

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ – UFPA
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI – MPEG
EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA - EMBRAPA
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS - IG
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS – PPGCA

MARIA ELISA FERREIRA DE QUEIROZ

**O papel de espécies arbóreas e fatores edáficos na variação espacial do sistema
serapilheira em uma floresta de terra firme na Amazônia: conhecimento e
perspectivas para a conservação**

Belém - Pará

2022

MARIA ELISA FERREIRA DE QUEIROZ

O papel de espécies arbóreas e fatores edáficos na variação espacial do sistema serapilheira em uma floresta de terra firme na Amazônia: conhecimento e perspectivas para a conservação

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Pará em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Linha de Pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmica Socioambiental.

Orientador: Dr. Steel Silva Vasconcelos - Embrapa Amazônia Oriental

Coorientador: Dr. Patrick Lavelle - Universidade Pierre et Marie Curie (Paris 6)

.

Belém - Pará

2022

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a)
autor(a)

Q3p Queiroz, Maria Elisa Ferreira de.
O papel de espécies arbóreas e fatores edáficos na
variação espacial do sistema serapilheira em uma floresta de
terra firme na Amazônia: conhecimento e perspectivas para
a conservação / Maria Elisa Ferreira de Queiroz. — 2022.
151 f. : il. color.

Orientador(a): Prof. Dr. Steel Silva Vasconcelos
Coorientador(a): Prof. Dr. Patrick Lavelle
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará,
Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em
Ciências Ambientais, Belém, 2022.

1. qualidade do solo. 2. serapilheira. 3.
decompositores. 4. decomposição. I. Título.

CDD 500.1

MARIA ELISA FERREIRA DE QUEIROZ

O papel de espécies arbóreas e fatores edáficos na variação espacial do sistema serapilheira em uma floresta de terra firme na Amazônia: conhecimento e perspectivas para a conservação

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Pará em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Linha de Pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmica Socioambiental.

Data de aprovação 13 de novembro de 2020

Banca Examinadora



Prof. Steel Silva Vasconcelos - Orientador
Doutor em Recursos e Conservação Florestais
Embrapa Amazônia Oriental



Prof. Patrick Lavelle – Coorientador
Doutor em Ecologia, Biodiversidade e Evolução
Universidade Pierre et Marie Curie (Paris 6)



Prof. George Gardner Brown – Avaliador Externo
Doutor em Ecologia
Embrapa Solos



Prof. Rafael de Paiva Salomão – Avaliador Externo
Doutor em Ciências Agrárias
Museu Paraense Emílio Goeldi



Profa. Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo – Avaliadora Interna
Doutora em Agronomia (Solo e nutrição de plantas)
Museu Paraense Emílio Goeldi



Prof. José Henrique Cattanio – Avaliador Interno
Doutor em Agronomia
Universidade Federal do Pará

AGRADECIMENTOS

A finalização deste trabalho é o produto de uma “rede hierárquica de processos”, iniciando pela minha família, por meio de: meus pais, Ubiratan e Raimunda, irmão, Paulo Ubiratan, marido, Silvinho Morette, filhos, João Pedro, Luna, Aleksandra e Ana Luiza, sogra, América Morette e cunhada, Aimee Silva, fontes de sustentação, carinho e apoio em todos os momentos desta jornada.

Em seguida, a pesquisadora Catarina Praxedes, que com auxílio e dedicação incondicional, foi responsável pelo “elo de ligação” entre “mim” e meus orientadores, Dr. Steel Silva Vasconcelos, que tornou possível minha estrutura institucional e científica no programa e Dr. Patrick Lavelle, que me deu a honra de desfrutar de sua longa caminhada científica. Juntos, estes três pesquisadores foram “os engenheiros” desta proposta.

Durante a “dinâmica do processo”, de indispensável auxílio foram as Doutoradas Arlete Almeida, Lourdes Ruivo, Josiane Santana, Fernanda Ilkiu, Wanja Lameira, Marlúcia Martins e os Doutores Rafael Salomão, Arleu Viana, Elielson Rocha, Norberto Noronha, Lucas Mazzei, Moisés Mourão, Leandro Vale e Augusto Zanella.

E para uma adequada “velocidade de resposta”, pude contar com os amigos Otávio das Chagas (trabalho de campo), Paulo Sarmento, Neusa Ferreira e Ivanildo Trindade (no laboratório), Saul Martinez, Marcelo Thalês e Maurício Moura (na tecnologia), aos amigos do LASS, Naila, Priscila, Amanda, Mila, Karine, Alessa, Gerson, Leonardo e Willian (apoio), equipe do herbário IAN-EMBRAPA (identificação de plantas) e de alunos da zoologia (MPEG): Rony, Paulo, Heitor, Giovani, Rodrigo, Gustavo, Ian, Ivan, Carol, Débora e Ruana Aretha na colaboração com os invertebrados.

Para obter a “resposta”, pude contar com o programa de qualificação interna do IFPA – Instituto Federal do Pará e a Coordenação de aperfeiçoamento de pessoal de nível superior – CAPES.

E por fim, o “sistema de conhecimento” formado é a conclusão desta proposta, que além dos “fatores” já descritos, reúne uma infinidade de atores que, mesmo não mencionados, tornaram possível a “conservação” desta ideia. Todo o meu agradecimento se mostrará em boas práticas futuras... profissionais e de vida.

“Árvores que crescem em solos férteis tornam-se produtivas e contribuem com a comunidade de consumidores com folhas de melhor qualidade”.

A todos, muito obrigada!

RESUMO

A floresta ombrófila densa, também conhecida como floresta pluvial tropical, é uma formação que apresenta grande complexidade na composição, distribuição e densidade de espécies e ocupa boa parte da Amazônia brasileira. Na região, as diferenças entre comunidades de plantas e animais formam um mosaico dividido em oito áreas ou centros de endemismo, separadas pelos principais rios, com biota e relações evolutivas próprias, sendo três delas (Belém, Xingu e Tapajós) totalmente brasileiras. O centro de endemismo Belém é o mais ameaçado pelo desmatamento e investigações locais de pequena escala são fundamentais para se compreender os efeitos deste distúrbio sobre o funcionamento da floresta. A decomposição da serapilheira é um dos fatores chave deste funcionamento e ocorre em uma sequência hierárquica de processos de interação mediados por fatores climáticos (temperatura e umidade), propriedades físicas do solo, limitações químicas relacionadas às fontes de recursos e a regulação biológica (micro e macroorganismos). Nesta pesquisa, descobriu-se que sensíveis mudanças na estrutura de uma floresta primária ameaçada pelo crescimento urbano, causadas pela intensidade da dinâmica natural de sucessão, alteraram a morfologia do sistema serapilheira, uma vez que a competição dos organismos por nutrientes depauperou o solo durante a regeneração de áreas afetadas por queda de árvores. Desta forma, as condições físico-químicas do solo florestal se tornaram um filtro seletivo de espécies arbóreas e os fatores majoritários na hierarquia de decomposição, uma vez que a temperatura e umidade tiveram pouca variação no sistema. Na sequência, folhas de espécies arbóreas específicas do sistema serapilheira, que formaram uma estrutura mais fina, determinaram a diversidade de fungos saprotróficos positivamente relacionados a melhor qualidade destas folhas e do solo. Inversamente, onde a morfologia de serapilheira foi mais espessa e estruturada, houve um aumento na diversidade da macrofauna de transformadores de serapilheira, em detrimento das populações de minhocas, que preferiram folhas e solo de maior qualidade. As interações solo-planta-decompositores são indicadoras da velocidade de decomposição em sistemas serapilheira, com consequente formação de mosaicos de manchas de serapilheira com dinâmicas distintas de decomposição. Assim, locais onde funcionamento da serapilheira foi classificado como Mesomull ou Oligomull foram

caracterizados por manter solos com alto teor de carbono disponível e boa capacidade de troca catiônica. Sistemas de serapilheira do tipo Mull são sensíveis a variações na qualidade de solo e atividade de minhocas. Isso explicou a mudança para o sistema serapilheira do tipo Dysmull nas áreas com folhas grandes, caracterizado por baixa disponibilidade de nutrientes, conforme se confirmou nos solos destes locais, embora um funcionamento lento possa indicar um estado conservativo de matéria orgânica. A metodologia se mostrou favorável para prever mudanças em diferentes escalas que possam afetar a restauração de florestas.

Palavras-chave: qualidade do solo; serapilheira; decompositores; decomposição.

ABSTRACT

The dense ombrophilous forest, also known as tropical rain forest, is a formation that presents great complexity in the composition, distribution and density of species and occupies a good part of the Brazilian Amazon. In the region, the differences between plant communities and animals form a mosaic divided into eight areas or centers of endemism, separated by the main rivers, with their own biota and evolutionary relationships, three of which (Belém, Xingu and Tapajós) are entirely Brazilian. The Belém endemism center is the most threatened by deforestation and small-scale local investigations are essential to understand the effects of this disturbance on the functioning of the forest. The decomposition of litter is one of the key factors of this functioning and occurs in a hierarchical sequence of interaction processes mediated by climatic factors (temperature and humidity), physical properties of the soil, chemical limitations related to the sources of resources and biological regulation (micro and macroorganisms). In this research, it was discovered that sensitive changes in the structure of a primary forest threatened by urban growth, caused by the intensity of the natural succession dynamics, altered the humus system, since the organisms' competition for nutrients depleted the soil during the regeneration of areas affected by falling trees. Thus, the physical-chemical conditions of the forest soil became a selective filter of tree species and the major factors in the decomposition hierarchy, since temperature and humidity had little variation in the system. Then, leaves of specific tree species of the humus system, which formed a finer structure, determined the diversity of saprotrophic fungi positively related to the better quality of these leaves and the soil. Conversely, where the litter morphology was thicker and more structured, there was an increase in the diversity of litter transforming macrofauna, to the detriment of earthworm populations, which preferred higher quality leaves and soil. Soil-plant-decomposer interactions are indicators of decomposition speed in humus systems, with consequent formation of mosaics of litter spots with different decomposition dynamics. Thus, places where humus function was classified as Mesomull or Oligomull were characterized by soils with a high available carbon content and good cation exchange capacity. Mull type humus systems are sensitive to variations in soil quality and earthworm activity. This explained the change to the Dysmull humus system in areas with large leaves, characterized by low nutrient availability, as confirmed in the soils of these

places, although a slow functioning may indicate a conservative state of organic matter. The methodology proved to be favorable to predict changes at different scales that may affect the forest restoration.

Keywords: soil quality; litter; decomposers; decomposition.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1 - Distribuição regional da vegetação natural do Brasil.....30

Figura 2 - Localização dos centros de endemismo no território brasileiro de acordo com o tipo de uso do solo: SR: Sem restrição; TI: Terra indígena; UC-US: Unidade de Conservação de Uso Sustentável; UC-PI: Unidade de Conservação de Proteção Integral.....31

Figura 3 - Delimitação da parcela permanente (2 ha) na reserva Mocambo, localizada na cidade de Belém-Pará, destacando a subdivisão em 80 subparcelas (10 x 25 m) e a geolocalização somente dos maiores indivíduos das espécies *Vochysia guianensis*, *Eschweilera coriácea* e *Pourouma mollis*.....33

CAPÍTULO 1

Figura 1 - Distribuição das espécies nos eixos 1 (80,9% de variância explicada) e 2 (16,6%) de uma ACP, com base nos parâmetros fitossociológicos de frequência relativa (Fr), densidade relativa (Dens), dominância relativa (Dom) e índice de valor de importância (IVI) maior que 1% das espécies arbóreas para os anos de 1956 e 2016. Em verde, o nome das espécies no ano de 1956 e em preto, de 2016, as setas em azul indicam as variáveis fitossociológicas. Voc1 e Voc2: *Vochysia guianensis*; Gou1: *Goupia glabra*; Par: *Parkia pendula*; Ana: *Anacardium giganteum*; Pout: *Pouteria caimito*; Ost1 e Ost2: *Osteophloeum platyspermum*; Pse1 e Pse2: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Van.c: *Vantanea cupularis*; Vou1

e Vou2: *Vouacapoua americana*; Iry.j: *Iryanthera juruensis*; Sym: *Symphonia globulifera*; Echw1 e Echw2: *Eschweilera coriacea*; Ech.k: *Eschweilera krukovii*; Mic1 e Mic2: *Micropholis acutangula*; Pro.c: *Protium carnosum*; Heli1: *Helicostylis pedunculata*; POU: *Pourouma mollis*; Pro.sp: *Protium* sp; Pro.n: *Protium nodulosum*; Pro1 e Pro2: *Protium trifoliolatum*; Den: *Dendrobangia boliviana*; Tov: *Tovomita choysiana*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Iry1 e Iry2: *Iryanthera paraensis*; Theo1 e Theo2: *Theobroma subincanum*; Lec2: *Lecythis idatimon*; Tov.s: *Tovomita stigmata*; Cou: *Couepia guianensis* subsp. *divaricata*; Pro.p: *Protium puncticulatum*.....48

Figura 2 - Formas de crescimento na floresta de acordo com a demanda por radiação solar do grupo ecológico (A) e formas de dispersão natural (B) analisada para as espécies com índice de valor de importância maior que 1% para os anos de 1956 e 2016. A – Grupos ecológicos: *Pioneira*: sobrevive e reproduz em clareira, desaparecendo após o fechamento do dossel; *Tolerantes a sombra*: cresce na sombra e se favorece de picos de oferta de luz até atingir o dossel; *Resistentes à sombra*: completam o ciclo de vida na sombra. B – Dispersão natural: *Barocórica* – dispersão pelo vento; *Zoocórica*: Dispersão por animais; *Autocórica*: Dispersão por gravidade; *Mista*: Autocórica/Zoocórica e Autocórica/Hidrocórica.....50

Figura 3 - Frequência de espécies (IVI > 1%) de acordo com o tamanho das folhas (Área foliar) para os anos de 1956 e 2016, segundo classificação de Raunkiaer (1934) nas categorias mesophyll (20,25 cm² – 182,25 cm²) e macrophyll (182,25 cm² – 1640,25 cm²).....51

