de floresta primária. O tempo de abandono destas capoeiras varia entre 1 e 40 anos (anexo 1) e o histórico de uso da terra é semelhante, com derrubada da floresta para a implementação da agricultura no método de corte e queima, sem uso de fertilizantes. O tempo médio de pousio de 4 anos, sendo a área abandonada após 6 ciclos, em média. Foram realizadas seis campanhas, três no período seco e três no período chuvoso, entre julho de 2013 e maio de 2014.

A amostragem de solo para a quantificação do número de esporos de fungos micorrízicos arbusculares foi realizada em duas camadas do solo, de 0-10 cm e de 10-20 cm. Em cada local, foram coletadas três amostras por camada, em cada campanha.

Os esporos dos FMAs foram extraídos de 50 g de solo pela metodologia de peneiramento úmido em malha de 0,710 mm e 0,053 mm (GEDERMANN; NICOLSON, 1963), passado pelo processo de centrifugação em água (3000 rpm por 3 min) e em sacarose 50% (2000 rpm por dois minutos) (JENKINS 1964); o sobrenadante passou pelo peneiramento úmido em malha 0,053 mm. Para a contagem, foram transferidos para placas de Petri e contados sob microscópio estereoscópio (40X).

Para avaliação da umidade gravimétrica, em cada parcela (20x20 m) foram retiradas três amostras de solo utilizando tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade. Foi feita uma pesagem da amostra de solo assim que retirada e outra após secagem em estufa a 105 °C por 48 h (EMBRAPA, 1997). A umidade gravimétrica foi expressa em porcentagem e obtida conforme a fórmula:  $U_g = 100 (\text{Peso úmido} - \text{Peso seco}) / \text{Peso seco}$  (EMBRAPA, 1997). Também foram realizadas seis coletas, sendo três coletas no período chuvoso e três no período menos seco,

Em cada área amostrada foi retirada uma amostra composta do solo (12 amostras simples) para avaliação de atributos químicos e físicos de acordo com os procedimentos recomendados pela Embrapa (1997). As amostras foram enviadas para o laboratório de solos da Embrapa Amazônia Oriental onde foram analisadas a quantidade de matéria orgânica no solo, fertilidade (K, P, Na, Ca, Mg, Al), N, pH e granulometria (Areia grossa, Areia fina, Silte e argila total).

A amostragem da abertura de dossel foi feita com auxílio de uma câmera fotográfica digital. Para o cálculo foi utilizado o programa ImageJ, no qual a proporção de pixels é calculada após conversão da imagem original para preto e branco, onde a vegetação se ilustra em preto (cobertura de dossel) e o céu (abertura de dossel) em branco. Com isso, obtém-se a porcentagem de área coberta ou aberta. Para cada parcela obteve-se a média da abertura do dossel a partir de cinco imagens.

A estimativa do peso seco de raízes finas (diâmetro < 2 mm) foi obtida através do peso das raízes por volume de solo retirada de cada amostra. Foram coletadas três amostras de solo em cada parcela (20x20m) por coleta. Totalizando seis coletas ao longo de um ano, sendo três coletas no período chuvoso e três no período seco. As amostras foram coletadas com auxílio de um tubo coletor de 6,5 cm de diâmetro por 10 cm de profundidade. Para a separação das raízes finas as amostras de solo foram peneiradas em peneira de 2 mm de malha em água

corrente. Depois de separadas, as raízes foram colocadas em sacos de papel e levadas a estufa a 60 °C por 48 horas para obtenção do peso constante, para posterior pesagem em balança analítica (BARBOSA; SANTOS, 2009).

O levantamento florístico, foi realizado em duas parcelas permanentes: uma de 5x5m para quantificação e identificação dos indivíduos com Diâmetro a Altura do Peito (DAP) entre 1 e 9,9 cm e uma parcela de 20 x 20 m para quantificação e identificação dos indivíduos com DAP > 9,9 cm. As espécies foram identificadas por um parataxonomista do Museu Paraense Emílio Goeldi, de acordo com o sistema de classificação APGIII (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP, 2009).

### **6.2.3 Análise dos dados**

A fim de verificarmos qual o melhor método para a análise das variáveis bióticas e abióticas das florestas secundárias utilizamos a variável idade como uma variável contínua e como uma variável discreta, onde a categorização seguiu o sugerido por Chazdon (2008). Nessa classificação as florestas secundárias são separadas de acordo com a idade em quatro etapas: Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos de regeneração pós-abandono; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

A relação entre a densidade de FMA (variável dependente) e a idade das florestas secundárias (variável independente) foi testada usando um modelo de regressão linear simples (GOTELLI; ELLISON, 2004).

As diferenças da densidade de fungos micorrizicos arbusculares entre as quatro etapas sucessionais, foram testadas usando um modelo de análise de variância simples (ANOVA de um fator), que permite analisar amostras com tamanho diferentes (AYRES et al. 2007). Para diminuir o efeito do desbalanceamento do tamanho das amostras optou-se pela soma de quadrados tipo III (COIMBRA et al. 2006). Quando o valor obtido na ANOVA foi significativo, o teste a posteriori de tuckey foi aplicado para identificar quais diferenças par a par são significativas (ZAR, 2009). Quando os pressupostos da análise não foram atingidos (amostras independentes, homogeneidade das variâncias entre os grupos, resíduos com distribuição normal) o teste equivalente não paramétrico Kruskal–Wallis e o teste posteriori Dunnett foram usados (ZAR, 2009).

O Teste t de Student, ou equivalente não paramétrico Teste t com variâncias separadas, foi usado para verificar diferenças da variável dependente (densidade) entre o período seco e chuvoso (tratamento) (ZAR, 2009).

Para determinar o efeito da idade da floresta secundária sobre a densidade de FMAs, excluindo o efeito do período de coleta (seco ou chuvoso) e da profundidade do solo das quais as amostras foram coletadas (0-10 cm ou 10-20 cm) foi utilizado um modelo de ANCOVA (ZAR, 1999).

Para testar a hipótese de que etapa do processo sucessional afeta a densidade de FMAs, e se este efeito depende do período de coleta (seco ou chuvoso) e da profundidade do solo das quais as amostras foram coletadas (0-10 cm e 10-20 cm), os dados foram analisados através de análise de variância fatorial (ZAR, 1999).

Para testar o efeito de variáveis microclimáticas (umidade de solo, luminosidade), de variáveis físicas (areia grossa, areia fina, silte e argila), químicas (N, pH, MO, P, K, Na, Ca, Mg, Al) e as variáveis da vegetação (riqueza, densidade e idade) na densidade de FMAs (variáveis dependentes), foi usado análise de correlação (ZAR, 2009).

Os pacotes estatísticos utilizados foram: R® v. 3.2.0; PRIMER ® v.6Beta; Statistica® v.7 . 2.4.1. PC-ORD®. V. 5.15. Para todas as análises foram testados seus pressupostos e o nível significância foi fixado 0,05. As análises foram conduzidas respeitando-se a premissa de homogeneidade de variâncias.

### **6.3 Resultados**

Verificou-se que não há relação significativa da densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) com a idade da floresta secundária ( $r^2=0,001$   $p=0,5$ ) (Figura 6.1A), sendo o mesmo padrão observado quando a análise foi feita separadamente para as amostras coletadas em profundidade de 0-10 cm ( $r^2=0,001$ ;  $p=0,5142$ ) e 10-20 cm ( $r^2=0,002$   $p=0,509$ ).

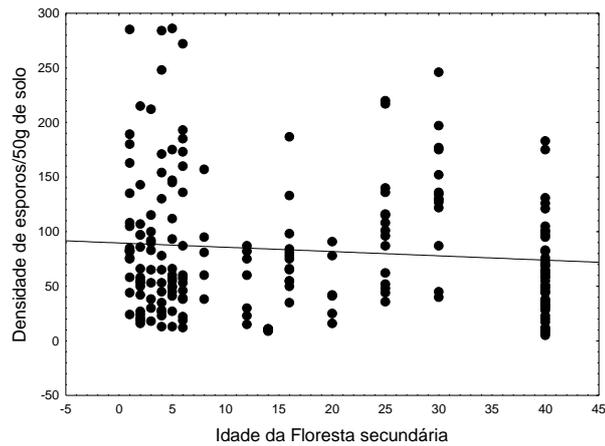


Figura 63: Densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares (FMA) em relação à idade da floresta secundária.

Isolando o efeito da sazonalidade da pluviosidade ( $F=0,92$   $p=0,33$ ; Figura 6.2A) e a profundidade na qual as amostras foram coletadas ( $F=2,3$   $p=0,13$  Figura 6.2B) não houve relação significativa da densidade de esporos de fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) com a idade da floresta secundária.