Figura 4 - Distribuição das espécies arbóreas de maior ocorrência na floresta em 2016, no espaço definido pelos eixos 1 (11,6% de variância observada) e 2 (9,9%) de

uma ACP. À esquerda, um gráfico em círculo destacando em amarelo as principais espécies ocorrentes na parcela e à direita distribuição dos pontos de amostragem entre 4 grupos separados pela análise de clusters (17% de variância explicada pela classificação, $p < 0,001$). FP: Floresta Perturbada: - azul; FMP: Floresta com média perturbação: FMP - vermelho; Floresta com baixa perturbação: FBP - laranja; Floresta conservada: FC - verde. Espécies: Tov: *Tovomita choysiana*; Voc: *Vochysia guianensis*; Pcaim: *Pouteria caimito*; Mic: *Micropholis acutangula*; Iry: *Iryanthera paraensis*; Cou: *Couepia guianensis* subs. *divaricata*; Theo: *Theobroma subincanum*; Echw: *Eschweilera coriacea*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Pse: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Pro: *Protium trifoliolatum*; RT: Riqueza; Lec: *Lecythis idatimon*; Den: *Dendrobangia boliviana*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera* sobrepondo Pou: *Pourouma mollis*. RT: Riqueza.....53

Figura 5 - Análise de co-inércia entre a composição de espécies (massa de folhas à direita) e a estrutura do sistema serapilheira (à esquerda), distribuídas nos eixos 1 (54,3% da variância explicada) e 2 (23,5%) ($RV=0,45$; $p < 0,001$). Serapilheira: MOA: Miscelânea aderida às raízes $< 2\text{mm}$; Galhos OF: Massa de galhos no horizonte OF; Galhos OL: Massa de galhos no horizonte OL; P.rep.OF: Massa das partes reprodutivas do horizonte OF; Misc: Miscelânea; Raiz_2mm: Massa de raiz $< 2\text{mm}$; OF: Altura do horizonte OF; Raiz: Raízes $> 2\text{mm}$; P.rep.OL: Massa de partes reprodutivas do horizonte OL; OL: Altura do horizonte OL; Agreg.raiz: Massa de agregados biogênicos no tecido de raízes no horizonte OF sobrepondo Folhas.OF: Massa de folhas fragmentadas no horizonte OF. Plantas: Pou: *Pourouma mollis*; Mic: *Micropholis acutangula*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Theo: *Theobroma subincanum*; Pro: *Protium trifoliolatum*; Van: *Vantanea guianensis*; Mab: *Mabea* sp.; Voc: *Vochysia guianensis*; Arr: *Arrabidaea* sp.; Hei: *Heisteria densifrons*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera*; Lic: *Licania* sp.; Lec: *Lecythis idatimon*; Para: *Parahancornia fasciculata*; Eschw: *Eschweilera coriacea*; Oco: *Ocotea* sp.; Pse.1: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Cec: *Cecropia sciadophylla*. Massa das

folhas (g/m ²) descrita na tabela S1, material	
suplementar.....	59

CAPITULO 2

Figura 1 - Heterogeneidade espacial dos 40 pontos amostrais (A-D), localizados nos quatro grupos florísticos da Reserva Mocambo. A - PCoA dos grupos florísticos para a composição das espécies de folhas que compõem a serapilheira do horizonte OL; B - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base na altura da camada de serapilheira e a biomassa seca de folhas; C - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base nas propriedades físicas do solo (areia, argila e silte); D - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base em características químicas do solo (cálcio, nitrogênio, alumínio, sódio, matéria orgânica e magnésio). Cada figura geométrica representa um grupo: quadrado azul (Floresta Perturbada); losango vermelho (Floresta de média Perturbação); triângulo amarelo (Floresta de Baixa Perturbação) e círculo verde (Floresta Conservada). $p < 0,001$86

Figura 2 - Distribuição dos táxons ao longo dos 40 pontos amostrais (**A - B**), localizados nos agrupamentos florestais da Reserva Mocambo, Belém, PA. **A** - Total de 208 espécies de fungos da serapilheira, filo Ascomycota, representado pelas classes (Sordariomycetes = 100 (48.07%), Dothideomycetes = 25 (12.01%), Leotiomycetes = 21 (10.09%), Orbiliomycetes = 9 (0.04%), Eurotiomycetes = 3 (0.01%) e mais 50 espécies de Ascomycota *Incertae sedis*; **B** - Riqueza de espécies de fungos para os grupos: Floresta Perturbada (FP - azul) = 64 ± 17.97 , Floresta de média perturbação (FMP – vermelho) = 69 ± 17.68 , Floresta de baixa perturbação (FBP – laranja) = 91 ± 25.41 e Floresta conservada (FC – verde) = 126 ± 22.2188

Figura 3 - Hierarquia espacial da diversidade de espécies de fungos em quatro escalas ($\beta 1$ – $\beta 4$) localizados nos grupos florísticos Floresta Perturbada (FP – quadrado

azul); Floresta de média perturbação (FMP – losango vermelho); Floresta de baixa perturbação (FBP – triângulo laranja) e Floresta conservada (FC – círculo verde). **A** - Contribuição de cada escala espacial para a diversidade gama (γ); **B** - Dissimilaridade da composição da comunidade de fungos entre os grupos florísticos, apontando o turnover como o processo que mais contribuiu para a escala β_4 , bem como para todas as escalas de β_3 ($> 80\%$); **C** - PCoA demonstrando a dissimilaridade na composição de espécies de fungos entre os grupos florísticos (PERMANOVA $F_{1, 39} = 1.55$; $P < 0.01$).90

Figura 4 - Correlação entre a diversidade de comunidades de fungos saprotróficos e da diversidade de folhas identificadas no horizonte OL do sistema serapilheira, nos grupos florísticos: Floresta Perturbada (FP), Floresta de média perturbação (FMP), Floresta de baixa perturbação (FBP) e Floresta conservada (FC).....91

Figura 5 - Modelo linear dos efeitos das variáveis ambientais sobre a riqueza de espécies de fungos na escala β_3 dos 40 pontos amostrais, localizados nos grupos florísticos da Reserva Mocambo, Belém, PA. Gráfico à esquerda – Influência de preditores na riqueza de fungos: pH, Altura HO: altura total dos horizontes orgânicos (OL/OF) do sistema serapilheira; massa F: massa foliar, massa G: massa de galhos; PCoA E1-P: primeiro eixo da ordenação de uma PCoA para a composição das folhas que formam a serapilheira (responsável por 32,66% da variação entre agrupamentos); ACP: E1-Squi: primeiro eixo da ordenação de uma ACP com propriedades químicas do solo (representando 34,94% da variação); ACP: E1-Sfis: primeiro eixo da ordenação de uma ACP com propriedades físicas do solo (representando 52,61% da variação); Gráfico à direita – Porcentagem de contribuição dos preditores (pH e altura total da camada de serapilheira) que influenciaram significativamente a riqueza de fungos (70%, $p < 0,01$).92

Figura 6 - Comportamento das variáveis preditoras (pH e altura dos horizontes orgânicos) que influenciaram significativamente a riqueza de fungos nos horizontes orgânicos do sistema serapilheira ao longo de 40 pontos amostrais. O efeito positivo foi observado com o pH, enquanto a altura da camada de serapilheira teve efeito negativo.93

CAPITULO 3

Figura 1 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (35,2%) e 2 (18,4%) de uma ACP com base nas variáveis físico-químicas do solo e dos pontos de amostragem dos quatro grupos florísticos. Variância explicada: 48%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul); À esquerda, distribuição das variáveis: Areia.G: Areia grossa; Areia.F: Areia fina; Al: Alumínio; Ca: Cálcio; K: Potássio; Na: Sódio; Mg: Magnésio; P: Fósforo; N: Nitrogênio; C.N: Razão Carbono-Nitrogênio; MO: Matéria orgânica; Ph: potencial hidrogeniônico; Acid: Acidez potencial; V: Saturação por bases (%); S: Soma de bases; CTC: Capacidade de troca de cátions.....120

Figura 2 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (14,9%) e 2 (12,9%) de uma ACP com base na composição de folhas do horizonte OL: Variância explicada: 26%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Pou: *Pourouma mollis*; Mic: *Micropholis acutangula*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Theo: *Theobroma subincanum*; Pro: *Protium trifoliolatum*; Van: *Vantanea guianensis*; Mab: *Mabea* sp.; Voc: *Vochysia guianensis*; Arr: *Arrabidaea* sp.; Hei: *Heisteria densifrons*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera*; Lic:

Licania sp.; Lec: *Lecythis idatimon*; Para: *Parahancornia fasciculata*; Eschw: *Eschweilera coriacea*; Oco: *Ocotea* sp.; Pse.1: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Cec: *Cecropia sciadophyla*. Massa das folhas (g/m²) descrita na tabela S1, material suplementar – capítulo I.122

Figura 3 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1(33,8%) e 2 (20,9%) de uma ACP com base na estrutura da serapilheira. Variância explicada: 24%; p<0,001; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: OL: Altura do horizonte OL (cm/m²); Agreg.raiz: Agregados biogênicos aderido ao tecido das raízes (g/m²); Raiz > 2mm (g/m²); OF: Altura do horizonte OF (cm/m²); Raiz_2mm: Raiz de absorção < 2mm (g/m²); P.rep.OL: Partes reprodutivas do horizonte OL (g/m²); Misc: Miscelânea (g/m²); MOA: Miscelânea aderida ao tecido das raízes (g/m²); P.rep.OF: Partes reprodutivas do horizonte OF (g/m²); Galhos OF: Massa seca de galhos no horizonte OF (g/m²).....123

Figura 4 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (30,03%) e 2 (20,8%) de uma ACP com base na formação de macroagregados biogênicos no solo. Variância explicada: 16%; p<0,01; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Grande.B: Macroagregado biogênico de tamanho grande; Grande.R: Macroagregado de raiz de tamanho grande; Medio.B: Macroagregado biogênico de tamanho médio; Medio.R: Macroagregado de raiz de tamanho médio; Pequeno.B: Macroagregado biogênico de tamanho pequeno; Pequeno.R: Macroagregado de raiz de tamanho pequeno.124

Figura 5 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (27,3%) e 2 (11,8%) de uma ACP com base na composição da macrofauna. Variância explicada: 16%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Oli: Oligochaeta; Ter: Térmitas (Isoptera); Den: Densidade (ind/m²); Chi: Chilopoda; Bla: Blattodea; Gas: Gastropoda; For: Formicidae; Col: Coleoptera; Iso: Isopoda; Riq: Riqueza; Diplu: Diplura; Enc: Enchytraeidae; Opi: Opiliones; Ric: Ricinulei; Diplo: Diplopoda. (Na figura, massa de folhas fragmentadas no horizonte OF (Folhas OF) e de galhos no horizonte OL estão sobrepostas no mesmo espaço de Agreg.raiz e Galhos OF, respectivamente).126

Figura 6 - Interação solo-macrofauna-plantas como indicadores da velocidade de decomposição da serapilheira entre os pontos de amostragem nos quatro grupos florísticos, distribuídos nos: eixo 1 (38,4%) e eixo 2 (25,9%) de uma ACP; Variância explicada: 46%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis representadas pelos indicadores de velocidade de decomposição. Indicador. V.D.: Indicador de velocidade de decomposição.....129

Figura 7 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos, de acordo com o intervalo de indicação de velocidade de decomposição (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam serapilheira espessa, com horizontes muito estruturados. Valores próximos de 1, indicam horizontes relativamente mais finos, com rápida decomposição da serapilheira. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja);

FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).....130

Figura 8 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos, de acordo com o intervalo de indicação de qualidade do solo (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam solos com baixo teor de nutrientes, pH < 4, baixa CTC, com folhas grandes e/ou de lenta decomposição. Valores próximos de 1, indicam solos com alto teor de carbono orgânico e fósforo disponível e alta capacidade de troca de cátions (CTC), como íons de magnésio e potássio. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).....131

Figura 9 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação de dominância de espécies de plantas pioneiras e de sucessão tardia (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com baixa massa de folhas, de tamanhos médios a pequenos. Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com maior quantidade de folhas grandes, mais pesadas e resistentes à decomposição. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).....132

Figura 10 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação de diversidade e abundância da macrofauna (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com baixa diversidade de táxons e abundância de engenheiros de solo. Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com alta diversidade e

abundância de táxons de predadores, transformadores de serapilheira e baixa abundância de engenheiros do solo, exceto formigas. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).....133

Figura 11 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação da morfologia de agregados (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com macroagregados de tamanho pequeno ou sem agregação (granulometria do solo < 2mm). Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com macroagregação de tamanhos médio a grande. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).....134

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO GERAL

Tabela 1 - Tamanho da área (km ²) no território brasileiro e porcentagem de desmatamento total e de áreas protegidas de 2005 a 2012 nos centros de endemismo da Amazônia brasileira. Porcentagem de desmatamento por tipo de uso do solo, para o ano de 2012. Dados compilados de Silva et al. (2005) e Braz et al. (2016).	31
--	----

CAPÍTULO 1

Tabela 1 - Comparação dos parâmetros gerais da vegetação da reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para os anos de 1956 e 2016. Da esquerda para direita, as primeiras quatro colunas indicam o número de indivíduos arbóreos (n. ind) existentes para um número específico de subparcelas (N. sub), delimitadas com tamanhos diferentes (T. sub) em cada ano amostrado. As colunas seguintes mostram a abundância de indivíduos entre as classes de diâmetro e o número (n. sp) e proporção (%) de espécies entre as classes de frequência, com base em 20 subparcelas medindo 10 m x 100 m).	46
---	----

Tabela 2 - Destaque para as espécies com maior frequência relativa nas classes de frequência D (61-80%) e E (81-100%) para os anos de 1956 e 2016. As duas espécies (nr) não foram catalogadas por Cain et al. (1956).	47
---	----

Tabela 3 - Descrição dos parâmetros fitossociológicos para as espécies arbóreas com IVI > 1% na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para os anos	
---	--

de 1956 e 2016. Fr: Frequência relativa, Dom: Dominância relativa; Dens: Densidade relativa; IVI: Índice de valor de importância.49

Tabela 4 - Número de espécies (N) e soma dos respectivos IVI, mensurados para os anos de 1956 e 2016 das principais famílias botânicas ocorrentes na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil.50

Tabela 5 - Massa (g/m²) dos componentes do sistema serapilheira e altura (cm) dos horizontes orgânicos, acessados nos transectos em cada grupo: Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC, na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil.....58

Tabela S1 - Número de indivíduos das espécies de maior ocorrência na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, nos anos 1956, 1992 (PIRES; SALOMÃO, 2000) e 2016 (inventário), de acordo com a demanda por radiação solar na sucessão, forma de dispersão da semente e distribuição dos indivíduos. Sucessão: PI – pioneira; TS – Tolerante de sombra; RS – resistente à sombra. Dispersão: A – Autocórica; H – Hidrocórica; V – vento (barocórica); Z – Zoocórica; F – Facultativa (Autocórica/Zoocórica). Distribuição: AG – Agregada; AL – Aleatória. *si: sem informação*.....72

Tabela S2 - Parâmetros fitossociológicos das espécies arbóreas distribuídas nos quatro grupos delimitados por meio da soma de DAP das árvores de maior ocorrência na parcela da reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para o ano de 2016. Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC. N: número de indivíduos; Dens: Densidade relativa; Dom: Dominância relativa; Fr: Frequência relativa; IVI: Índice de valor de importância.....73

Tabela S3 - Espécies com maior ocorrência na parcela (**negrito**), utilizadas para a ordenação de DAP. Entre os grupos consta a massa de folhas de todas as espécies acumuladas no horizonte OL da serapilheira (g/m^2). O tamanho das folhas (área foliar em cm^2) está distribuído entre as categorias raunkerianas.....74

CAPÍTULO 2

Tabela 1 - Variáveis físico-químicas de solo ($\text{média} \pm \text{desvio padrão}$) nos quatro grupos florísticos: Floresta perturbada (FP); Floresta de média perturbação (FMP); Floresta de baixa perturbação (FBP) e; Floresta conservada (FC). pH: Potencialhidrogeniônico.....85

Tabela S1 - Massa seca (g/m^2) das folhas identificadas no horizonte OL e altura média dos horizontes orgânicos OL e OF (cm), descritos em cada grupo florístico. Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC.....105

Tabela S2 - Fungos do Filo Ascomycota identificados nos substratos do sistema serapilheira na Reserva Mocambo, Belém-Pará. Os valores correspondem às ocorrências (presença e ausência) por tipo de substrato (Folha, Galho) pertencentes em um horizonte orgânico específico (OL, OF).....106

CAPÍTULO 3

Tabela 1 - Propriedades físico-químicas do solo entre os grupos florísticos: Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP. Média (μ) e Desvio padrão (sd).....120

Tabela 2 - Massa seca (kg/m³) de macroagregados biogênicos e de raiz na profundidade de 0-10 cm do solo, nas categorias de tamanho: ≥ 5 mm (Grande), ≥ 3 mm e < 5 mm (Médio), ≥ 2 mm e < 3 mm (Pequeno) e o Solo com granulometria < 2 mm, nos grupos florísticos: Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP. Média acima e desvio padrão abaixo em *itálico*.....124

Tabela 3 - Grupos taxonômicos da macrofauna (ind/m²) distribuída entre os grupos florísticos: FC – Floresta conservada; FBP – Floresta com baixa perturbação; FMP – Floresta com média perturbação; FP – Floresta perturbada. Média (μ) e Desvio padrão (sd).....126

Tabela 4 - Coeficientes de correlação de matriz entre as tabelas de análise de componentes principais (ACP) de cada conjunto de variáveis nos pontos de amostragem e o resultado do teste de significância da análise de Co- inércia: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$128

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

IBGE: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

PPB: Produção Primária Bruta.

PPL: Produção Primária Líquida.

DAP: Diâmetro à Altura do Peito.

FC: Floresta Conservada.

FBP: Floresta de Baixa Perturbação.

FMP: Floresta de Média Perturbação.

FP: Floresta Perturbada.

OL: Organic Litter – Horizonte Orgânico de folhas recém caídas ou caídas à menos de um ano.

OF: Fragmented Litter – Horizonte Orgânico de folhas fragmentadas, com fortes sinais de ataque por fungos e fauna.

MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi.

IAN: Sigla Internacional para o herbário João Murça Pires – EMBRAPA.

EMBRAPA: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.

ACP: Análise de Componentes Principais.

PCoA: Análise de Coordenadas Principais.

Fr: Frequência Relativa.

Dens: Densidade Relativa.

Dom: Dominância Relativa.

IVI: Índice de Valor de Importância.

MOA: Miscelânea Aderida às Raízes.

APEG: Área de Pesquisa Ecológica do Guamá.

ISO: International Organization for Standardization

TSBF: Tropical Soil Biology and Fertility.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	29
1.1 Floresta ombrófila densa.....	29
1.2 Áreas de endemismo na Amazônia brasileira.....	30
1.3 Produtividade nos ecossistemas florestais.....	32
1.4 Problemas da pesquisa.....	34
1.5 Objetivo geral.....	35
1.6 Hipóteses.....	35
1.7 Estrutura da tese.....	35
CAPITULO 1 ESTUDOS FITOSSOCIOLÓGICOS DA VEGETAÇÃO PODEM RESGATAR A HISTÓRIA, MAS NÃO O ESTADO DE FUNCIONAMENTO DE FLORESTAS TROPICAIS.....	37
1.1 Introdução.....	39
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	41
2.1 Área de estudo.....	41
2.2 Breve histórico das pesquisas botânicas na reserva Mocambo.....	42
2.3 Caracterização das transformações na vegetação.....	42
2.4 Análise de dados.....	44
2.4.1 Transformações na vegetação.....	44
2.4.2 O sistema serapilheira.....	44
3 RESULTADOS.....	45
3.1 Transformações na estrutura da vegetação: 1956 – 2016.....	45
3.2 Transformações na comunidade de árvores.....	51

3.3 Transformações na serapilheira entre os grupos.	54
4 DISCUSSÃO.	60
4.1 Transformações na estrutura da vegetação.	60
4.2 Transformações na comunidade vegetal.	62
4.3 Mudanças no sistema serapilheira dos grupos.	64
5 CONCLUSÃO.	66
 CAPITULO 2 COMO A SERAPILHEIRA PODE DETERMINAR A DIVERSIDADE FÚNGICA EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA?.....	
	75
2.1 Introdução.	77
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	79
4 RESULTADOS.	85
5 DISCUSSÃO.....	93
6 CONCLUSÃO.....	97
 CAPITULO 3 ANÁLISE ESPACIAL DA INTERAÇÃO PLANTA-MACROFAUNA-SOLO NA FORMAÇÃO DE SISTEMAS SERAPILHEIRA EM REMANESCENTES FLORESTAIS NA AMAZÔNIA.....	
	113
3.1 Introdução.	115
4 MATERIAL E MÉTODOS.	117
4.1 Morfologia do solo e classificação dos invertebrados nos compartimentos.....	117
4.2 Análise de dados.	118
5 RESULTADOS.	119
5.1 Condições do solo e grupos florísticos.	119

5.2 Composição florística da camada OL da serapilheira.	121
5.3 Morfologia da serapilheira.	122
5.4 Morfologia do solo.	123
5.5 Comunidades de macrofauna.	125
5.6 Interações entre as comunidades de plantas, caracteres do solo, macroagregação biogênica e comunidades de macrofauna.....	127
6 DISCUSSÃO.	135
6.1 O solo como agente regulador da decomposição.	135
6.2 Influência das plantas na formação do sistema serapilheira.....	136
6.3 Influência da macrofauna sobre o sistema serapilheira.	137
6.4 Indicadores da velocidade de decomposição da serapilheira.	139
7 CONCLUSÃO.	142
CAPÍTULO 4 DISCUSSÃO GERAL.....	148
4.1 Resultados Chave.....	148
4.1.1 Prioridades para pesquisas futuras.....	149
4.1.2 Considerações finais.....	150
REFERÊNCIAS.....	151

1 INTRODUÇÃO GERAL

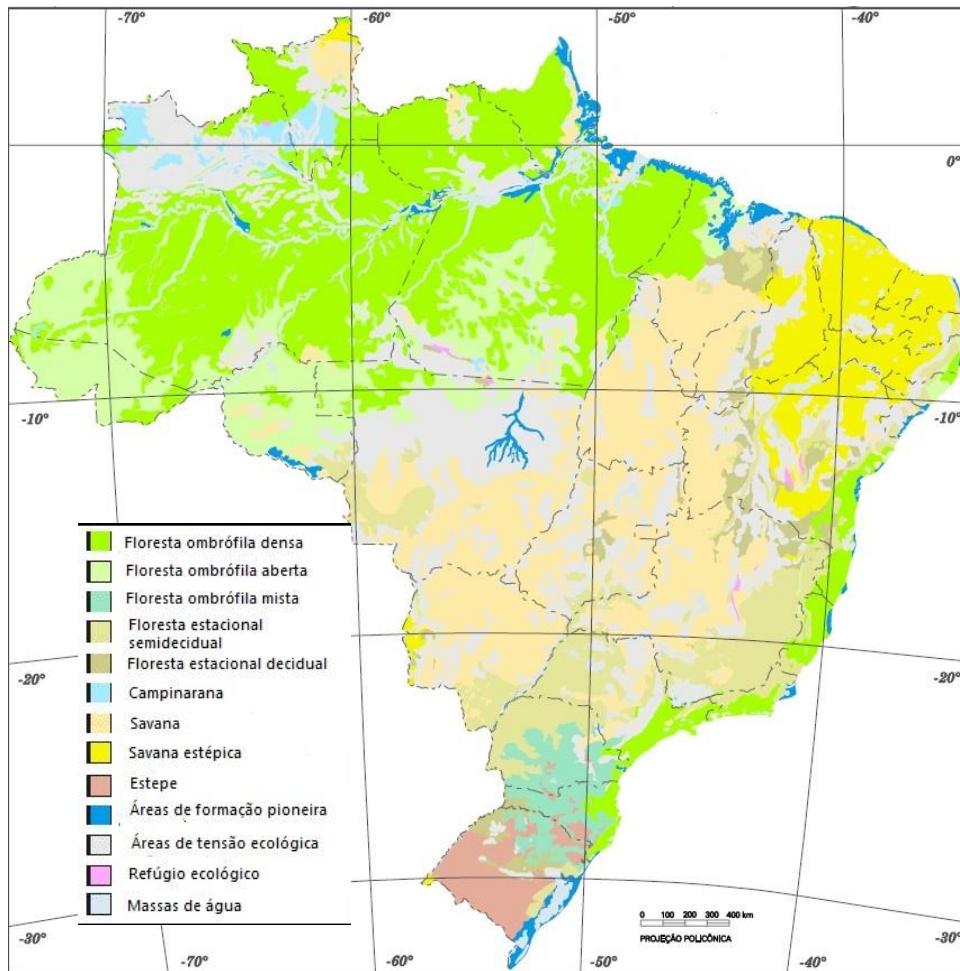
1.1 Floresta ombrófila densa

Formação vegetal brasileira, também conhecida como floresta pluvial tropical, é caracterizada por fanerófitos, pelas formas de vida macro e mesofanerófitos, além de lianas lenhosas e epífitos em abundância que a diferenciam das outras classes de formações (IBGE, 2012). Ocorre em climas tropicais de temperatura elevada (22° a 25°C) e de alta precipitação durante o ano, sem período biologicamente seco (máximo de 2 meses secos), em solos com características distróficas e raramente eutróficos, de baixa fertilidade natural (IBGE, 2012).

O termo floresta de terra firme é comumente relacionado a este tipo de formação florestal, que apresenta grande complexidade na composição, distribuição e densidade de espécies (GAMA et al., 2005) e se estabelecem em faixas altimétricas variáveis, desde os terraços aluviais dos flúvios das formações aluviais, até elevações acima de 1000 m, nas formações sub-montana (IBGE, 2012). Ocupa parte do espaço amazônico e estende-se pela costa atlântica, desde o sul da cidade de Natal, no estado do Rio Grande do Norte até a cidade de Osório, no estado do Rio Grande do Sul (Figura 1).

A floresta é dotada de grandes árvores, com gêneros arbóreos característicos nos terraços aluviais e nos tabuleiros terciários e de porte médio nas encostas marítimas. Na Amazônia são frequentes os gêneros *Hevea*, *Bertholetia* e *Dinizia*. Da encosta atlântica até o Rio Doce, são *Parkia*, *Manilkara* e *Attalea*, e do Rio Doce até a cidade de Osório, são *Euterpe*, *Ocotea* e *Talauma*.