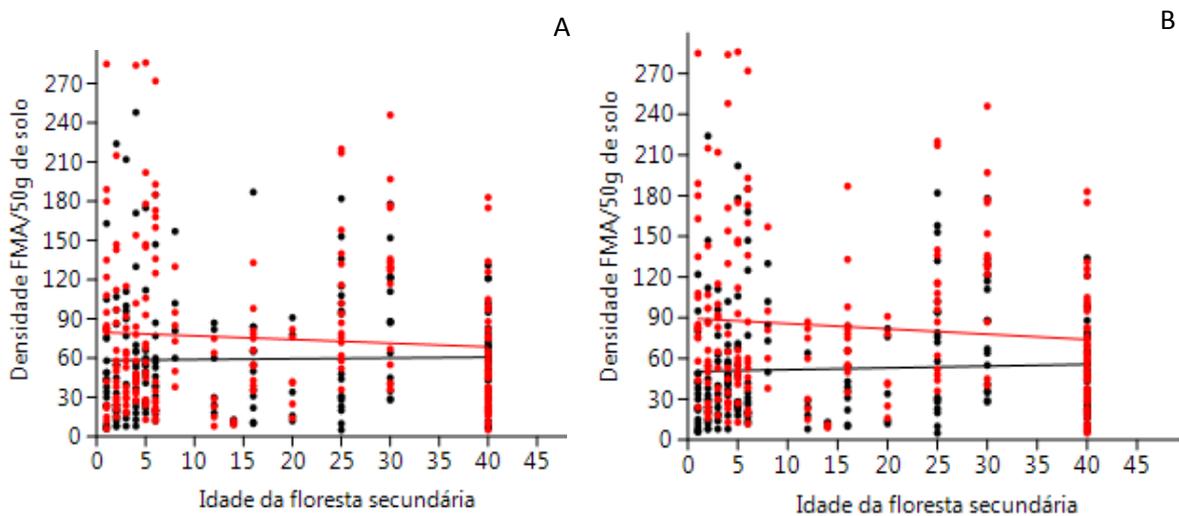


Figura 64: Relação entre a densidade de FMA e a idade da Floresta secundária no período seco (preto) e chuvoso (vermelho) (A) e na profundidade de 0-10 (vermelho) e 10-20 (preto) cm (B).

A densidade de esporos de FMA foi significativamente menor na etapa 4 (florestas primárias) em comparação com as etapas 1, 2 e 3, que não diferiram entre si ( $H=29,88$   $p<0,001$ ; Figura 6.3).

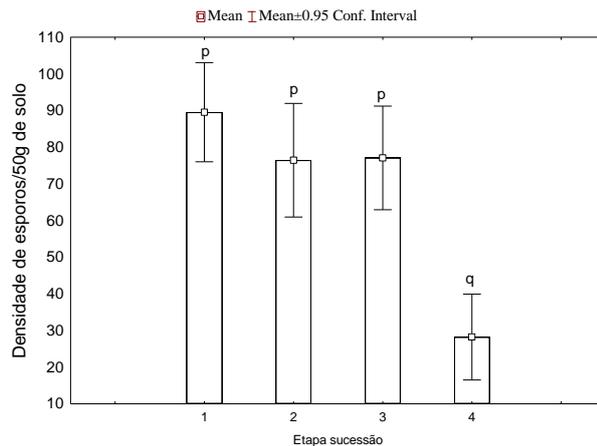


Figura 65: Densidade de esporos de fungos micorrizicos arbusculares (FMA) entre as quatro etapas do processo sucessional. Letras distintas representam médias estatisticamente diferentes a 95% de probabilidade. Etapa 1 - Parcelas entre 1 e 10 anos; etapa 2 entre 11 e 25; etapa 3; entre 26 e 45, e a etapa 4 referente às áreas controles.

A densidade de esporos de FMA é significativamente maior na primeira camada do solo, 0-10 cm em comparação a segunda camada (10-20 cm) ( $T=5,82$   $p<0,0001$ ) (Figura 6.4).

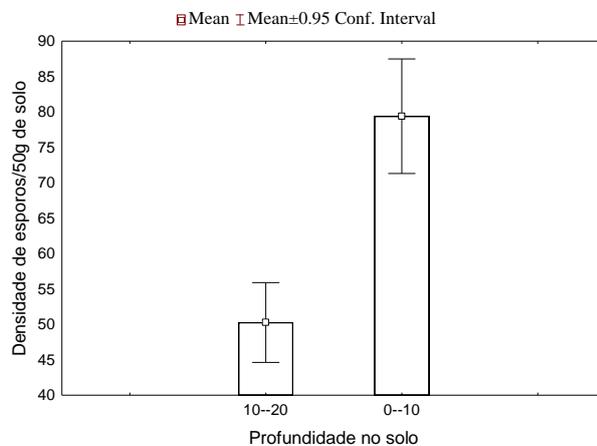


Figura 66: Média da densidade de esporos de FMA entre as duas diferentes camadas do solo amostradas.

As densidades de esporos de FMA são significativamente maiores na estação seca em comparação a chuvosa nas duas profundidades analisadas (0-10 cm,  $t=2,08$   $p=0,02$ ; Figura 6.5A e 10-20 cm  $t=2,36$ ;  $p=0,02$ ; Figura 6.5B).

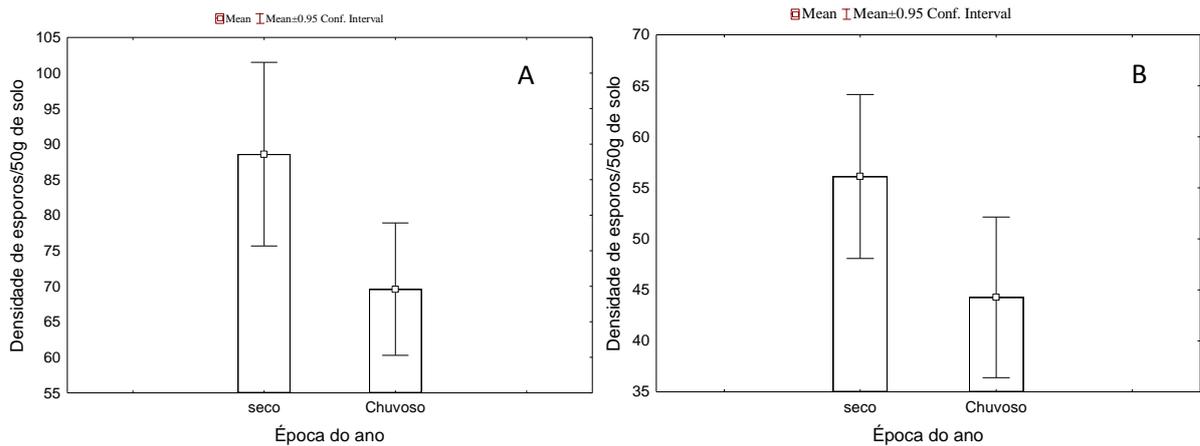


Figura 67: Média da densidade de esporos de FMA na profundidade de 0-10 cm (A) e 10-20 cm (B) entre o período seco e chuvoso.

A interação entre fatores, profundidade do solo e o período de coleta, não influencia diferentemente a densidade de FMA nas diferentes etapas do processo sucessional (Tabela 6.1). Ou seja, independentemente, da época de coleta e da profundidade na qual o solo é amostrado, há diferença na densidade de FMA nas quatro etapas do processo sucessional.

Tabela 27: Anova Fatorial considerando os efeitos da etapa do processo sucessional (1, 2, 3 e 4), período de coleta (seco ou chuvoso), profundidade em que o solo foi coletado (0-10 cm e 10-20 cm) e suas interações na densidade de fungos micorrizicos arbusculares. (F :Valor do teste Anova fatorial; p: nível de significância).

Efeito	Densidade FMA	
	F	p
Etapa	6,623	<b>0,001</b>
Período	3,356	<b>0,049</b>
Profundidade	11,979	<b>0,001</b>
Período x Etapa	0,782	0,504
Período x profundidade	0,002	0,962
Etapa x profundidade	1.324	0.265
Período x Etapa X profundidade	1.413	0.238

De acordo com a análise BioEnv, a densidade de esporos da FMAs foi significativamente influenciada pelo peso seco das raízes finas, umidade do solo, riqueza de espécies arbóreas, teor de K e N no solo e a porcentagem de areia fina e argila no solo.

Dentre todas as variáveis analisadas, o número de esporos de FMA esteve correlacionado positivamente com a umidade do solo ( $r=0,13, p<0,05$ ), peso seco de raízes finas ( $r=0,20; p<0,05$ ), teor de N ( $r=0,12; p<0,05$ ), teor de K ( $r=0,14; p<0,05$ ) e porcentagem

de argila total ( $r=0,10$ ;  $p<0,002$ ) E negativamente, com a riqueza de espécies arbóreas ( $r=-0,12$ ;  $p<0,05$ ) e a porcentagem de areia fina ( $r=-0,20$ ;  $p<0,05$ ) mostrou uma correlação negativa com o número de esporos.