Figura 1 - Distribuição regional da vegetação natural do Brasil



Fonte: (IBGE, 2004)

1.2 Áreas de endemismo na Amazônia brasileira

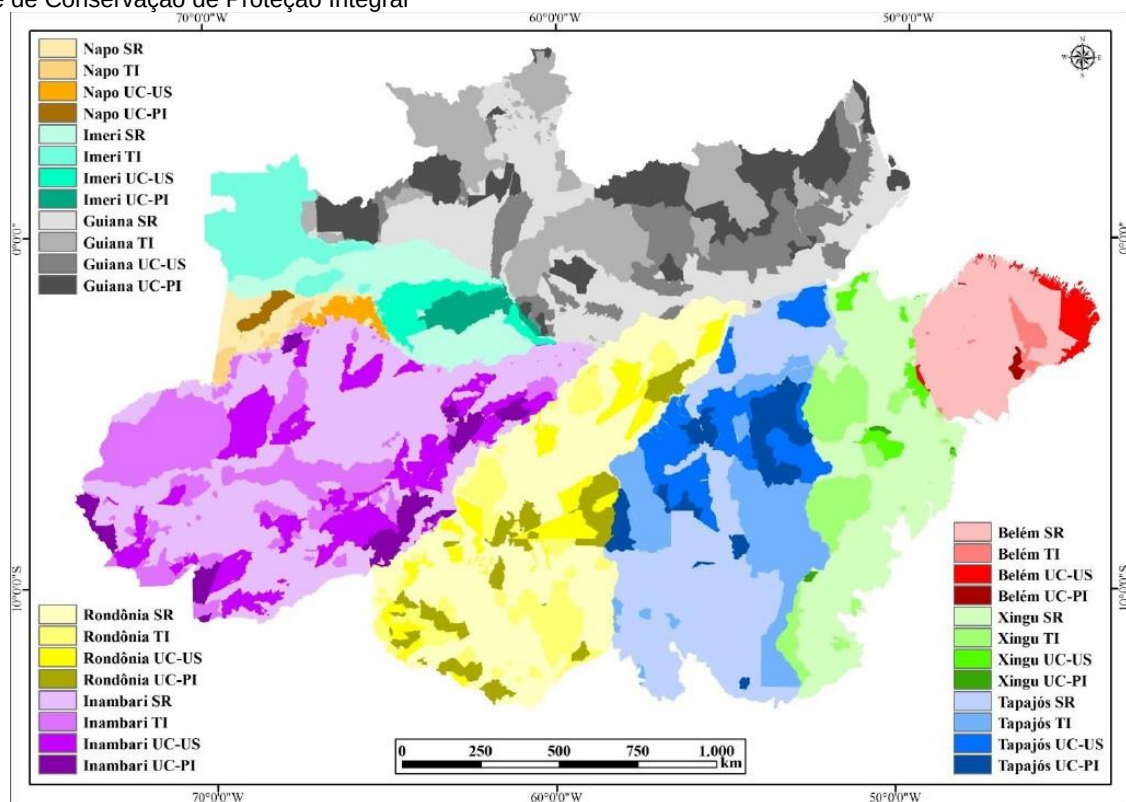
O território amazônico abrange mais de 6 milhões de km² em nove países da América do Sul (SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005). As diferenças entre comunidades de plantas e animais fazem da região um mosaico com distintas áreas de endemismo, separadas pelos principais rios, com biota e relações evolutivas próprias (SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005). Estas áreas foram classificadas com base nas informações de vertebrados terrestres, sendo consideradas as menores unidades geográficas para análise de biogeografia histórica e de formulação de hipóteses sobre os processos responsáveis pela formação da biota regional (CRACRAFT, 1985). A maior parte da Amazônia está localizada no Brasil e por este motivo, as oito áreas de endemismo (ou centros de endemismos (ALMEIDA; VIEIRA, 2010) são representadas

no país, sendo três delas (Belém, Xingu e Tapajós) totalmente brasileiras (SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005). As áreas possuem diferentes tamanhos territoriais e proporção de proteção legal (BRAZ et al., 2016; SILVA; RYLANDS; FONSECA, 2005), tornando-as vulneráveis ao desmatamento (BRAZ et al., 2016)(Tabela 1-Figura 2).

Tabela 1 - Tamanho da área (Km²) no território brasileiro e porcentagem de desmatamento total e de áreas protegidas de 2005 a 2012 nos centros de endemismo da Amazônia brasileira. Porcentagem de desmatamento por tipo de uso do solo, para o ano de 2012. Dados compilados de Silva et al., (2005) e Braz et al., (2016).

Centro de Endemismo	Território km ²	Desmatamento (%)		Áreas protegidas (%)		Desmatamento (%) - 2012	
		2005	2012	2005	2012	Áreas Protegidas	Sem Restrição
Belém	199.211	67,5	62,2	17,6	18,8	12,79	87,21
Xingu	392.468	26,8	39,51	27,1	28,84	3,27	96,73
Tapajós	648.862	9,32	19,39	28,3	51,72	8,53	91,47
Rondônia	649.111	12,56	18,22	26,9	40,97	3,55	96,45
Napo	70.626	2,0	0,7	45,3	47,99	49,65	50,35
Imeri	300.501	2,7	1,2	62,5	59,43	56,21	43,79
Guiana	863.870	4,1	3,6	45,5	67,18	9,54	90,46
Inambari	895.511	5,1	4,4	28,7	47,6	8,84	91,16

Figura 2 - Localização dos centros de endemismo no território brasileiro de acordo com o tipo de uso do solo: SR: Sem restrição; TI: Terra indígena; UC-US: Unidade de Conservação de Uso Sustentável; UC-PI: Unidade de Conservação de Proteção Integral



Fonte: Braz et al., 2016

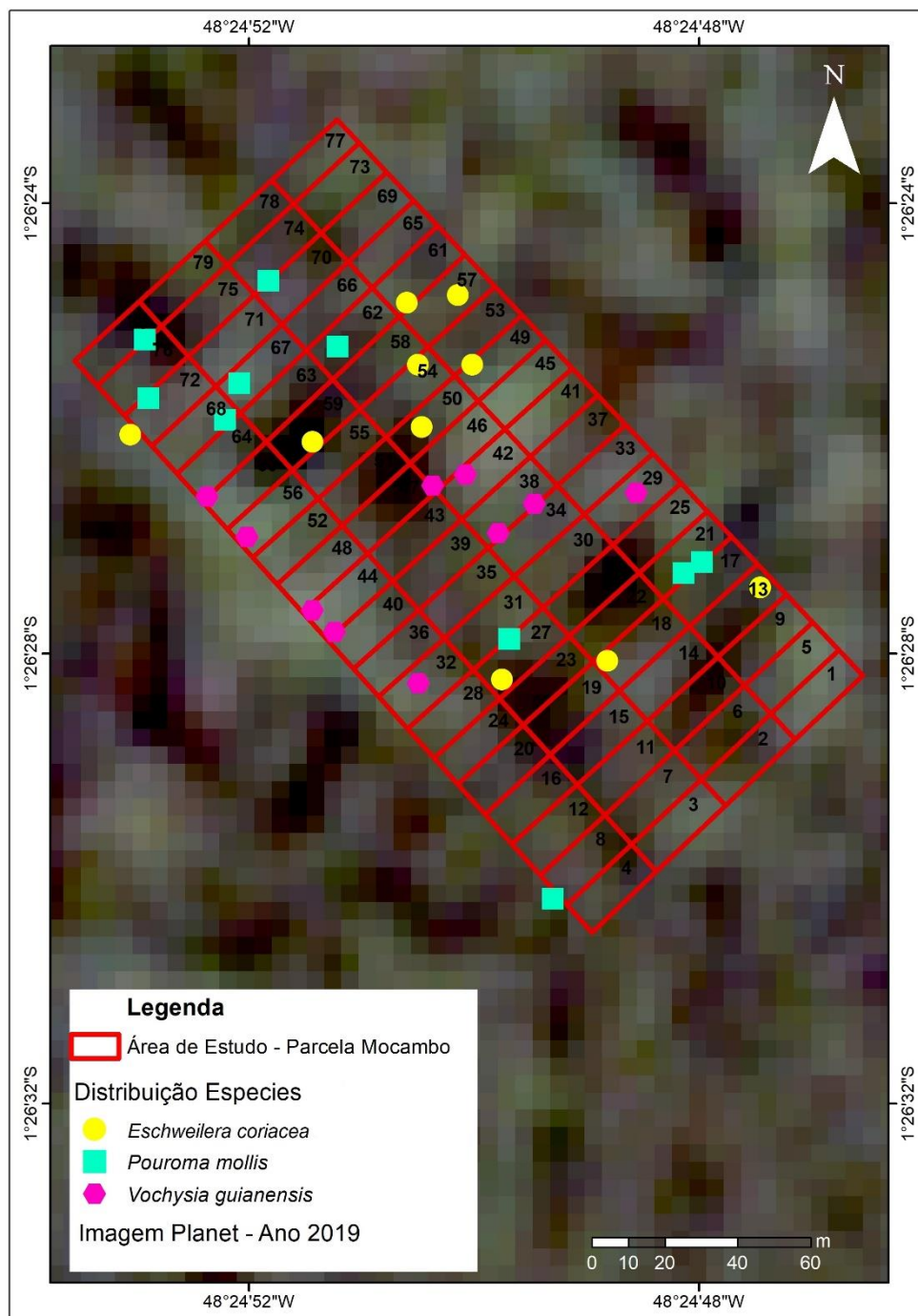
Os centros de endemismo Guiana, Tapajós, Xingu e Belém ocupam grande parte do território do estado do Pará e o aumento do desmatamento no estado ameaça estes centros, levando a perdas de habitat, degradação e fragmentação das florestas (ALMEIDA; VIEIRA, 2010). No centro de endemismo Belém, onde se observou a maior taxa de desmatamento e o menor número de áreas legalmente protegidas, Almeida e Vieira (2010) identificaram apenas 24% de cobertura por floresta primária remanescente, com 18,6% de florestas secundárias, 4,7% de formações costeiras, de savanas e palmeiras e os demais 52,7% de uso agrícola e outros usos.

Compondo estes 24% de remanescentes florestais, encontra-se a reserva Mocambo, na cidade de Belém-Pará, local de estudo da presente pesquisa. A reserva ocupa 5,7 ha, com formação de floresta ombrófila densa, não inundada, na qual predominam as espécies *Vochysia guianensis* e *Eschweilera coriacea* com maior valor de importância. O aumento do desmatamento nas reservas do entorno e a expansão da região metropolitana foram proporcionais a intensificação de morte e queda de árvores na reserva. Estas clareiras favoreceram a ocupação por espécies pioneiras, como *Pourouma mollis*, que se tornou uma das espécies mais importantes (Figura 3). Em 1956, foi instalada uma parcela permanente de 2 ha para estudo florístico e dinâmico das espécies arbóreas, transformando a reserva em um importante centro de conhecimento da diversidade amazônica (GOMES et al., 2007)

1.3 Produtividade nos ecossistemas florestais

A produção vegetal depende das interações entre os componentes fotossintéticos e geológicos, que operam sincronicamente para manter a produtividade nos ecossistemas (ZANELLA et al., 2018a), em outras palavras, o aproveitamento da energia luminosa pelas plantas é possibilitado pela oferta eficiente de água e elementos minerais essenciais para a realização da fotossíntese (CHAPIN et al., 1987). Desta forma, florestas ombrófilas que se desenvolvem em climas de elevada precipitação e com eficiente radiação solar ao longo do ano, dispõem de alta produtividade e assim, podem sustentar uma grande diversidade de espécies, com diferentes formas de vida (BEER et al., 2010).

Figura 3 - Delimitação da parcela permanente (2 ha) na reserva Mocambo, localizada na cidade de Belém-Pará, destacando a subdivisão em 80 subparcelas (10 x 25 m) e a geolocalização somente dos maiores indivíduos das espécies *Vochysia guianensis*, *Eschweilera coriacea* e *Pourouma mollis*.



O produto da fotossíntese é conhecido como produção primária bruta (PPB), que será parcialmente consumida pela própria planta (Respiração) e o carbono restante, não utilizado, que faz parte da produção primária líquida (PPL), será ofertado na forma

de folhas, exsudatos de raízes, frutos e serapilheira para a sustentação de várias teias de consumidores, além dos organismos simbióticos como as micorrizas e bactérias fixadoras de N. Em seguida, este material será consumido parcialmente por estes organismos (respiração) e o restante não utilizado (excrementos, tecidos mortos de animais), que junto ao material vegetal morto não consumido, irá compor as camadas organo-minerais do solo, sustentando a teia de invertebrados e microrganismos, que irão sintetizar parcialmente esta matéria orgânica (respiração), disponibilizando novamente nutrientes para a plantas. Esta sequência de eventos é observada em florestas não perturbadas, tanto as Amazônicas (tropicais) (NOBRE; NOBRE, 2002), quanto às temperadas (ZANELLA et al., 2018a).

1.4 Problemas da pesquisa

Um dos fatores chave do funcionamento das florestas é a decomposição da serapilheira que ocorre em uma sequência hierárquica de processo (LAVELLE et al., 1993a). Em escalas distintas de tempo, fatores como o clima (temperatura e umidade), propriedades físicas do solo, limitações químicas relacionadas às fontes de recursos e a regulação biológica (micro e macroorganismos) interagem e a posição hierárquica de um nível de controle superior indica a probabilidade de exercer um efeito sobre o nível logo abaixo. Quando as limitações correspondentes a um fator particular não são importantes ou não existem, podem alterar localmente ou regionalmente o processo de decomposição. Nascimento e Laurance, (2004) mediram o efeito do desmatamento em florestas localizadas há quilômetros de distância do distúrbio original, descobrindo que fatores bióticos e abióticos eram afetados pela perturbação. Isso significa que mudanças no funcionamento florestal podem acontecer antes mesmo que um evento drástico de perda de vegetação local seja aparente. Investigações sobre o processo dinâmico da decomposição a curto e longo prazos se fazem necessários, no momento em que milhões de hectares de vegetação nativa estão se perdendo pelo desmatamento em todo o mundo (FAO, 2020).

1.5 Objetivo geral

Testar como as propriedades edáficas, espécies arbóreas específicas, macro e microorganismos decompositores controlam a morfologia do sistema serapilheira em uma formação remanescente de floresta ombrófila densa na Amazônia. Para cada hipótese, são elaborados os seguintes objetivos específicos:

- Investigar se transformações locais na vegetação a longo prazo operaram mudanças sobre a formação e morfologia dos sistemas serapilheira.
- Testar como o padrão de distribuição das árvores na floresta e os fatores edáficos influenciam a composição e diversidade de fungos saprotróficos.
- Avaliar o acúmulo da serapilheira de acordo com indicadores de qualidade vegetal, de solo e da composição da macrofauna.

1.6 Hipóteses

Hipótese 1: A morfologia do sistema serapilheira é controlada pela composição da vegetação e varia de acordo com a qualidade das folhas depositadas sobre o solo florestal.