#### **6.4 Discussão**

A diminuição do número de esporos de fungos micorrizicos arbusculares (FMAs) em relação ao progresso do processo sucessional já foi descrito por diversos autores na Mata Atlântica (AIDAR et al., 2004; STÜRMER et al., 2006; ZANGARO et al., 2008; BONFIM, 2010) e na floresta amazônica (FREITAS, 2005; STURMER; SIQUEIRA, 2009). De acordo com Guadarrama e Álvarez-sánchez, (1999) e Miranda (2008) esse resultado é o esperado, uma vez que, a produção de esporos de FMAs é um mecanismo de perpetuação das espécies, sendo estimulada quando a planta e o fungo são submetidos a estresses ambientais. No entanto, na área de estudo, a relação da densidade de FMAs com a idade da floresta secundária não foi significativa, apesar de que é possível observar uma diminuição do número de esporos com o aumento da idade floresta.

Essa diferença, entre os resultados encontrados na literatura e o observado nesse estudo, pode estar relacionada a maneiras diferentes de se analisar e interpretar os dados. Todos os estudos citados avaliaram dados categóricos, ou seja, diferentes tratamentos (floresta secundária jovem, tardia e floresta primária) e não uma variável contínua (áreas de diferentes idades). Portanto não há base para se afirmar que a densidade de FMAs diminui como o aumento da idade da floresta secundária. O que se observa nos estudos citados é a mesma relação encontrada quando se categoriza o processo sucessional, obtendo-se diferentes densidades de FMAs nas quatro etapas do processo sucessional, com uma leve diminuição. No entanto só há diferença significativa entre a floresta primária (etapa 4) e as florestas secundárias (etapa 1, 2 e 3).

Stürmer e Siqueira (2009), avaliando a ocorrência e a diversidade de FMAs sob diferentes sistemas de uso na Amazônia, verificaram que, na floresta nativa, a densidade de esporos foi significativamente inferior, comparada à de outros sistemas de uso do solo (floresta, capoeira velha, capoeira nova, sistema agroflorestral, culturas e pastagens) e sendo os maiores números em capoeiras novas e pastagem. Caproni et al. (2003), estudando uma área

em processo de restauração após mineração de bauxita, no estado do Pará, observaram que as áreas em recuperação produziram mais esporos de FMAs que a floresta primária adjacente. Sendo que o menor número de esporos na floresta primária, em relação às florestas secundárias, confirma a maior atuação dos FMA em solos em recuperação que ainda respondem a processos de perturbação (PIOTROWSKI et al., 2008).

Há também um maior número de esporos em áreas agrícolas quando comparada à vegetação natural (MIRANDA et al., 2005; MOREIRA et al., 2006; CARRENHO et al., 2010). Isso pode explicar o maior número de esporos encontrado na etapa 1, visto que, estas áreas apresentam um histórico de cultivo agrícola mais recente, como já citado por BOMFIM (2011).

A diferença da densidade de FMAs entre a floresta primária e a secundária também pode ser justificada pelas características das plantas, que também mudam ao longo do processo sucessional, principalmente devido às condições às quais precisam se adaptar. As plantas que ocorrem nos primeiros anos da sucessão apresentam alta demanda por luz, requerem ambientes abertos e apresentam taxa de crescimento alto, enquanto que as espécies em sucessões mais antigas e na floresta primária são tolerantes à sombra e têm crescimento lento (KHURANA; SINGH, 2006). Sendo assim, é de se esperar que áreas com composição vegetal similares apresentem uma comunidade de FMAs com características também similares. Os dados encontrados na área de estudo corroboraram com esta hipótese, uma vez que, o fato de não termos diferença significativa na densidade de FMAs entre a etapa 2 e 3, pode ser justificada pela composição de espécies arbustivas e arbóreas que também são similares na etapa 2 e 3 (ver cap.2).

Outros autores atribuem a menor densidade de FMA na floresta primária a uma maior estabilidade do ecossistema, com uma menor competição por nichos, permitindo a multiplicação dos FMAs, mesmo com uma taxa de esporulação baixa (MUNYANZIZA et al. 1997; CAPRONI et al. 2003; OEHL et al. 2003).

A maior densidade de esporos nas florestas secundárias também pode ser justificada pelo fato de que nessa etapa encontramos um maior número de indivíduos vegetais ainda não desenvolvidos completamente, o que aumenta a dependência dos FMA (ZANGARO et al., 2002). Segundo Daniels-Hetrick e Bloom (1986), uma maior esporulação por FMAs é atribuída aos hospedeiros que apresentam grande capacidade de fornecer foto-assimilados ao

fungo, ou seja, plantas de rápido crescimento. Além disso, nessas áreas, ocorre uma maior incidência de radiação luminosa nos solos, provocando rápidos ciclos de maior e menor umidade o que pode induzir a esporulação (ZANGARO; MOREIRA, 2010).

O fato de diversos estudos citarem uma baixa densidade de FMAs, em floresta primária não indica baixa colonização, mas sim uma indicação que os esporos possam ser relativamente pouco importantes como propágulos neste ecossistema (MUTHUKUMAR et al. 2003). Em solos não perturbados ou solos com o mínimo de perturbação, a colonização de novas raízes se dá principalmente através da rede de hifas (JASPER et al., 1989).

Estudos que avaliam a estrutura das comunidades de FMA são geralmente restritos às camadas mais superficiais do solo (OEHL et al., 2005). Os estudos demonstram que um aumento da profundidade acarreta uma diminuição no número de esporos de FMA (MUTHUKUMAR et al. 2003; CARDOSO et al., 2003; YANG et al., 2010, BOMFIM, 2011). Tal fato pode estar associado à predominância de raízes finas nas camadas mais superficiais, já que os esporos são altamente dependentes das raízes, principalmente das mais finas, para iniciarem a simbiose (CARDOSO et al., 2003; ZANGARO et al., 2008). Dessa forma, a densidade de esporos parece que acompanha a densidade de raízes finas ao longo do perfil do solo (CUENCA; LOVERA, 2010). Os dados encontrados na área de estudo estão de acordo com estas hipóteses, já que foi registrada uma diminuição da densidade de FMAs com o aumento da profundidade e a densidade de FMAs está correlacionada com o peso seco de raízes finas.

As características morfológicas das raízes finas são influenciadas pela fertilidade do solo (EISSENSTAT et al., 2000; POWERS et al., 2005), e portanto pela colonização por FMAs (ZANGARO et al., 2007; ZANGARO et al., 2008). As plantas que crescem em solos de baixa fertilidade, especialmente nas fases iniciais da sucessão vegetal, geralmente apresentam alta alocação de biomassa nas raízes finas (TILMAM, 1994; COMAS; EISSENSTAT, 2004). Essas informações ajudam a elucidar a relação positiva entre a biomassa de raízes finas e a densidade de esporos de FMAs.

A variação sazonal da densidade de FMAS está geralmente relacionada com umidade de cada solo, características da planta hospedeira, combinação da intensidade e duração do comprimento do dia, espécies de FMA e ainda a tendência genética para uma espécie esporular mais do que a outra (ENTRY et al., 2002; OEHL et al., 2009; MOREIRA et al.,

2009). No entanto a influência da época do ano sobre a ocorrência de esporos de FMA ainda não é clara, com registros contraditórios. Alguns estudos citam que o maior número de esporos é observado na estação seca (SILVA et al., 2006; BONFIM et al., 2010) enquanto que outras relatam maior ocorrência na estação chuvosa (TRUFEM; VIRIATO, 1990; AIDAR et al., 2004; MOREIRA et al., 2006).

Na região amazônica, Maia et al. (2015) relataram uma diminuição do número de esporos no período menos chuvoso, resultado que é similar ao encontrado na área de estudo. Para Caproni (2003) na estação chuvosa é esperada uma menor densidade de esporos e uma maior abundância de outras estruturas (hifas), uma vez que os esporos são estruturas de resistência e assim desnecessárias neste período.

Santos e Carrenho (2011) verificaram que as propriedades químicas do solo influenciam a estruturação das comunidades dos FMAs. Estes autores e Silva (2009) observaram que o teor de fósforo foi negativamente relacionado com o número de esporos. No entanto, na área de estudo a densidade de FMA não apresentou relação com fósforo.

O potássio, macro nutriente participante do processo fotossintético (Malavolta et al. 1967), é citado como estimulador da proliferação de FMAs (SANTOS; CARRENHO, 2011), o que está de acordo com registrado na área de estudo, onde foi observada uma relação positiva entre o potássio e a densidade de FMAs.

A baixa disponibilidade de P no solo é considerada um fator limitante para o crescimento das plantas em ecossistemas tropicais (VITOUSEK, 1984; BRUNDRETT 2002). De acordo com Ansanelo (2010), para o crescimento rápido das espécies tropicais nas primeiras fases da sucessão são necessárias altas taxas de P (ANSANELO, 2010). No entanto, na área de estudo, este nutriente parece não ser fator limitante para o crescimento da vegetação secundária, uma vez que, não houve variação da quantidade de P ao longo do processo sucessional, bem com a densidade de FMAs não está relacionada com a quantidade de P.

## 6.5 Conclusões

Embora os fungos micorrízicos venham sendo usados como bioindicadores, os dados analisados demonstraram que o uso do número de esporos de FMAs como indicador em florestas secundárias de terra firme, na região amostrada foi capaz somente de separar floresta secundária e primária, não sendo possível separar as diferentes etapas do processo de sucessão. Observou-se que o período de coleta é determinante na densidade de FMA, sendo de grande importância que essa variável seja considerada nas interpretações dos dados.

A profundidade em que as amostras de solo para extração dos FMAs são coletadas (0-10 cm e 10-20 cm) é uma variável com forte influência no número de esporos de esporos. No entanto, no uso de FMAs com indicador, a partir dos dados obtidos neste estudo, observa-se que não é necessária a coleta de solo nas duas profundidades, pois o comportamento das amostras das duas profundidades é similar em relação à idade da floresta secundária, etapa do processo sucessional e o período de coleta.

## 6.6 Referências

- AIDAR, M.P.M.; CARRENHO, R.; JOLY, C.A. Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic Forest chronosequence in Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP. **Biota Neotropica**, Campinas, v.4, pp. 1-15, 2004.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of Linnean Society**, v.161, n.20, pp. 105-121, 2009.
- ANSANELO, A.P. **Influência de fungos micorrízicos arbusculares de diferentes estádios da sucessão no crescimento e na absorção de nutrientes por Heliocarpus americanus L. (Tiliaceae)**, 2010. Adrielly Pereira Ansanelo. – Londrina, 58 f. : il.
- AUGÉ, R. Water relations, drought and Vesicular Arbuscular Mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, v.11, pp. 3-42, 2001.
- AYRES, M. et al.. **BIOESTAT - Aplicações estatísticas nas áreas das Ciências Bio-Médicas**, 2007, Mamirauá. Belém, PA. 364 p.
- BAI, C. et al.. Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of *Astragalus adsurgens* Pall. in the Mu Us sandland, China. **Soil Biology; Biochemistry**, Oxford, v.41, p. 941-947, 2009.

- BATISTA, Q. R. et al.. Bioqualidade de área degradada pela extração de argila, revegetada com *Eucalyptus* spp. E sabiá. Revista **Caatinga**. Mossoró, v.21, n.1, pp.169-178, 2008.
- BARBOSA, R. I; SANTOS, J. R. S. **Protocolo biomassa de raízes em ecossistemas de savana**, 2009. Ministério da ciência e tecnologia, Instituto nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pesquisa em Biodiversidade PPBIO Amazônia 15p.
- BERBARA, R.; DE SOUZA, F.; FONSECA, H. Fungos Micorrízicosarbusculares: Muito além da nutrição. In: FERNANDES, M. S. “**Nutrição Mineral de Plantas**, 2006, pp. 53-88. Viçosa: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo.
- BONFIM, J.A. **Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares em áreas restauradas de Mata Atlântica, São Paulo, Brasil**, 2011, Joice Andrade Bonfim. - - Piracicaba. 92 p.
- BONFIM, J.A. et al.. Fungos micorrízicos arbusculares (FMA) e aspectos fisiológicos em cafeeiros cultivados em sistema agroflorestal e a pleno sol. **Bragantia**, Campinas, v.69, pp. 201-206, 2010.
- BRUNDRETT M.C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. **New Phytol** v.154, pp.275–304, 2002.
- CAPRONI, A. L. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi occurrence in revegetated areas after bauxite mining at Porto Trombetas, Para State, Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.38, n. 9, pp.1409–1418, 2003.
- CARDOSO, I.M. et al. Distribution of mycorrhizal fungal spores in soils under agroforestry and monocultural coffee systems in Brazil. **Agroforestry Systems**, Missouri, v.58, pp. 33-43, 2003.
- CARENHO, R. et al.. Fungos micorrízicos arbusculares em agrossistemas brasileiros. In: SIQUEIRA, J.O. et al. **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. Lavras: Editora UFLA, v.1, pp. 153-214, 2010.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In CARSON, W.; SCHNITZER, S. A., **Tropical forest community ecology**, 2008, pp. 384-408. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing.
- CHAZDON, R. Regeneração de florestas tropicais. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**, v.7, pp. 195- 218, 2012.
- COIMBRA, J.L.M. et al.. Mean square expected values: an essential analysis; **Cienc. Rural** v.36, n.6, 2006.
- CORDEIRO, M., et al. Colonização e densidade de esporos de fungos micorrízicos em dois solos do cerrado sob diferentes sistemas de manejo. **Pesq. Agropec. Trop.**, pp. 147-153, 2005.
- COMAS L.H.; EISSENSTAT D.M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. **Functional Ecology**, v.8, pp. 388-397, 2004.
- CORNIS, D. Glomalin, hiding place for a third of the world’s stored soil carbon. **Agricultural Research**, v. 50, pp. 4-14, 2002.

- CORREIA, M. A., et al.. **Micorriza arbuscular: um bioindicador da fertilidade dos solos e da distribuição de árvores no Bioma Cerrado – Planaltina**, DF, 2004. Boletim de pesquisa e desenvolvimento / Embrapa Cerrados, 38 p.
- COSTA, A., et al. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã, Volume 1 – Diagnóstico. In: **O Clima da Floresta Nacional de Caxiuanã**, 2012, pp. 108-114.
- CUENCA, G.; LOVERA, M. (2010). Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. **Botany**, Ottawa, v.88, pp. 54-64, 2010.
- DANIELS-HETRICK, B. A.; J. BLOOM. The influence of host plant on production and colonization ability of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. **Mycologia**, v.78, n.1, pp. 32-36.
- DAVIDSON, E. et al. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. **Ecological Applications**, v.14, pp. 150-163, 2004.
- EISSENSTAT, D.M. et al. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. **New Phytologist**, v.147, pp. 33-42, 2000.
- EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo** / Centro Nacional de Pesquisa de Solos 1997, 2 ed.. Rio de Janeiro.
- ENTRY, J.A. et al.. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. **Advances in Environmental Research**, Massachusetts, v.7, pp. 123-138, 2002.
- FEARNSIDE, P. M. **A floresta Amazônia nas mudanças globais**. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Inpa), 2003, 134 p.
- FERREIRA, L.; SILVA, A.; ALMEIDA, S. Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã. Volume 1 – Diagnóstico. In: **Os tipos de vegetação de Caxiuanã**, 2012, pp. 132-152.
- FREITAS, R.O. **Associações entre fungos micorrízicos arbusculares e espécies pioneiras em capoeiras na Amazônia Central**, 2005. Dissertação de mestrado. Manaus: INPA/UFAM. 80 p.
- GEHRING, C. et al. Response of secondary vegetation in Eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints. **Biogeochemistry**, v.45, pp. 223-241, 1999.
- GERDEMANN, J.; NICOLSON, T. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil wet sieving and decanting. Transactions of British Mycological Society, v.46, pp. 235-244, 1963.
- GOTELLI, N. J.; ELLISON, A. M. **Princípios de Estatística em Ecologia**. 2004, Porto Alegre, Brasil: Artmed Editora.
- GUADARRAMA, P.; ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, F.J. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest. **Mycorrhiza**, v. 8, pp.267–270, 1999.

- JANOS, D. Vesicular arbuscular mycorrhizae affect lowland rainforest plant growth. **Ecology**, v. 61, pp. 151-162, 1980.
- JANOS, D. Mycorrhizas, succession and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In: FRANKLAND, J.; MAGAN, N.; GADD, G. **Fungi and environmental change**, 1996: British Mycological Society Symposium pp. 129-162. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- JASPER, D. A.; ABBOTT, L. K.; ROBSON, A. D. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, Cambridge, v.112, n.1, pp. 93-99, 1989.
- JENKINS, W. A rapid centrifugation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Report**, v.48, p. 692, 1964.
- KHURANA, E.; SINGH, J.S. Impact of life-history traits on response of seedlings of Five tree species of tropical dry Forest to shade. **Journal of Tropical Ecology**, 22, pp. 653-661, 2006.
- LISBOA, P. A Estação Científica Ferreira Pena / ECFPn. In: P. LISBOA, **Caxiuanã** 1997, pp. 23-52. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- LOVELOCK, C.E. et al.. Soil stocks of glomalin produced by arbuscular mycorrhizal fungi across a tropical rain forest landscape. **Journal of Ecology**, v. 92, pp. 278– 287, 2004.
- MAIA, L.; YANO-MELO, A. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in saline soils. In: V. S. Mehrotra, **Mycorrhizas: role and applications**, 2005, pp. 282-302. New Dehli: Allied Publishers.
- MAIA, R.S.; VASCONCELOS, S.S.; CARVALHO, C.J.R. Frações de fósforo e simbiose micorrízica em floresta secundária em resposta a disponibilidade de água e nutrientes na Amazônia oriental. **Acta amazônica**. v.45, n.3, pp. 255 – 264, 2015.
- MALAVOLTA, E. et al. **Nutrição mineral de algumas culturas tropicais**, 1967. São Paulo, Ed. Pioneira.
- MUTHUKUMAR, T. et al. Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. **Applied Soil Ecology**, v.22, pp. 241–253, 2003.
- MILLER, R. M.; KLING, M. The importance of integration and scale in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Plant and Soil**, v.226, pp. 295-309, 2000.
- MIRANDA, J.C.C.; VILELA, L.; MIRANDA, L.N. Dinâmica e contribuição da micorríza arbuscular em sistemas de produção com rotação de culturas. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v.40, pp. 1005-1014, 2005.
- MIRANDA, J.C.C. **Cerrado: Micorriza arbuscular, ocorrência e manejo**. 2008, Planaltina, Embrapa Cerrados, p.169.
- MORAES, B., et al.. Variabilidade de precipitação na floresta de caxiuanã. In: P. I. Lisboa, **Caxiuanã: desafios para a conservação de uma floresta nacional na Amazônia**, 2009, pp. 91-97. Belém: MPEG.