Hipótese 2: A morfologia e composição de folhas de espécies arbóreas, bem como a qualidade físico-química do solo, determinam a diversidade de fungos saprotróficos.

Hipótese 3: As diferentes morfologias de serapilheira observadas entre as espécies vegetais se decompõem em velocidades distintas; conseqüentemente são formados mosaicos de manchas de serapilheira com dinâmicas diferentes de decomposição.

1.7 Estrutura da tese

A tese está apresentada em formato de artigos para publicação, dividida em introdução geral: que inclui os tópicos temáticos que descrevem a área de pesquisa, (vegetação e importância ecológica) e os aspectos do funcionamento das florestas, que justificaram a investigação; Objetivos (Geral e específicos) e Hipóteses. Os três capítulos que se seguem, apresentam os resultados dos testes das hipóteses lançadas, como

descrito a seguir: **Primeiro capítulo:** Descreve o histórico de transformações na vegetação e os efeitos da composição de espécies na formação da serapilheira; **Segundo capítulo:** Trata do particionamento da diversidade de fungos saprotróficos em resposta à composição da vegetação, morfologia da serapilheira e propriedades físico-químicas do solo e; **Terceiro capítulo:** Descreve as interações solo-planta-macrofauna que controlam a velocidade de decomposição da serapilheira. O documento finaliza com um **Quarto capítulo**, que aborda uma discussão geral dos tópicos anteriores, recomendações e considerações finais.

CAPÍTULO 1 ESTUDOS FITOSSOCIOLÓGICOS DA VEGETAÇÃO PODEM RESGATAR A HISTÓRIA, MAS NÃO O ESTADO DE FUNCIONAMENTO DE FLORESTAS TROPICAIS

RESUMO

Remanescentes florestais são de grande valor para a compreensão atual do comportamento da diversidade vegetal amazônica e estão continuamente ameaçados pela atividade humana. A reserva Mocambo na cidade de Belém, Brasil, onde historicamente foram descritas muitas das espécies arbóreas na Amazônia, encontra-se vulnerável pelo crescimento urbano. Nos últimos vinte anos, pesquisas têm alertado sobre o estado de conservação da reserva. A revisão desta literatura, aliado a informações recentes de inventário florestal e de campo, permitiram a investigação de como estas pressões externas interferiram na estrutura e composição de espécies arbóreas em seis décadas e como este efeito pode transformar a dinâmica de decomposição no ecossistema. Descobriu-se que os padrões de valor de importância das espécies não variaram ao longo do tempo ($RV=0,07$, $p>0,05$), embora a intensidade de eventos de morte e queda de árvores tenham permitido a invasão e aumento de importância de espécies de árvores pioneiras. Houve mudança na ocupação por classes de diâmetro (DAP) ($\text{Chi-quadrado}=12,8$, $p < 0,05$), com redução de indivíduos na maioria das classes e sensível aumento nas classes D (90-109) e F (50-69). Mudanças na composição florística afetaram a frequência de categorias de tamanho de folhas, que passaram de maioria mesophyll e microphyll, para uma maioria mesophyll e macrophyll. Esta perturbação na floresta foi confirmada pela análise de componentes principais entre as variáveis de DAP das espécies de maior frequência relativa ($Fr > 1,45\%$), que separou claramente quatro grupos florísticos, validados pela análise de discriminantes (17% de variância explicada, $p < 0,001$). Estes grupos foram classificados de acordo com a densidade relativa da espécie *Pourouma mollis*, usada como indicadora de perturbação por aumento de clareiras. Densidades $< 5\%$ indicaram floresta conservada (FC); com até

10%: floresta de baixa perturbação (FBP) e; até 15% média perturbação (FMP). A alta perturbação foi indicada por densidade > 20% (FP). A análise de co-inércia entre as composições de folhas observadas no horizonte OL da serapilheira e a morfologia da serapilheira nos diferentes grupos florísticos, mostraram que a serapilheira é mais espessa e estruturada onde folhas macrophyll e mesophyll são predominantes, com inverso nos locais com menor quantidade ou ausência de macrophyll (RV=0,45, $p < 0,001$). O aumento na abundância de árvores com esta característica foliar poderá modificar o funcionamento de ecossistemas, uma vez que afeta a dinâmica de decomposição da floresta.

Palavras-chave: abertura de clareiras; estrutura florestal; área foliar total, serapilheira

ABSTRACT

Forest remnants are of great value for the current understanding of the behavior of Amazonian plant diversity and are continually threatened by human activity. The Mocambo reserve in the city of Belém, Brazil, where many of the tree species in the Amazon have historically been described, is vulnerable to urban growth. Over the past twenty years, research has warned of the conservation status of the reserve. The review of this literature, coupled with recent information from forest and field inventory, allowed the investigation of how these external pressures interfered in the structure and composition of tree species in six decades and how this effect can transform the dynamics of decomposition in the ecosystem. It was found that the patterns of importance value of the species did not vary over time (RV = 0.07, $p > 0.05$), although the intensity of death and tree fall events allowed the invasion and increase of importance of pioneer tree species. There was a change in occupation by diameter classes (DBH) (Chi-square = 12.8, $p < 0.05$), with a reduction of individuals in most classes and a significant increase in classes D (90-109) and F (50 -69). Changes in floristic composition affected the frequency of leaf size categories, which went from the majority mesophyll and microphyll, for a majority mesophyll and macrophyll. This disturbance in the forest was confirmed by the analysis of main components among the DBH variables of the species with the highest

relative frequency ($Fr > 1.45\%$), which clearly separated four floristic groups, validated by the analysis of discriminants (17% of explained variance, $p < 0.001$). These groups were classified according to the relative density of the species *Pourouma mollis*, used as an indicator of disturbance by increasing clearings. Densities $< 5\%$ indicated conserved forest (FC); with up to 10%: low disturbance forest (FBP) and; up to 15% average disturbance (FMP). The high disturbance was indicated by density $> 20\%$ (FP). The analysis of co-inertia between the leaf compositions observed in the OL horizon of the litter and its morphology in the different floristic groups showed that the litter is thicker and more structured where macrophyll and mesophyll leaves are predominant, with an inverse in places with less amount or absence of macrophyll ($RV = 0.45$, $p < 0.001$). The increase in the abundance of trees with this leaf characteristic may modify the functioning of ecosystems since it affects the dynamics of forest decomposition.

Keywords: opening clearings; forest structure; total leaf area; litter

1.1 Introdução

Florestas tropicais são reconhecidas por apresentar grande biodiversidade e alta produtividade primária, favorecidas pela radiação e precipitação nestes ecossistemas (BEER et al., 2010). A conversão destas florestas por grupos humanos e o uso da diversidade vegetal, culminaram em sua fragmentação, com modificações severas na dinâmica de processos ecossistêmicos, que dificultam ações de regeneração (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016; RODRIGUES, 2013). Como resultado, multiplicam-se o número de manchas florestais com árvores remanescentes e descendentes de matrizes primárias que mantêm o genoma e as relações inter e intraespecíficas na comunidade (HANSEN et al., 2020; SCHULDT et al., 2018), dos quais é possível extrair informações que permitam esclarecer a dinâmica de sucessão da vegetação, o histórico da intensidade de exploração ou degradação, e ainda a abundância de indivíduos por espécie e por árvore matriz (MEDINA, 1995). Estes fatores interferem na ciclagem de nutrientes, nas taxas de riqueza e nas interações ecológicas com balanços significativos

de perdas e ganhos que consequentemente afetarão a provisão de bens e serviços florestais (ALMEIDA et al., 2015).

Na dinâmica florestal, um dos processos chave na ciclagem de nutrientes é a decomposição da matéria morta presente nos horizontes orgânicos que compõem a serapilheira cuja transformação resulta na mineralização e no acúmulo de compostos húmicos, gradualmente incorporados ao solo mineral (LAVELLE; SPAIN, 2001). No chão da floresta, a heterogeneidade espacial da serapilheira, devido a fatores de pequena escala ou às características topográficas, cria diferentes condições ambientais para o recrutamento e sobrevivência de espécies arbóreas promovendo diversidade taxonômica e funcional nessas comunidades (SARKER et al., 2020). Estes padrões de organização são essenciais para manter a funcionalidade da biodiversidade de ecossistemas terrestres (PONGE, 2003).

Estudos de sucessão de longo prazo são importantes para a determinação do tempo de regeneração (MORENO-MATEOS et al., 2020). A estrutura da vegetação está diretamente ligada à melhoria das condições ambientais após perturbação, influenciando a colonização biótica e processos ecológicos, como a ciclagem de nutrientes, a interceptação de chuva e o controle de espécies invasoras (KORBOULEWSKY; 2015; LAVELLE; SPAIN, 2001; LIU et al., 2018; MENGE; LEVIN, 2017; SULLIVAN et al., 2019). Além da oferta de serviços ecossistêmicos, como a proteção de recursos hídricos, do solo e o sequestro de carbono da atmosfera (LIU et al., 2018).

Assim, remanescentes florestais são de grande valor para a compreensão atual do comportamento da diversidade vegetal amazônica e estão continuamente ameaçados pela atividade humana. A redução de suas áreas e a diminuição no número de espécies se acelera em decorrência da ocupação do território e de sua fragilidade frente às mudanças climáticas severas (GOMES et al., 2007).

Alguns dos mais importantes remanescentes florestais, onde historicamente foram descritas as primeiras espécies na Amazônia, como a reserva Mocambo, na cidade de Belém, Brasil, encontram-se vulneráveis. Mesmo que legalmente protegidas (BRASIL, 2000; IPEAN, 1966; PARÁ, 1993, 2008, 2017), estas áreas pouco receberam esforços concretos para a conservação de sua biodiversidade. Nos últimos vinte anos, diversas pesquisas têm alertado sobre a degradação desta reserva e a necessidade de planos de

manejo de restauração (ARAÚJO et al., 2019; GAMA et al., 2005; MESQUITA et al., 2005; PIRES; SALOMÃO, 2000). Entretanto, em escala regional, a reserva não é considerada área prioritária para um plano estratégico de conservação (DA CRUZ et al., 2020; MESQUITA et al., 2005). Por este motivo, o número de empreendimentos de grande impacto, como a instalação de linhas de transmissão elétrica, construção da malha viária e loteamento de ocupação urbana tem acelerado sobre as demais reservas que circundam a reserva do Mocambo (ARAÚJO et al., 2019; CARDOSO et al., 2009), aumentando o efeito de borda e intensificando os efeitos climáticos sobre a floresta.

Como estas pressões externas interferiram na estrutura e composição de espécies arbóreas deste antigo remanescente ao longo do tempo? Como este efeito pode comprometer o funcionamento do ecossistema? Esta pesquisa objetiva esclarecer o cenário evolutivo de transformações na floresta por meio do confronto entre a revisão da literatura fitossociológica e de dinâmica sucessional da reserva Mocambo com as observações atuais, compreendendo um período de seis décadas de pesquisas. As hipóteses testadas foram baseadas no conhecimento corrente sobre a regeneração natural de florestas tropicais em áreas perturbadas, considerando que: 1) O tempo decorrido entre a morte de grandes árvores e a sucessão foi suficiente para gerar mudanças no valor de importância entre as espécies; 2) As árvores que se estabeleceram nas áreas de constante perturbação dispunham de mecanismos adaptativos de sobrevivência, como a formação de folhas grandes, sistemas de defesa contra herbivoria, interação positiva com organismos decompositores; 3) A seleção de árvores com folhas grandes afetou o sistema serapilheira, que se tornou mais espesso devido ao acúmulo de material vegetal de decomposição lenta, com desaceleração na taxa de liberação de nutrientes no solo.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Mocambo, um fragmento de Floresta ombrófila densa de terra firme, com 5,7 ha, que integra a Área de Pesquisas Ecológicas do Guamá (APEG, 1°26'20"S, 48°25'18"W), com 506 ha de floresta ombrófila densa, também composta pelas reservas Aurá (Florestas de Várzea, com 400 ha) e Catu

(Floresta de Igapó, com 100 ha) (PIRES; SALOMÃO, 2005). A área está localizada na cidade de Belém, Pará, Brasil. A borda do fragmento é margeada pelo Rio Guamá ao sul, e ao norte e oeste pela região metropolitana da cidade. O clima da região é do tipo Af (tropical úmido, pela classificação de Köppen-Geiger) com precipitação média anual de 3000 mm, e média anual da temperatura do ar variando entre 23° C e 31° C (INMET, 2019). O solo desta área é do grupo Oxissolo ou Latossolo Amarelo, com textura areno-argilosa, o relevo é relativamente plano e o terreno é do quaternário superior (RODRIGUES et al., 2004).

2.2 Breve histórico das pesquisas botânicas na reserva Mocambo

Em 1956, uma parcela permanente de dois hectares foi instalada, com objetivo de melhorar o conhecimento sobre a flora amazônica e acompanhar a dinâmica de espécies arbóreas (CAIN et al., 1956; PIRES; SALOMÃO, 2000). Esta reserva apresentava grande concentração de espécies de estágio sucessional secundário tardio (AMARAL et al., 2012). A estrutura da floresta foi detalhadamente descrita por Cain et al., (1956), que a partir dos registros originais inventariados por Murça Pires, em 1955 e de autoria de sua equipe, em 1956, apresentaram os parâmetros fitossociológicos das espécies ocorrentes na época, bem como os traços foliares (tamanho, textura, nervura de folhas) de todas as árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm na parcela. Nesta fase dos estudos, a parcela permanente foi subdividida em 200 subparcelas que mediam 10m x 10m de tamanho. No período de 1956 a 1992, Pires e Salomão (2000) avaliaram a dinâmica da composição florística da reserva demonstrando as transformações ocorridas desde os primeiros registros, os táxons que ingressaram, os que saíram e retornaram à floresta e a perda líquida ao longo de 36 anos.

2.3 Caracterização das transformações na vegetação

Foram realizadas comparações entre os resultados apresentados por Cain et al., (1956), Pires e Salomão (2000) e os observados na floresta, com base no último inventário completo, feito em 2016, por Salomão (não publicado). Neste inventário, a subdivisão da parcela de 2 ha foi ajustada para o tamanho de 10m x 25m, totalizando 80 subparcelas. As etapas de exploração dos dados botânicos foram as seguintes:

2.3.1 Avaliação da estrutura e composição da vegetação

A estrutura da floresta foi determinada a partir dos valores absolutos e relativos de frequência (Fr), densidade (Dens), dominância (Dom) e importância (IVI) das espécies arbóreas (DAP $\geq$ 10 cm), bem como das famílias, presentes na parcela. O índice de valor de importância da espécie é definido em porcentagem de acordo com a equação $IV_i = (Fr_i + Dens_i + Dom_i)/3$ em que: (i) $Dens_i = (\text{número de indivíduos da espécie } i / \text{número total de indivíduos}) \times 100$; (ii) $Fr_i = (\text{número de parcelas em que ocorre a espécie } i / \text{soma das frequências absolutas de todas as espécies}) \times 100$; (iii) $Dom_i = (\text{área basal da espécie } i / \text{área basal total}) \times 100$.

2.3.2 Análise do traço área foliar

O tamanho das folhas (Área Foliar) das espécies arbóreas com mais de dez ocorrências na parcela foi tomado a partir do imageamento de material vegetativo coletado em campo e de imagens de exsicatas extraídas de herbários virtuais (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora>; <http://www.theplantlist.org/>; <https://www.nybg.org/>; <https://www.missouribotanicalgarden.org/>; <https://www.kew.org/>), mensuradas em cm^2 com auxílio do software ImageJ (<https://imagej.net/>). As categorias de tamanho de folhas foram classificadas segundo (RAUNKIÆR et al., 1934).

2.3.3 Avaliação do sistema serapilheira

Os horizontes orgânicos (OL e OF) do sistema serapilheira foram analisados em quatro transectos (T), dispostos na parcela permanente, distantes 40 m entre si, cada um contendo 10 pontos amostrais (PA) distribuídos a cada 1,5 m. Os pontos amostrais mediram 0,5 m x 0,5 m e estimativa de altura (cm) dos horizontes foi realizada em campo, segundo método descrito por Zanella et al., (2018b). Os componentes da serapilheira (folhas, galhos, partes reprodutivas, raízes, material vegetal aderido às raízes, miscelânea) foram coletados em campo e separados no Laboratório de Análise de Sistemas Sustentáveis da EMBRAPA Amazônia Oriental, secados em estufa de circulação forçada à uma temperatura de 60 °C por 48h, em seguida pesados em balança

de precisão (0,001 g) para obtenção da massa seca. A identificação das folhas presentes no horizonte OL foi comparada ao material do herbário da Embrapa Amazônia Oriental (Sigla internacional IAN), adotando o sistema de classificação Angiosperm Phylogeny Group (APG III).

2.4 Análise de dados

2.4.1 Transformações na vegetação

A análise da variação dos parâmetros gerais da vegetação para os extremos considerados (1956-2016), tais como a abundância de indivíduos entre as subparcelas, foi calculada por meio da ANOVA fatorial. As classes de DAP e de frequência foram testadas por Kruskal Wallis. Os parâmetros fitossociológicos (Fr, Dens, Dom e IVI) para o período (1956-2016) foram calculados segundo Dalagnol et al., (2016) e explorados por meio da análise de componentes principais (ACP). Os dados do inventário (valores de DAP) das espécies arbóreas para o ano de 2016, também foram explorados por meio da análise de componentes principais (ACP) e a distribuição das espécies pelo índice de Morisita (BROWER; ZAR, 1977). Buscou-se investigar as possíveis formações de agrupamentos florísticos com base nestas características da vegetação. Uma análise de discriminantes foi aplicada para calcular a inércia entre as classes de acordo com a distribuição dos indivíduos dentro do grupo.

2.4.2. O sistema serapilheira

As relações entre a composição florística e o tipo de serapilheira formado foram esclarecidas por meio de uma análise de co-inércia (DOLÉDEC; CHESSEL, 1994). A análise de Co-inércia busca um espaço de fatores comum aos dados de composição da vegetação e serapilheira, projetando as variáveis e pontos de amostragem para ele. O cálculo de um coeficiente de correlação de matriz entre as tabelas e o teste de sua significância com um teste de permutação mostra se a covariação entre as tabelas é significativa e que proporção da variabilidade total é explicada por essa relação.

Todas as etapas de análise foram processados no programa R (The R Project for Statistical Computing), versão 4.0.2 (www.r-project.org), com uso dos pacotes, *ade4* e *adegraphics* (THIOULOUSE et al., 1997), *vegan*, *car* e *ggplot2*.

3 Resultados

3.1 Transformações na estrutura da vegetação: 1956 – 2016

De maneira geral, a abundância de indivíduos por subparcela não variou entre os dois anos considerados ($F_{15,6} = 0,26$, $p > 0,05$), caracterizando o efeito da regeneração após a queda ou morte de árvores. Contudo, neste período, houve variação significativa entre o número de indivíduos distribuídos nas diferentes classes de DAP (Chi-quadrado=12,8, $p < 0,05$), com sensível redução na frequência de espécies, principalmente entre as classes A (0-20%) e C (41-60%) (Chi-quadrado= 8,27, $p > 0,05$) (Tabelas 1 e 2). A análise dos dados fitossociológicos para as espécies com IVI $> 1\%$ para 1956 e 2016 não mostrou diferenças significativas entre os anos 1956 e 2016 (Fig.1; Tabela 3) provavelmente devido a permanência na parcela da maioria das espécies registradas em 1956, embora tenha havido mudanças na composição da comunidade.

O primeiro eixo da ACP (80,9% da variação explicada) classifica as espécies de acordo a sua dominância relativa, frequência relativa, densidade relativa e índice de valor de importância (IVI), e mostrou que a estrutura quantitativa geral das comunidades não é diferente ($p > 0,05$). Em 1956, as árvores de maior IVI eram *Vochysia guianensis*, e *Eschweilera coriacea*, com a maior proporção do índice explicada respectivamente, pela dominância e densidade relativa destas espécies (Tabela 3). Para este ano, o segundo eixo da ACP (16,6% de explicação) mostrou alta dominância da espécie *Goupia glabra* (10,8%).

Tabela 1 - Comparação dos parâmetros gerais da vegetação da reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para os anos de 1956 e 2016. Da esquerda para direita, as primeiras quatro colunas indicam o número de indivíduos arbóreos (n. ind) existentes para um número específico de subparcelas (N. sub), delimitadas com tamanhos diferentes (T. sub) em cada ano amostrado. As colunas seguintes mostram a abundância de indivíduos entre as classes de diâmetro e o número (n. sp) e proporção (%) de espécies entre as classes de frequência, com base em 20 subparcelas medindo 10 m x 100 m).

1956		2016		Classes de Diâmetro (cm)	Ano		Classes de Frequência	Ano			
n. ind	N. sub	n. ind	N. sub		1956	2016		1956		2016	
								n.		n.	
5	1	4	1	Classe A (150-159)	1	0		sp	%	sp	%
6	3	5	3	Classe B (130-149)	1	1	Classe A (0-20%)	131	75.72	116	77.86
7	5	6	1	Classe C (110-129)	3	3	Classe B (21-40%)	16	9.25	19	12.75
8	5	7	3	Classe D (90-109)	7	9	Classe C (41-60%)	17	9.83	6	4.03
9	9	8	7	Classe E (70-89)	25	12	Classe D (61-80%)	5	2.89	4	2.68
10	13	9	12	Classe F (50-69)	32	33	Classe E (81-100%)	4	2.31	4	2.68
11	12	10	7	Classe G (10-49)	1101	830					
12	13	11	12								
13	7	12	13	Abundância	1170	888	Riqueza	173		149	
14	12	13	5								
15	7	14	3								
16	4	15	4								
17	5	16	4								
18	1	17	2								
20	3	18	2								
		19	1								
1188	100	888	80								
T. sub	10 x 20		10 x 25				10 x 100				

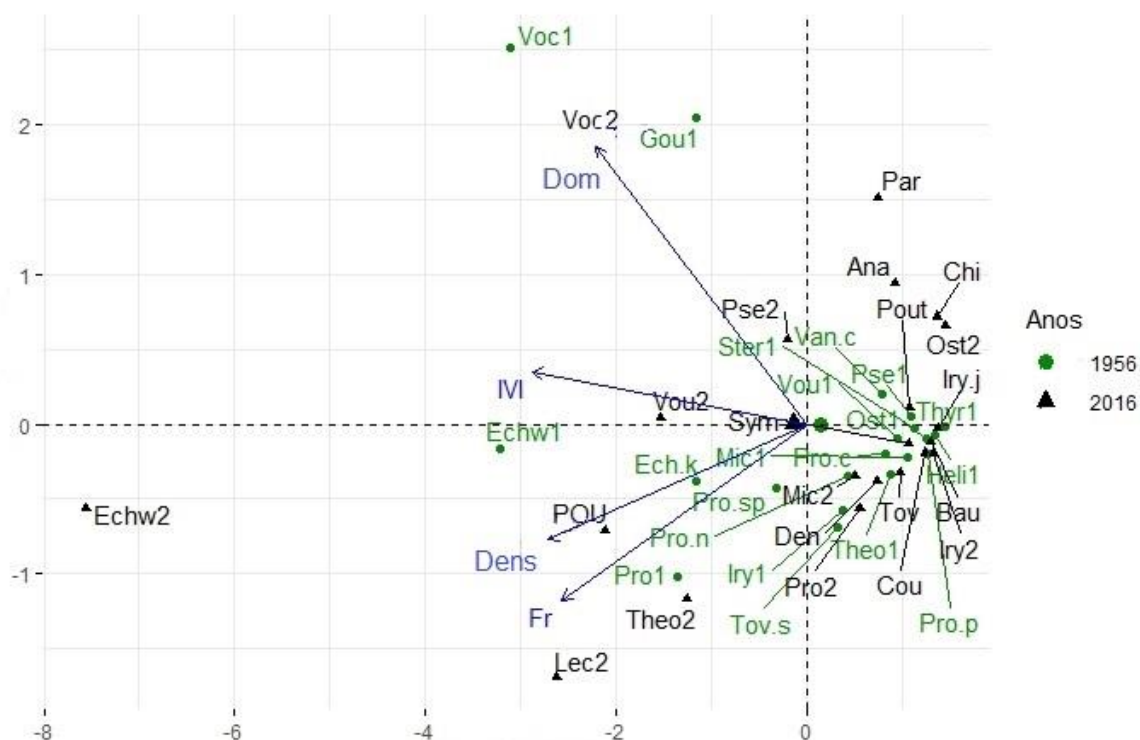
Tabela 2 - Destaque para as espécies com maior frequência relativa nas classes de frequência D (61-80%) e E (81-100%) para os anos de 1956 e 2016. As duas espécies (nr) não foram catalogadas por Cain et al., (1956).

Espécies	Ano		Classes de Frequência
	1956	2016	
<i>Eschweilera coriacea</i>	3.64	3.86	E (81-100%)
<i>Theobroma subincanum</i>	2.18	3.47	E (81-100%)
<i>Lecythis idatimon</i>	nr	3.47	E (81-100%)
<i>Pourouma mollis</i>	nr	3.28	E (81-100%)
<i>Vouacapoua americana</i>	1.65	2.90	D (61-80%)
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	1.45	2.70	D (61-80%)
<i>Vochysia guianensis</i>	2.91	2.51	D (61-80%)
<i>Protium trifoliolatum</i>	3.64	2.51	D (61-80%)

Em 2016, as espécies mais frequentes ($Fr > 1,45\%$) exibiram distribuição agregada ou aleatória na reserva e as formas de dispersão foram variadas. A maioria é classificada como de crescimento resistente ou tolerantes à sombra (RS e TS), com exceção de *Bauhinia rutilans* e *Pourouma mollis*, que são plantas de início de sucessão ou pioneiras (PI) de folhas grandes (Fig. 2 e 3, Tabela S1 – material suplementar). Eventos de morte e queda de árvores favoreceram a elevação da frequência e densidade das espécies que precisavam de pequenas aberturas no dossel para o crescimento, como *Eschweilera coriacea*, *Lecythis idatimon* e *Vouacapoua americana*, com maior IVI registrado em 2016 (explicado pelo primeiro eixo), junto com *Vochysia guianensis*, que mesmo com redução na densidade relativa, permaneceu com alta dominância na reserva (explicado no segundo eixo).

O aumento da intensidade de quedas de árvores e a formação de grandes clareiras, permitiram a invasão pelas espécies *Pourouma mollis* e *Cecropia sciadophylla*, que provavelmente surgiram na parcela após o agravamento destes distúrbios. Em 2016, se observou o declínio na dominância da espécie *G. glabra* e um sensível aumento na proporção de espécies que se tornaram co-dominantes, como *Parkia pendula*, *Pseudopiptadenia psilostachya* e *Anacardium giganteum*, que mesmo com baixa densidade, somaram 50,5% da área basal total da parcela junto a *E. coriacea*, *V. guianensis*, *V. americana* e *P. mollis*. Dentre as espécies que também aumentaram sua frequência e densidade, destaca-se *Theobroma subincanum* (Tabela 3).