- MOREIRA, F.; SIQUEIRA, J. **Microbiologia e bioquímica do solo**. 2006, Lavras: Ufla.
- MOREIRA, M. et al. Spore density and root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi in preserved or disturbed *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. ecosystems. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.63, pp. 380-385, 2006.
- MOREIRA, M., et al.. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in native and in replanted *Araucaria* forest. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.66, pp. 677-684, 2009.
- MUNYANZIZA, E.; KEHRI, H. K.; BAGYARAJ, D. J. Agricultural intensification, soil biodiversity and agro-ecosystem function in the tropics: the role of mycorrhiza in crops and trees. **Applied Soil Ecology**, v.6, 77-85, 1997.
- OEHL, F. et al. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. **Appl Environ Microbiol**, v.69, p.2816-2824, 2003.
- OEHL, F. et al.. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. **Appl. Environ. Microbiol.**, pp. 2816-2824, 2004.
- OEHL F, et al..Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. **New Phytol.**, v.165, pp.273-283, 2005.
- OEHL, F. et al.. Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. **Agriculture, Ecosystems; Environment**, Amsterdam, v.134, pp. 257-268, 2009.
- POWERS J.S.; TRESEDER K.K.; LERDAU M.T. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forests: patterns across large geographic distance. **New Phytologist**, v.165, pp. 913-921, 2005.
- PIETROWSKI, J.S. et al.. Dynamics of mycorrhizae during development of riparian forests along an unregulated river. **Ecography**, Lund, v.31, pp. 245-253, 2008.
- PURIN, S.; RILLIG, M.C. The arbuscular mycorrhizal fungal protein glomalin: Limitations, progress and a new hypothesis for its function. **Pedobiologia**, Berlin, v.51, pp. 123-130, 2007.
- RILLIG, M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. **Canadian Journal of Soil Science**, v.28, pp. 355-363, 2004.
- RILLIG, M.C.; FIELD, C.B. Arbuscular mycorrhizae respond to plants exposed to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> as a function of soil depth. **Plant; Soil**, Dordrecht, v.254, pp. 383-391, 2003.
- RILLIG, M.C. et al.. Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi increases soil water repellency and is sufficient to maintain water-stable soil aggregates. **Soil Biology; Biochemistry**, Oxford, v.42, pp.1189-1191, 2010.

- SANTOS, F.E.F.; CARRENHO, R. Diversidade de fungos micorrízicos arbusculares em remanescente florestal impactado (Parque Cinquentenário - Maringá, Paraná, Brasil). **Acta Botanica Brasilica**, v.25, pp. 508-516, 2011.
- SIEVERDING, E. **Vesicular-arbuscular mycorrhizae management in tropical agrosystems**. Technical cooperation. Federal Republic of Germany, Eschborn. 371 p.
- SILVA, C.F., et al.. Fungos micorrízicos arbusculares em áreas no entorno do Parque Estadual da Serra do Mar em Ubatuba (SP). **Caatinga**, Mossoró, v.19, pp. 1-10, 2006.
- SILVA, G.A.; SIQUEIRA, J.O.; STÜRME, S.L. Eficiência de fungos micorrízicos arbusculares isolados de solos sob diferentes sistemas de uso na região do Alto Solimões na Amazônia. **Acta Amazonica**, Manaus, v.39, n.3, pp.477-488, 2009.
- SMITH, S. E.; READ, D. **Mycorrhizal symbiosis**, 2008, 3 ed.. London: Academic Press.
- SOUZA, F. A. et al. Classificação e taxonomia de fungos micorrízicos arbusculares e sua diversidade e ocorrência no Brasil. In: SIQUEIRA, J. O. et al., **Micorrizas: 30 anos de pesquisa no Brasil**, 2010. Lavras: UFLA.
- SOUZA, F.; SILVA, I.; BERBARA, R. Fungos Micorrízicos Arbusculares: Muito mais diversos do que se imaginava. In: MOREIRA, F.; SIQUEIRA, J.; BRUSSAARD, L. **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros**. 2008. Lavras: UFLA.
- STÜRMER, S. L.; SIQUEIRA, J. O. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in western Brazilian amazon. **Mycorrhiza**, New York, v.21, n.4, pp. 255–267, 2011.
- STÜRMER, S.L. et al. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in soils of early stages of a secondary succession of Atlantic Forest in South Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v.20, pp. 513-521, 2006.
- TILMAN, D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology**, . v.75, p.2-16, 1994.
- TRUFEM, S.F.B.; VIRIATO. B. A. Fungos micorrízicos vesículo-arbusculares da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v.13, pp. 49-53, 1990.
- VITOUSEK P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v. 65, pp.285 – 298, 1984.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. **Community Ecology**, v.3, pp. 181 – 189, 2002.
- WRIGHT, S. **Glomalin, a manageable soil glue**, 2005. Disponível em: <<http://www.ars.usda.gov/sp2UserFiles/Place/12650400/glomalin/brochure.pdf>>
- WRIGHT, S.F.; UPADHYAYA, A. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. **Plant; Soil**, v.198, pp. 97-107, 1998.

- YANG, F.Y. et al. Geographical and plant genotype effects on the formation of arbuscular mycorrhiza in *Avena sativa* and *Avena nuda* at different soil depths. **Biology; Fertility of Soils**, Berlin, v.46, pp. 435- 443, 2010.
- ZANGARO, W. et al. Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. **Mycorrhiza**, New York, v.19, pp. 37-45, 2008.
- ZANGARO, W.; MOREIRA, M. Micorrizas arbusculares nos Biomas Floresta Atlântica e Floresta de Araucária. In: SIQUEIRA, J.O. et al. **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. 2010, Lavras: Editora UFLA, v.1, pp. 279-310.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 2009, New Jersey: Prentice-Hall.
- ZHU, Y.G.; MILLER, R.M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil–plant systems. **Trends Plant Science**, v. 8, pp. 407–409, 2003.

Anexo 1: Classificação por idade e etapa de sucessão das parcelas amostradas, com as siglas usadas nas análises, bem como as coordenadas geográficas das áreas.

<b>Parcela</b>	<b>Idade</b>	<b>Etapa</b>	<b>Coordenada</b>		
ua1	20	II	22M	450431	9807934
ua2	40	III	22M	450460	9807840
ua3	30	III	22M	450524	9807689
ua4	40	III	22M	450438	9807298
ua5	25	II	22M	450736	9806693
ua6	16	II	22M	451378	9805818
ua7	2	I	22M	451311	9805873
ua8	4	I	22M	451295	9805938
ua9	6	I	22M	451273	9805994
ua10	40	III	22M	451290	9806020
ua11	40	III	22M	452008	9805931
ua12	25	II	22M	452151	9806489
ua13	16	II	22M	452231	9806489
ua14	40	III	22M	452263	9806456
ua15	40	III	22M	451971	9806242
ua16	12	II	22M	451165	9805956
ua17	6	I	22M	451162	9805967
ua18	4	I	22M	451171	9805868
ua19	3	I	22M	451087	9895858
ua20	4	I	22M	451107	9805774
ua21	1	I	22M	451167	9805907
ua22	8	I	22M	451101	9805726
ua23	5	I	22M	451169	9805719
ua24	6	I	22M	451122	9805647
ua25	40	III	22M	451116	9805581
ua26	30	III	22M	451821	9806334
ua27	40	III	22M	452011	9805245
ua28	25	II	22M	452095	9804131
ua29	30	III	22M	451064	9806483
ua30	80	IV	22M	448627	9808014
ua31	14	II	22M	449310	9807814
ua32	80	IV	22M	448994	1807840
ua33	80	IV	22M	448894	9807731
ua34	2	I	22M	450723	9804521
ua35	1	I	22M	450759	9804552
ua36	3	I	22M	450729	9804465
ua37	5	I	22M	450789	9801761
ua38	1	I	22M	450464	9801085
ua39	5	I	22M	450450	9800923
ua40	2	I	22M	450785	9801387

Anexo 2:Correlação entre as variáveis: densidade de fungos micorrizicos arbusculares (FMA), quantidade de liteira disponível no solo (Lit), peso seco de raízes finas no solo (raiz), abertura de dossel (dossel), umidade do solo (umi), densidade (den) e riqueza (riq) de indivíduos arbóreos, concentrações de nitrogênio (N), matéria orgânica (MO), fósforo (P), potássio (K), sódio (Na), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (Al), pH, e porcentagens de areia grossa (Ar.gr.), areia fina (Ar.Fi), silte (sil) e argila (Arg) no solo.