Figura 1 - Distribuição das espécies nos eixos 1 (80,9% de variância explicada) e 2 (16,6%) de uma ACP, com base nos parâmetros fitossociológicos de frequência relativa (Fr), densidade relativa (Dens), dominância relativa (Dom) e índice de valor de importância (IVI) maior que 1% das espécies arbóreas para os anos de 1956 e 2016. Em verde, o nome das espécies no ano de 1956 e em preto, de 2016, as setas em azul indicam as variáveis fitossociológicas. Voc1 e Voc2: *Vochysia guianensis*; Gou1: *Goupia glabra*; Par: *Parkia pendula*; Ana: *Anacardium giganteum*; Pout: *Pouteria caimito*; Ost1 e Ost2: *Osteophloeum platyspermun*; Pse1 e Pse2: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Van.c: *Vantanea cupularis*; Vou1 e Vou2: *Vouacapoua americana*; Iry.j: *Iryanthera juruensis*; Sym: *Symphonia globulifera*; Echw1 e Echw2: *Eschweilera coriacea*; Ech.k: *Eschweilera krukovii*; Mic1 e Mic2: *Micropholis acutangula*; Pro.c: *Protium carnosum*; Heli1: *Helicostylis pedunculata*; POU: *Pourouma mollis*; Pro.sp: *Protium* sp; Pro.n: *Protium nodulosum*; Pro1 e Pro2: *Protium trifoliolatum*; Den: *Dendrobangia boliviana*; Tov: *Tovomita choysiana*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Iry1 e Iry2: *Iryanthera paraensis*; Theo1 e Theo2: *Theobroma subincanum*; Lec2: *Lecythis idatimon*; Tov.s: *Tovomita stigmatosa*; Cou: *Couepia guianensis* subsp. *divaricata*; Pro.p: *Protium puncticulatum*.



As mudanças observadas no IVI para as espécies entre o período considerado, afetaram positivamente as famílias Fabaceae, Lecythidaceae, Malvaceae e Vochysiaceae, que tiveram aumento no número de espécies. Devido às perturbações na parcela, a família Urticaceae, que em 1956 tinha menos de 1% da soma do valor de importância de suas espécies, passaram a 20,34% em 2016 pela adição de *C. sciadophylla* e *P. mollis* (Tabela 4).

Tabela 3 - Descrição dos parâmetros fitossociológicos para as espécies arbóreas com IVI > 1% na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para os anos de 1956 e 2016. Fr: Frequência relativa, Dom: Dominância relativa; Dens: Densidade relativa; IVI: Índice de valor de importância.

1956					2016				
Espécies	Fr	Dom	Dens	IVI	Espécies	Fr	Dom	Dens	IVI
<i>Vochysia guianensis</i>	2.91	15.05	5.46	7.81	<i>Eschweilera coriacea</i>	9.55	13.33	14.64	12.51
<i>Eschweilera coriacea</i>	3.64	6.71	11.26	7.2	<i>Vochysia guianensis</i>	3.04	12.12	3.94	6.37
<i>Goupia glabra</i>	2	10.8	2.34	5.05	<i>Lecythis idatimon</i>	6.66	2.45	7.66	5.59
<i>Protium trifoliolatum</i>	3.64	1.75	7.69	4.36	<i>Pourouma mollis</i>	4.78	4.18	7.09	5.35
<i>Eschweilera krukovii</i>	3.09	3.34	6.47	4.3	<i>Vouacapoua americana</i>	3.76	5.48	5.29	4.84
<i>Protium</i> sp	2.91	2.13	4.35	3.13	<i>Theobroma subincanum</i>	5.07	1.83	5.07	3.99
<i>Tovomita stigmatica</i>	2.91	0.53	3.01	2.15	<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	2.46	5.04	2.25	3.25
<i>Iryanthera juruensis</i>	2.73	0.75	2.9	2.13	<i>Parkia pendula</i>	0.58	6.14	0.45	2.39
<i>Protium nodulosum</i>	2.54	1.34	2.45	2.11	<i>Micropholis acutangula</i>	2.6	1.27	2.14	2
<i>Vantanea cupularis</i>	1.82	2.38	1.34	1.85	<i>Anacardium giganteum</i>	0.87	4.18	0.79	1.95
<i>Protium carnosum</i>	2	1.1	1.89	1.66	<i>Protium trifoliolatum</i>	2.75	0.58	2.25	1.86
<i>Vouacapoua americana</i>	1.65	1.13	1.89	1.56	<i>Dendrobangia boliviana</i>	2.32	0.76	2.03	1.7
<i>Theobroma subincanum</i>	2.18	0.67	1.78	1.54	<i>Pouteria caimito</i>	1.45	1.55	1.35	1.45
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	1.45	1.36	1.45	1.42	<i>Tovomita choisyana</i>	2.03	0.51	1.69	1.41
<i>Micropholis acutangula</i>	1.82	0.66	1.56	1.35	<i>Symphonia globulifera</i>	1.74	0.92	1.46	1.37
<i>Sterculia pruriens</i>	1.64	1.14	1.23	1.34	<i>Chimarrhis turbinata</i>	0.58	2.8	0.56	1.31
<i>Osteophloeum platyspermum</i>	1.64	0.76	1	1.13	<i>Osteophloeum platyspermum</i>	0.58	2.48	0.45	1.17
<i>Protium puncticulatum</i>	1.64	0.4	1.23	1.09	<i>Couepia guianensis</i> subsp. <i>divaricata</i>	1.59	0.43	1.35	1.13
<i>Helicostylis pedunculata</i>	1.45	0.66	1	1.04	<i>Bauhinia rutilans</i>	1.45	0.55	1.24	1.08
					<i>Iryanthera juruensis</i>	1.16	0.6	1.35	1.04
					<i>Iryanthera paraensis</i>	1.45	0.25	1.35	1.02

Figura 2 - Formas de crescimento na floresta de acordo com a demanda por radiação solar do grupo ecológico (A) e formas de dispersão natural (B) analisada para as espécies com índice de valor de importância maior que 1% para os anos de 1956 e 2016. A – Grupos ecológicos: *Pioneira*: sobrevive e reproduz em clareira, desaparecendo após o fechamento do dossel; *Tolerantes à sombra*: cresce na sombra e se favorece de picos de oferta de luz até atingir o dossel; *Resistentes à sombra*: completam o ciclo de vida na sombra. B – Dispersão natural: *Barocórica* – dispersão pelo vento; *Zoocórica*: Dispersão por animais; *Autocórica*: Dispersão por gravidade; *Mista*: Autocórica/Zoocórica e Autocórica/Hidroocórica.

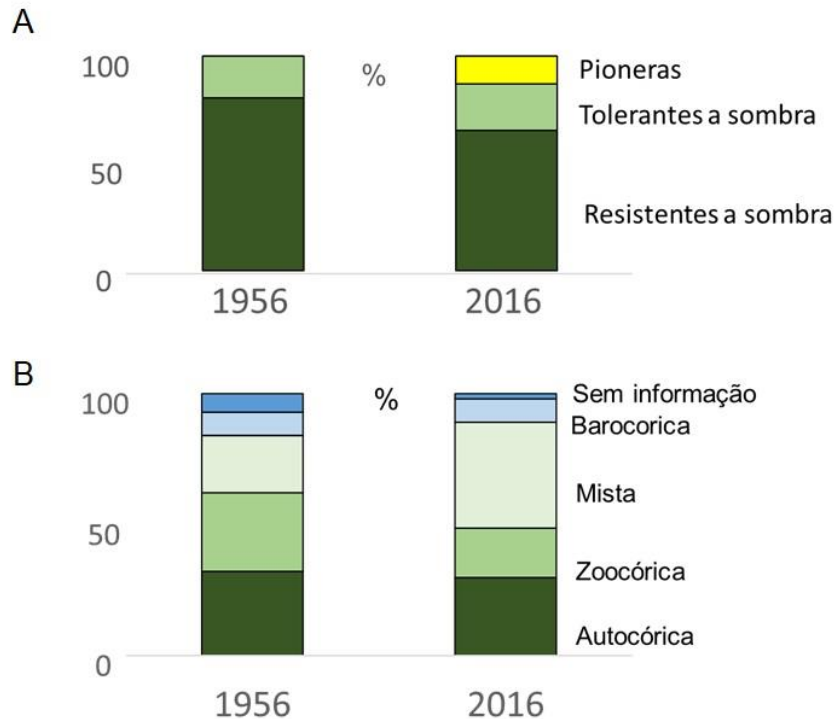


Tabela 4 - Número de espécies (N) e soma dos respectivos IVI, mensurados para os anos de 1956 e 2016 das principais famílias botânicas ocorrentes na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil

Família	Ano			
	1956		2016	
	N	IVI	N	IVI
Anacardiaceae	2	7.75	2	6.41
Apocynaceae			6	5.17
Arecaceae			3	2.64
Burseraceae	8	47.92	11	18.78
Cardiopteridaceae			1	5.10
Caryocaraceae	2	4.73	1	1.79
Chrysobalanaceae	1	2.61	8	7.48
Clusiaceae	1	6.45	3	8.97
Dichapetalaceae	1	2.9	1	1.54

Euphorbiaceae			3	2.60
Fabaceae	5	17.48	26	48.97
Goupiaceae	1	15.14	1	0.53
Humiriaceae	1	5.54	1	1.53
Icacinaceae	2	5.48	1	0.87
Lauraceae			8	5.19
Lecythidaceae	3	37.77	6	60.57
Malvaceae	2	8.64	4	16.09
Moraceae	2	6.35	5	4.46
Myristicaceae	3	12.24	4	10.52
Myrtaceae			4	1.47
Nyctaginaceae	1	1.37	2	1.70
Olacaceae	1	2.63	1	2.80
Rubiaceae	1	3.29	3	4.49
Sapotaceae	5	18.3	13	25.59
Urticaceae			5	20.34
Vochysiaceae	2	26.08	3	22.05

Figura 3 - Frequência de espécies (IVI > 1%) de acordo com o tamanho das folhas (Área foliar) para os anos de 1956 e 2016, segundo classificação de Raunkiaer (1934) nas categorias mesophyll (20,25 cm² – 182,25 cm²) e macrophyll (182,25 cm² – 1640,25 cm²).



3.2 Transformações na comunidade de árvores

Variações na comunidade mostraram uma tendência à formação de agrupamentos com base no valor de DAP de diferentes espécies para o ano de 2016 (Fig. 4). O grupo de variáveis utilizado para a segunda análise de componentes principais considerou todas as espécies arbóreas com mais de dez ocorrências na parcela ($Fr \geq 1,45\%$ - Tabela 3), selecionando um total de dezesseis espécies. Neste grupo, apenas as espécies *L. idatimon* e *P. mollis* não haviam sido catalogadas por Cain et al. (1956),

embora *L. idatimon* ocorresse na parcela desde os primeiros registros (PIRES; SALOMÃO, 2000).

Cada ponto da Figura 4 mostra a composição da comunidade vegetal de uma subparcela descrita pela soma dos DAPs de cada espécie da parcela. A análise de grupos efetuada nas comunidades assim analisadas mostra a existência de quatro grupos distintos validados pela análise de discriminantes. Esta separação de povoamentos em quatro grupos explica 17% da variação observada ($p < 0,001$).

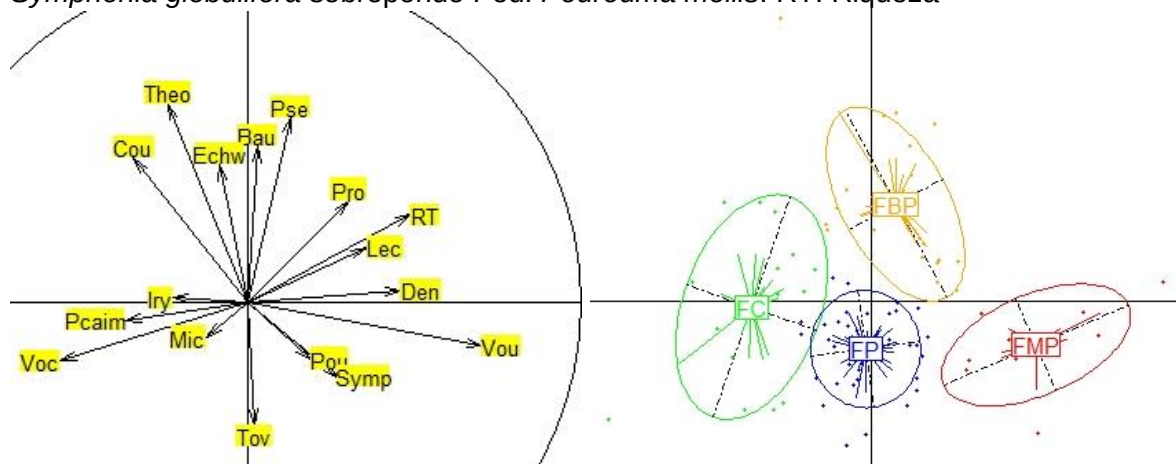
Como o principal efeito de mudanças no parâmetro fitossociológico ocorreu pela morte ou queda de árvores, considerou-se a densidade relativa das espécies *C. sciadophylla* e *P. mollis* como indicadoras do grau de perturbação, devido ao comportamento invasor destas espécies em áreas florestais com grandes aberturas de clareiras. Desta forma, os quatro grupos separados foram nomeados: (i) Floresta perturbada – com mais de 20% de densidade relativa destas espécies invasoras (FP); (ii) Floresta com média perturbação – com até 15% de densidade (FMP); (iii) Floresta com baixa perturbação – com até 10% de densidade (FBP) e; (iv) Floresta conservada – com menos de 5% de densidade (FC). Cada grupo formado reuniu um número distinto de subparcelas com base no indicador de perturbação, para o total ($N = 80$): FP reuniu o maior número de subparcelas, com 34, FMP: com 9, FBP: com 22 e FC: com 15 subparcelas. Para cada um dos grupos, descreveu-se os parâmetros fitossociológicos, com destaque (em cinza) para as espécies de maior IVI (Tabela S2, material suplementar).

O primeiro eixo (11,6% de variância observada) se opõe à composição de espécies remanescentes, onde *V. guianensis* se destaca, mesmo com redução na densidade de indivíduos (Tabela 3). Esta espécie se conservou como uma daquelas de maior dominância da parcela e de maior IVI em FC, ocupando 79,1% da área basal junto à *E. coriacea*, que também teve alto IVI em FBP (Tabela S2). Inversamente ao outro extremo do eixo, em FMP a maior dominância relativa foi da espécie *V. americana* (54,8%), que junto a *L. idatimon* se tornaram as espécies com mais de 50% do IVI neste grupo.