	FMA	Lit.	Raiz	Dos	Umi	Den.	Riq	Ida.	N	MO	Ph	P	K	Na	Ca	Mg	Al	Ar.G	Ar.Fi	Sil.	Arg	
<b>Den, FMA</b>	1,00	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c
<b>Liteira</b>	s.c	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27	0,27
<b>Raízes</b>	0,20	0,27	1,00	-0,30	0,39	0,27	0,33	0,29	0,36	0,30	-0,29	-0,16	0,33	0,35	-0,32	-0,34	0,40	-0,24	-0,25	0,31	0,21	
<b>Abert. Dossel</b>	0,02	s.c	-0,30	1,00	-0,58	-0,37	-0,41	-0,44	-0,51	-0,56	0,46	s.c	-0,12	s.c	0,54	0,53	-0,48	0,46	0,23	-0,44	-0,47	
<b>Umidade Solo</b>	0,13	s.c	0,39	-0,58	1,00	0,37	0,46	0,42	0,91	0,73	-0,68	s.c	0,53	0,30	-0,65	-0,62	0,85	-0,87	0,83	0,88		
<b>Den. árvores</b>	s.c	0,12	0,27	-0,37	0,37	1,00	0,74	0,61	0,38	0,23	-0,46	s.c	0,51	0,52	-0,45	-0,41	0,45	-0,30	0,31	0,22		
<b>Riq. árvores</b>	-0,12	0,16	0,33	-0,41	0,46	0,74	1,00	0,86	0,48	0,49	-0,70	-0,09	0,47	0,51	-0,69	-0,66	0,61	-0,48	0,45	0,37		
<b>Idade</b>	s.c	s.c	0,29	-0,44	0,42	0,61	0,86	1,00	0,47	0,45	-0,73	s.c	0,36	0,44	-0,71	-0,68	0,60	-0,43	0,42	0,41		
<b>N</b>	0,12	s.c	0,36	-0,51	0,91	0,38	0,48	0,47	1,00	0,72	-0,64	s.c	0,65	0,36	-0,62	-0,57	0,83	-0,89	0,90	0,88		
<b>MO</b>	s.c	0,13	0,30	-0,56	0,73	0,23	0,49	0,45	0,72	1,00	-0,59	-0,22	0,30	0,28	-0,67	-0,61	0,71	-0,70	0,68	0,64		

	argila total	Silte	Areia fina	Areia grossa	Al	Mg	Ca	Na	K	P	Ph
	0,10	s.c	-0,20	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	0,14	s.c	s.c
	s.c	0,10	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c	s.c
	0,21	0,31	-0,25	-0,24	0,40	-0,34	-0,32	0,35	0,33	-0,16	-0,29
	-0,47	-0,44	0,23	0,46	-0,48	0,53	0,54	s.c	-0,12	s.c	0,46
	0,88	0,83	-0,59	-0,87	0,85	-0,62	-0,65	0,30	0,53	s.c	-0,68
	0,22	0,31	s.c	-0,30	0,45	-0,41	-0,45	0,52	0,51	s.c	-0,46
	0,37	0,45	s.c	-0,48	0,61	-0,66	-0,69	0,51	0,47	-0,09	-0,70
	0,41	0,42	s.c	-0,43	0,60	-0,68	-0,71	0,44	0,36	s.c	-0,73
	0,88	0,90	-0,53	-0,89	0,83	-0,57	-0,62	0,36	0,65	s.c	-0,64
	0,64	0,68	-0,52	-0,70	0,71	-0,61	-0,67	0,28	0,30	-0,22	-0,59
	-0,68	-0,61	0,29	0,64	-0,83	0,85	0,88	-0,26	-0,32	0,10	1,00
	s.c	s.c	s.c	s.c	-0,14	0,19	0,21	-0,13	s.c	1,00	0,10
	0,49	0,62	-0,14	-0,60	0,48	-0,21	-0,23	0,67	1,00	s.c	-0,32
	0,14	0,36	s.c	-0,28	0,34	-0,22	-0,23	1,00	0,67	-0,13	-0,26
	-0,59	-0,62	0,37	0,62	-0,85	0,97	1,00	-0,23	-0,23	0,21	0,88
	-0,53	-0,61	0,44	0,59	-0,86	1,00	0,97	-0,22	-0,21	0,19	0,85
	0,75	0,84	-0,56	-0,84	1,00	-0,86	-0,85	0,34	0,48	-0,14	-0,83
	-0,83	-0,94	0,40	1,00	-0,84	0,59	0,62	-0,28	-0,60	s.c	0,64
	-0,50	-0,50	1,00	0,40	-0,56	0,44	0,37	s.c	-0,14	s.c	0,29
	0,75	1,00	-0,50	-0,94	0,84	-0,61	-0,62	0,36	0,62	s.c	-0,61
	1,00	0,75	-0,50	-0,83	0,75	-0,53	-0,59	0,14	0,49	s.c	-0,68

## **CAPÍTULO VII**

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

#### **PROPOSTA DE CRIAÇÃO DE UM ÍNDICE DE QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS PARA FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES PARA A AMAZÔNIA ORIENTAL**

## **7. PROPOSTA DE CRIAÇÃO DE UM ÍNDICE DE QUALIDADE DAS FUNÇÕES ECOSSISTÊMICAS PARA FLORESTAS SECUNDÁRIAS DE DIFERENTES IDADES NA AMAZÔNIA ORIENTAL**

Há muito tempo o homem utiliza organismos para observar mudanças nos ecossistemas terrestres e aquáticos do planeta. Niemi e McDonald (2004) fizeram uma ampla revisão mostrando a evolução destes estudos desde Platão até 2001. Nesse período, os organismos despertaram o interesse humano pelo grande potencial em fornecer informações dentro de diversas áreas, seja nas ciências voltadas à conservação biológica, seja na agricultura, saúde ou ciência forense (LEIVAS; CARNEIRO, 2012).

Segundo Mitchell (1996), indicador é uma ferramenta que permite a obtenção de informações sobre uma dada realidade. Joumard (2008) define um indicador como uma variável baseada em medições que representa com a maior precisão possível o fenômeno de interesse medido. Para Mueller et al. (1997), um indicador pode ser um dado individual ou um agregado de informações, sendo que um bom indicador deve conter os seguintes atributos: (1) simples de entender; (2) quantificação estatística e lógica coerente e (3) comunicar eficientemente o estado do fenômeno. Nas Ciências Biológicas os indicadores são tratados como “Indicadores biológicos ou bioindicadores” (LEIVAS; CARNEIRO, 2012).

Com o aumento dos estudos sobre bioindicação, houve também uma proliferação de sinônimos e termos relacionados, que se encaixam em três grupos principais: (1) indicadores ambientais, (2) ecológicos e (3) indicadores de biodiversidade. McGeoch (1998) define com detalhes cada um destes grupos:

Os indicadores ambientais são espécies ou grupos de espécies que podem ser usados para monitorar mudanças em um dado habitat. Esta categoria inclui os organismos sensíveis que respondem de forma previsível a mudanças ambientais e cuja presença indica perturbação, tais como, sentinelas, detectores, exploradores, acumuladores ou insetos de bioensaios (McGEOCH, 1998).

Os Indicadores ecológicos são espécies conhecidas por sua sensibilidade à poluição, à fragmentação de habitat ou a outros fatores de estresse. Não só apontam distúrbios nos ambientes, como também são responsáveis por produzirem efeitos subsequentes, como alterar

o comportamento de outras populações ou características de *habitat*, sendo que, a resposta do indicador é representativa para a comunidade (McGEOCH,1998).

Os indicadores de biodiversidade é um grupo de taxa (gênero, tribo, família ou ordem) ou grupo funcional cuja diversidade reflete algumas medidas de diversidade de outras taxas que habitam o mesmo ambiente. A riqueza de espécies de um particular táxon ou grupo funcional é usada para estimar a riqueza de outro taxa (McGEOCH,1998).

Os bioindicadores têm sido cada vez mais utilizados em investigações sobre a qualidade dos ecossistemas. E a escolha destes indicadores biológicos leva em consideração o conhecimento da taxonomia, o ciclo biológico e a diversidade do grupo, a facilidade na amostragem e identificação, e o fato de ser comum o ano inteiro, respondendo rapidamente a alterações ambientais, e permitindo ações rápidas como reação à degradação do habitat (BROWN JUNIOR, 1991; BROWN JUNIOR, 1996; BROWN JUNIOR, 1997).

Um índice é o valor agregado final de todo um procedimento de cálculo onde se utilizam, inclusive, indicadores como variáveis que o compõem (SICHE et al.,2007). Para Shields et al. (2002), um índice revela o estado de um sistema ou fenômeno. Prabhu et al. (1996) argumentam que um índice pode ser construído para analisar dados através da junção de um jogo de elementos com relacionamentos estabelecidos. No entanto muitas vezes índice e indicador são erroneamente utilizados como sinônimos (SICHE et al.,2007).

Um dos índices que mede a qualidade do habitat aquático, por exemplo, é o BMWP (Biological Monitoring Working Party score system) (BUSS et al., 2003), que consiste em atribuir um valor (*score*), para cada espécie de macro-invertebrados bentônicos com base em sua tolerância ao impacto. No Brasil, este método foi adaptado por LOYOLA (2000) para estimar as espécies de macro-invertebrados bentônicos dos rios do Paraná e é atribuído um score específico que varia de 1 a 10 para as famílias de macro invertebradas bentônicas. As famílias foram escolhidas por equivalência ecológica e outras por semelhança quanto ao nível de tolerância à poluição (LOYOLA, 2000).

Os organismos passaram a ser usados de maneira integrada na classificação da qualidade de águas, na década de 1970, quando pesquisadores e gestores de recursos hídricos da Europa Ocidental e América do Norte passaram a defender a necessidade de aplicar análises biológicas uma vez que elas representam uma somatória de fatores ambientais do

presente e do passado, enquanto que as análises de parâmetros físico-químicos refletem apenas o momento da coleta (BUSS, 2006; LOYOLA, 1994)

Em relação ao solo, alguns índices consideram apenas indicadores físico-químicos (FREITAS et al. 2012; O'NEILL; PERRY, 2007; ARAÚJO et al. 2007), o que os tornam de difícil obtenção, limitando sua robustez e aplicabilidade (BARROS et al., 2006). Já outros, fazem uso apenas de parâmetros biológicos, como a macrofauna do solo (YAN et al., 2012; CABRERA, 2012; GUILLARD, 1967; KALISZ; STONE, 1984; BERTRAND; LUMARET, 1984; LOUISEAU et al., 1984; DIDHAM et al., 1996; VAZ-DE-MELLO, 2000; ESCOBAR, 2000; CELI; DÁVALOS, 2001; MCGEOCH et al., 2002; KIMBERLING et al., 2001, DAVIS et al., 2001; GALLO et al., 2002; THOMANZINI; THOMANZINI, 2002; MILHOMEM et al., 2003; WINK et al., 2005). Conceição et al. (2005) propôs um índice de qualidade do solo que faz uso de dados da massa microbiana e da disponibilidade de matéria orgânica no solo, no entanto são dois parâmetros de difícil obtenção.

Concha-Lozada (2015) propôs um índice de qualidade do solo para a avaliação do impacto de diferentes usos e manejos em seis áreas experimentais (Cerrado, Cerradão-CE, Reflorestamento de 10 anos, Reflorestamento de 1 ano, Lavoura de milho e Pastagem degradada) na região de planaltina no Distrito federal. O autor fez uso de parâmetros físicos, químicos e biológicas (cobertura do solo e besouros coprófagos) e o índice foi obtido a partir das médias dos parâmetros em cada uma das áreas.

De acordo com Doran; Parkin (1994), um bom índice da qualidade do solo deve obedecer aos seguintes critérios: estar associado aos grandes processos do ecossistema; integrar propriedades físicas, químicas e biológicas; ser acessível a muitos usuários e aplicável a condições de campo; ser sensível a variações no manejo e do clima e, quando possível, fazer parte de bancos de dados.

Já Power et al. (1998) recomendam que um bom índice deve compreender 3 categorias: (1) física (estrutura do solo); (2) nutricional (que integre a quantidade e a qualidade da matéria orgânica e a atividade microbiana); e (3) biológica (que integre a atividade dos organismos do solo em relação às propriedades físicas e químicas).

Neste estudo, usamos a vegetação, o banco de semente, a macrofauna do solo, minhocas e os fungos micorrizicos arbusculares como indicadores da regeneração de florestas secundárias de terra firme. No total, foram avaliadas 52 variáveis, e a sua relação com idade

da floresta secundária (Tabela 7.1). Sete variáveis estão relacionadas negativamente com a idade da floresta, ou seja, seus valores diminuem com o aumento da idade; 24 variáveis estão relacionadas positivamente, ou seja, os seus valores aumentam com o aumento da idade e 21 variáveis não estão relacionadas com a idade da floresta secundária.

Essas variáveis servirão de base para a formulação de um Índice de Qualidade das Funções Ecológicas para Florestas Secundárias de terra firme. Os parâmetros (variáveis) a serem escolhidos devem estar relacionados positivamente com a idade da floresta secundária.

Tabela 28: Parâmetros (físicos, químicos e biológicos) utilizados no presente estudo em relação à idade da floresta secundária (SR: sem relação, R+: relação positiva, R-: relação negativa).

<b>Tipo</b>	<b>Parâmetro</b>	<b>Unidade</b>	
Físico	Umidade do solo	%	R+
Químico	Matéria orgânica (MO) no solo	g/kg	R+
	Teor de potássio (K) no solo	mg/dm <sup>3</sup>	R+
	Teor de fósforo (P) no solo	mg/dm <sup>3</sup>	SR
	Teor de sódio (Na) no solo	mg/dm <sup>3</sup>	R+
	Teor de cálcio (Ca) no solo	cmol/dm <sup>3</sup>	R-
	Teor de magnésio (Mg) no solo	cmol/dm <sup>3</sup>	R-
	Teor de alumínio (Al) no solo	cmol/dm <sup>3</sup>	R+
	Teor de nitrogênio (N) no solo	%	R+
	Acidez ativa ou pH em água do solo	-	R-
Biológico - Vegetação	Raízes finas em profundidade de 0-10 cm	g/cm <sup>2</sup>	R+
	Serapilheira total	g/cm <sup>2</sup>	R+
	Serapilheira - folha	g/cm <sup>2</sup>	R+
	Serapilheira - galho	g/cm <sup>2</sup>	R+
	Serapilheira - flor e fruto	g/cm <sup>2</sup>	SR
	Serapilheira - miscelânea	g/cm <sup>2</sup>	SR
	Densidade de indivíduos sub-bosque	Ind/ha	SR
	Riqueza do sub bosque	un	SR
	Densidade de indivíduos estrato florestal	Ind/ha	R+
	Riqueza do estrato florestal	un	R+
	DAP sub-bosque	cm	R+
	Área basal sub-bosque	cm <sup>3</sup>	R+
	Fuste sub-bosque	M	R+
	DAP Estrato florestal	cm	R+
	Área basal Estrato florestal	cm <sup>3</sup>	R+
	Fuste Estrato florestal	m	R+
	Densidade	un	SR
	Riqueza	un	R-
Banco de sementes	Densidade de indivíduos arbóreos	un	R+
	Densidade de indivíduos arbustos	un	SR
	Densidade de indivíduos herbáceo	un	R-
	Densidade de indivíduos lianas	un	SR
	Riqueza arbóreos	un	R+

	Riqueza arbustos	un	SR
	Riqueza herbácea	un	R-
	Riqueza lianas	un	R+
	Densidade	Ind./m <sup>2</sup>	R+
	Riqueza	un	SR
	Densidade de indivíduos sociais	Ind./m <sup>2</sup>	R+
Macrofauna	Densidade de predadores	Ind./m <sup>2</sup>	R+
	Densidade de herbívoros	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Densidade de decompositores	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Densidade de “outros”	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Densidade	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Biomassa	g/m <sup>2</sup>	SR
Minhocas	Densidade indivíduos jovens	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Densidade indivíduos adultos	Ind./m <sup>2</sup>	SR
	Biomassa indivíduos jovens	g/m <sup>2</sup>	R-
	Biomassa indivíduos adultos	g/m <sup>2</sup>	SR
Fungos	Densidade	un	SR
Micorrizicos	Densidade em profundidade 0-10 cm	un	SR
Arbusculares (FMA)	Densidade em profundidade 10-20 cm	un	SR

Para a construção do índice deverá ser utilizado um número limitado de parâmetros, uma estrutura aditiva e pesos iguais, para que nenhum dos parâmetros seja super ou subestimado (CHAVES; ALIPAZ, 2007; CONCHA-LOZADA, 2015).

Embora muitas das variáveis apresentem relação com a idade da floresta secundária, nem todas serão escolhidas para compor o índice proposto. Para a escolha dos parâmetros será levado em consideração o nível da relação entre a variável (valor do  $r^2$ ) e a idade da floresta secundária, o comportamento destas variáveis quando o processo sucessional é categorizado em etapa, o comportamento destas variáveis de acordo com o período de coleta e o grau de facilidade de mensuração da variável.

### References

- AMACHER, M. C.; O'NEILL, K. P.; PERRY, C. H. Soil Vital Signs: A New Soil Quality Index (SQI) for Assessing Forest Soil Health. **Research paper**. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 12p, 2007.
- ARAÚJO, R.; GOEDERT, W. J.; LACERDA, M. P. C. Qualidade de um solo sob diferentes usos e sob cerrado nativo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.31, n.5, pp.1099-1108, 2007.

- BARRIOS, E. et al.. Indicators of soil quality: A South–South development of a methodological guide for linking local and technical knowledge. **Geoderma**, v.135, pp.248-259, 2006.
- BERTRAND, M.; LUMARET, J. P. Réactions des populations de microarthropodes à l'enfouissement des fèces de mouton par les insectes Scarabaeidae em milieux à fortes cantraintes. **Pedobiologia**, v.27, pp.51-66, 1984.
- BROWN JR, K.S. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators, p. 349-404. In: COLLINS, N.M.; THOMAS. A. **The conservation of insects and their habitats**. Academic Press, London, 450 p, 1991.
- BROWN JUNIOR K.S. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). **Acta Amazônica**, v.7, pp.75-137, 1977.
- BROWN JUNIOR K.S. The use of insects in the study, inventory, conservation and monitoring of biological diversity in Neotropical habitats, in relation to traditional land use systems. In: HIROWATARI, S.A.; ISHII, T. M; BROWER, L.P. (Eds.) **Decline and Conservation of Butterflies in Japan**. Osaka, Lepidopterological Society of Japan. p.128-49, 1996.
- BUSS, D. F.; BAPTISTA, D. F.; NESSIMIAN, J. L. Bases conceituais para a aplicação de biomonitoramento em programas de avaliação da qualidade da água de rios. **Caderno de Saúde Pública**, Rio de Janeiro, v.19, n. 2, pp. 465-473, 2003.
- CABRERA, G. La macrofauna edáfica como indicador biológico del estado de conservación/perturbación del suelo. Resultados obtenidos en Cuba. **Pastos y Forrajes**, v.35, n.4, pp.346-363, 2012.
- CELI, J.; DÁVALOS, A. Manual de monitoreo. Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. **EcoCiencia**, Quito, v.7, 1p, 2001.
- CHAVES, H. M. L.; ALIPAZ, S. An integrated indicator based on basin hydrology, environment, life, and policy: The watershed sustainability index. **WaterResources Management**, v.1, n.5 pp.883- 895, 2007.
- CONCEIÇÃO, P. C. et al.. Soil organic matter and other attributes as indicators to evaluate soil quality in conservation systems. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.29, n.5, pp.777-788, 2005.
- CONCHA-LOZADA, C. M. **Índice de qualidade do solo para a avaliação do impacto de diferentes usos e manejos e sua aplicação em uma área rural de Planaltina (DF)**. 2015, Dissertação de Mestrado.Publicação PPGEFL.DM –258/2015. Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, Departamento de Engenharia Florestal, Universidade de Brasília-UnB, Brasília-DF, 80f.
- DE FREITAS, D. A. F. et al. Índices de qualidade do solo sob diferentes sistemas de uso e manejo florestal e cerrado nativo adjacente1. **Revista Ciência Agronômica**, v.43, n.3, pp.417-428, 2012.
- DAVIS, A. J. et al. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. **Journal of Applied Ecology**, v.38, pp.593-616, 2001.

- DIDHAM, R. K. et al. Insects in fragmented forests: a functional approach. **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, pp.255–260, 1996.
- DORAN, J. W.; PARKIN, T. B. Defining and assessing soil quality. Chapters 1-8, p.1-21. In: DORAN, J. W. et al., **Defining soil quality for a sustainable environment**. 1994, SSSA special publication, Inc., Madison, Wisconsin, USA, 35. 244p.
- ESCOBAR, F. **Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia**. 2000. Programa de inventarios de 70 biodiversidad. Instituto Humboldt. Sociedad entomología aragonesa – SEA, 1, pp.197-210, 2000.
- GALLO, D. et al. **Entomología agrícola**. Piracicaba, 2002, FEALQ, 919p.
- GUILLARD, P. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. **Journal of the Australian Institute of Agricultural Science**, v.33, pp.30-40, 1967.
- JOUMARD, R. **Definitions of indicator within the COST action 356 EST. 2008, Seminar COST 356 EST "Towards the definition of a measurable environmentally sustainable transport"**. Disponível em [http://cost356.inrets.fr/pub/conferences/com.\\_ind.\\_definition\\_C356\\_Oslo\\_08.pdf](http://cost356.inrets.fr/pub/conferences/com._ind._definition_C356_Oslo_08.pdf)
- LEIVAS, F.W.; CANEIRO, E. Using hexapods (Arthropoda, Hexapoda) as bioindicators in Conservation Biology: Advances and perspectives. **Estud. Biol., Ambiente Divers.** v.34, n.83, pp. 203-213, 2012.
- LOUISEAU, P.; JUANEAU, A.; RICOU, G. Etudes sur le recyclage dans l'écosystème prairial. I. Influence de la conduite du pâturage sur l'activité biologique des pelouses montagnardes. **Acta Oecol., Oecol. Appl.**, v.5, n.1, pp.23-41, 1984.
- LOYOLA, R. G. N. **Contribuição ao Estudo dos Macroinvertebrados Bentônicos em Afluentes da Margem Esquerda do Reservatório de Itaipu**. 1994. 300f.Tese (Doutorado em Zoologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- LOYOLA, R. G. N. Atual estágio do IAP de índices biológicos de qualidade. **Anais. V Simpósio de ecossistemas brasileiros: Conservação. V. 1. Conservação e Duna. ACIESP**, n. 109, p. 46-52, 2000.
- KALISZ, P. J.; STONE, E. L. Soil mixing by Scarab Beetle and Pocket Gophers in North-Central Florida. **Soil Sci. Soc. Am. J.**,v.48, n. 1, pp.169-172, 1984.
- KIMBERLING, D. N.; KARR, J. R.; FORE, L. S. Measuring human disturbance using terrestrial invertebrates in the shrub-steppe of Eastern Washington (USA). **Ecological Indicators**, v.1, n.2, pp. 63-81, 2001.
- KING J.A.R.; ANDERSEN, A.N.; CUTTER, A.D. Ants as bioindicators of habitat disturbance: validation of the functional group model for Australia's humid tropics. **Biodiversity and Conservation**, v.7, pp.1627-1638, 1986.
- McGEOCH, M. A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological Reviews**, v.73, pp. 181-201, 1998.

- McGEOCH, M. A.; VAN RENSBURG, B. J.; BOTES, A. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem, **Journal of Applied Ecology**, v.39, pp.661-672, 2002.
- MILHOMEM, M. S.; MELLO, F. Z. V.; DINIZ, I. R. Técnicas de coleta de besouros copronecrófagos no Cerrado. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v.38, n.11, pp.1249-1256, 2003.
- MITCHELL, G. Problems and fundamentals of sustainable development indicators. **Sustainable Development**, v.4, n.1, pp. 1-11, 1996.
- MUELLER, C.; TORRES, M.; MORAIS, M. **Referencial básico para a construção de um sistema de indicadores urbanos**. 1997, Brasília: Instituto de Pesquisa Econômica Aplicada (IPEA).
- NIEMI, G.; McDONALD, M. Application of ecological indicators. Annual Review of Ecology, **Evolution, and Systematics**, v.35, pp. 89-111, 2004.
- PRABHU, R.; COLFER, C. J. P.; DUDLEY, R. G. Guidelines for developing, testing and selecting criteria and indicators for sustainable forest management. **Toolbox Series**, n. 1. Indonesia: CIFOR, 1999.
- POWERS, R.F.; TIARKS, A.E.; BOYLE, J.R. Assessing soil quality: Practicable standards for sustainable forest productivity in the United States. SSSA. Special Publication Number 53, **Soil Science Society of American**. Madison, 1998.
- SHIELDS, D.; SOLAR, S.; MARTIN, W. The role of values and objectives in communicating indicators of sustainability. **Ecological Indicator**, v.2, n. 1-2, pp. 149-160, 2002.
- SICHE, J. R. et al. Sustainability of nations by indices: comparative study between environmental sustainability index, ecological footprint and the emergy performance indices. **Ecological Economics**, 2007.
- THOMANZINI, M. J.; THOMANZINI, A. P. B. W. Levantamento de insetos e análise entomofaunística em floresta, capoeira e pastagem no Sudeste Acreano. Rio Branco: EMBRAPA Acre. 41p. **Circular Técnica**, v.35, 2002 .
- VAZ-DE-MELLO, F. Z. et al. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). **Zootaxa**, v.2854 pp.1-3, 2011.
- WINK, C. et al.. Insetos edáficos como indicadores da qualidade ambiental. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, Lages, v.4, n.1, pp.60-71, 2005.
- YAN, S. et al.. A soil fauna index for assessing soil quality, **Soil Biology; Biochemistry**, v.47, pp..158–165, 2012.