O segundo eixo (9,9% da variância observada) é positivamente representado por FBP, onde se registrou o aumento da frequência e densidade total da população

interna de árvores de crescimento secundário, provavelmente pelo aumento no número de pequenas aberturas no dossel, para *E. coriacea* ou pela frequência de dispersores, para *T. subincanum*. Nesta floresta, a espécie *Pseudopiptadenia psilostachya* ocupou 30,3% da área basal total. Oposto à FBP está FP, onde o efeito de abertura de dossel foi mais forte, com maior desenvolvimento das espécies *C. sciadophylla* (IVI = 0,7% não apresentado na figura) e *P. mollis* (IVI = 15,8%). Inicialmente, este grupo pode ter experimentado quedas de árvores pontuais, o que favoreceu o aumento na população interna de *E. coriacea* e *L. idatimon*, assim como a permanência de alguns indivíduos remanescentes da espécie *V. guianensis* e *Tovomita choysiana*.

Figura 4 - Distribuição das espécies arbóreas de maior ocorrência na floresta em 2016, no espaço definido pelos eixos 1 (11,6% de variância observada) e 2 (9,9%) de uma ACP. À esquerda, um gráfico em círculo destacando em amarelo as principais espécies ocorrentes na parcela e à direita distribuição dos pontos de amostragem entre 4 grupos separados pela análise de clusters (17% de variância explicada pela classificação, $p < 0,001$). FP: Floresta Perturbada: - azul; FMP: Floresta com média perturbação: FMP - vermelho; Floresta com baixa perturbação: FBP - laranja; Floresta conservada: FC - verde. Espécies: Tov: *Tovomita choysiana*; Voc: *Vochysia guianensis*; Pcaim: *Pouteria caimito*; Mic: *Micropholis acutangula*; Iry: *Iryanthera paraensis*; Cou: *Couepia guianensis* subs. *divaricata*; Theo: *Theobroma subincanum*; Echw: *Eschweilera coriacea*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Pse: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Pro: *Protium trifoliolatum*; RT: Riqueza; Lec: *Lecythis idatimon*; Den: *Dendrobangia boliviana*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera* sobrepondo Pou: *Pourouma mollis*. RT: Riqueza



Na floresta perturbada (FP) o efeito de morte e queda de árvores foi mais intenso e recente, observado pela frequência e densidade relativa de muitas espécies exigentes de aberturas no dossel para seu desenvolvimento. Nesta floresta, a entrada de luz no estrato inferior favoreceu a germinação destas plantas em período oportuno e a

baixa área basal total ($\mu = 9,54 \text{ m}^2/\text{ha}$) mostrou que a maioria delas emergiu simultaneamente. A população de *P. mollis* é bem desenvolvida e sua importância, somada ao IVI de *E. coriacea* e *L. idatimon*, alcança aproximadamente 55%.

A floresta com média perturbação (FMP) é a de menor área na parcela, além de ser a única em que nenhum indivíduo de *V. guianensis* (para o DAP de inclusão) foi registrado. A alta dominância das espécies *E. coriacea* e *L. idatimon*, somada a dominância relativa de *Vouacapoua americana*, ocupam 79,3% da área basal total da parcela. *V. americana* pertence à família Fabaceae, a qual apresentou um aumento expressivo no IVI de suas espécies para a reserva (Tabela 4). Nesta floresta, a espécie *P. mollis* alcançou a dominância relativa de 11,3%, demonstrando que o efeito de abertura de clareiras nesta parte da floresta foi mais antigo. A densidade relativa mostrou que 73,1% dos indivíduos foi representado por apenas quatro espécies: *V. americana* (30,8%), *L. idatimon* (19,2%), *E. coriacea* (12,8%) e *P. mollis* (10,3%), que juntas somam aproximadamente 87% da área basal total.

Em FBP, são encontrados os maiores indivíduos das espécies *E. coriacea* e *P. psilostachya* que ocupam 63,2% da área basal total da floresta. Aberturas maiores no dossel parecem recentes devido à baixa dominância da espécie *P. mollis* (5,72%), que representa apenas 9,8% de densidade relativa nesta floresta. A densidade absoluta (318 ind/ha) mostrou que a maioria das espécies reúne indivíduos nas menores classes de diâmetro. A floresta conservada (FC), que mantém o domínio relativo da espécie *V. guianensis* é a que mais se assemelha à floresta descrita por Cain et al. (1956). O grande porte desta espécie mantém a densidade absoluta de outras espécies baixa e aumenta a área basal média total da floresta (23,1 m^2/ha). Entretanto, a presença da espécie *P. mollis*, mesmo com baixa densidade (2,2%), mostra que grandes aberturas estão se formando no dossel neste grupo.

3.3 Transformações na serapilheira entre os grupos

A estrutura horizontal e a composição das comunidades de árvores estabelecidas nos quatro grupos têm influência direta na estruturação dos horizontes orgânicos do sistema serapilheira. Este resultado foi confirmado pela análise de co-inércia ($p < 0,001$) entre uma ACP das variáveis de massa seca da composição de folhas

do horizonte OL e uma ACP das variáveis massa seca dos componentes da serapilheira (Figura 5). O primeiro eixo (53,5% de variância observada) explicou que a massa das folhas de espécies específicas acumuladas no horizonte OL tem influência sobre o desenvolvimento do sistema serapilheira.

Observa-se claramente que a maior altura nos horizontes orgânicos OL (OL) e OF (OF) ocorreu nos sítios onde se acumularam grandes massas de folhas fragmentadas no horizonte OF (Folhas OF), pertencentes em sua maioria, às espécies *P. mollis* e *C. sciadophylla*. Estas espécies apresentavam folhas grandes (megaphyll e macrophyll) e de massa elevada (Tabela S3 – material suplementar). Nestes sítios, foi observado um grande desenvolvimento de raízes de absorção (Raízes < 2mm), que se aderiam ao material em decomposição, indicando uma decomposição lenta e provável atraso na disponibilização dos nutrientes no solo.

A formação de agregados nestas raízes são um indicativo da necessidade de interações da planta com a diversidade de organismos no solo, para melhoria das taxas de absorção. Inversamente, árvores com folhas menores e com baixo acúmulo nos horizontes orgânicos indicaram rápida decomposição, com provável melhoria na disponibilização de nutrientes, observado pelo baixo investimento em raízes superficiais de absorção. Nestes sítios, folhas específicas das espécies *V. guianensis*, *Arrabidaea* sp. e *Heisteria densifrons* foram verificadas, de tamanho variável entre as categorias mesophyll e microphyll.

O segundo eixo (25,14% de variância explicada) mostrou que onde existiam folhas médias e pequenas (mesophyll e microphyll), mas com elevada massa de galhos e de Miscelânea aderida às raízes (MOA), também ocorre o investimento em tecido de raízes finas superficiais. Onde as folhas das espécies *Parahancornia fasciculata*, *L. idatimon*, *V. americana* e *Symphonia globulifera* estavam acumuladas, verificou-se uma serapilheira que também caracteriza um atraso na disponibilização de nutrientes. Folhas da espécie *E. coriacea* (mesophyll) tiveram mais acúmulo quando presentes em sítios com horizontes de menor altura e baixo acúmulo na situação inversa. As folhas de *T. subincanun* (macrophyll) acumularam-se em todos os sítios que ocorreram, independente do desenvolvimento do sistema serapilheira.

Na tabela 5 é possível verificar a contribuição em massa seca (g/m^2) de todos os componentes classificados no sistema serapilheira entre os grupos. Na floresta conservada (FC), a maior quantidade de resíduos acumulada nos horizontes OL e OF foi de galhos, que é o material mais recalcitrante. A menor altura dos horizontes e a baixa massa de folhas fragmentadas indicaram que as folhas depositadas na serapilheira em FC, provavelmente se decompõem rapidamente e os nutrientes mineralizam e são disponibilizados no solo de forma mais eficiente. As plantas investiram menos em raízes superficiais. Com base na estrutura da vegetação de FC, sugere-se que, no passado, este era o modelo de sistema serapilheira desenvolvido na reserva e que mudanças na composição botânica ao longo dos anos modificaram este sistema.

Isto pode ser verificado em baixa perturbação (FBP), na qual a abertura de clareiras no passado, permitiu o aumento da população interna de plantas secundárias tardias e a intensificação do distúrbio nas últimas duas décadas permitiu uma invasão recente por espécies pioneiras. Assim como em FC, a massa de galhos acumulada nos horizontes orgânicos é elevada e a massa de folhas fragmentadas é baixa. Entretanto, a maior quantidade de miscelânea aderida às raízes (MOA) mostrou que as plantas investiram em raízes finas superficiais ($< 2 \text{ mm}$) e que aderiram a este material, o que elevou a altura do horizonte OF. Isto sugere que a velocidade da decomposição da serapilheira é lenta. A formação de agregados nas raízes indica a necessidade de interação entre as plantas e os organismos decompositores.

A maior massa do horizonte OL em média perturbação (FMP) foi composta por folhas grandes (macrophyll) e médias (mesophyll), com menor quantidade de galhos entre os horizontes e maior quantidade de folhas fragmentadas. Houve investimento em tecido de raízes finas superficiais, porém com a menor proporção em massa comparado aos outros grupos com perturbação (FBP e FP). A redução na altura dos horizontes orgânicos nesta floresta sugere que folhas de decomposição rápida estão presentes no sistema serapilheira, mas em quantidade insuficiente para promover um retorno mais rápido de nutrientes para o solo.

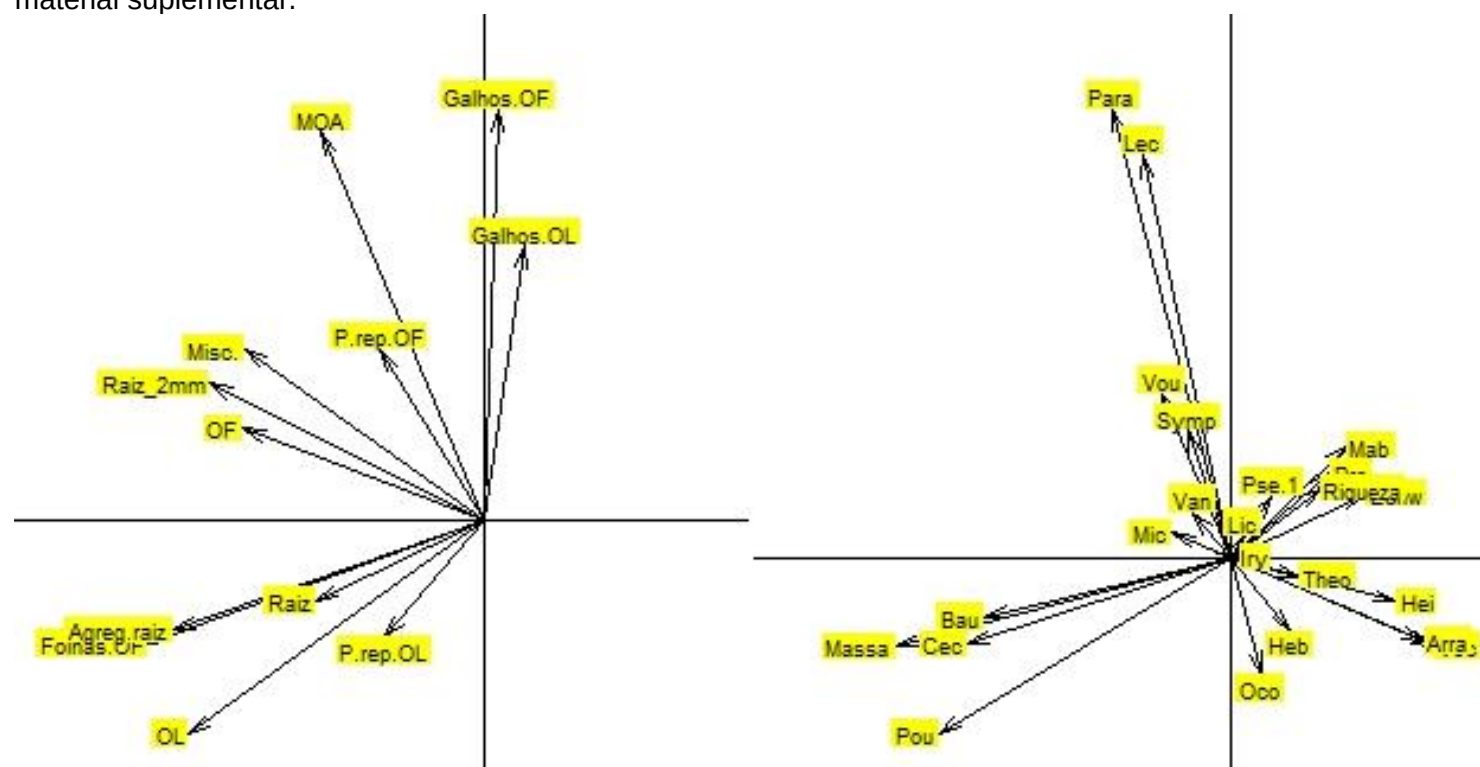
O sistema serapilheira de FP apresenta os horizontes mais desenvolvidos da reserva, com grande massa de folhas nas classes megaphyll e macrophyll. A baixa velocidade de decomposição da serapilheira é indicada pelo alto investimento em raízes

finas superficiais e massa elevada de folhas fragmentadas. Isto sugere que a taxa de mineralização e disponibilização de nutrientes no solo é baixa nesta floresta.

Tabela 5 - Massa (g/m^2) dos componentes do sistema serapilheira e altura (cm) dos horizontes orgânicos, acessados nos transectos em cada grupo: Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC, na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil. Média $\pm$ desvio padrão

Componentes da serapilheira	Grupos Florísticos											
	FP			FMP			FBP			FC		
	Massa (g/m²)											
Horizonte OL												
Galhos	19.0	±	5.4	17.4	±	6.3	41.7	±	14.4	37.2	±	10.2
Partes reprodutivas	9.3	±	2.8	9.2	±	2.0	3.9	±	2.2	6.7	±	2.3
Horizonte OF												
Galhos	205.9	±	15.0	265.2	±	34.8	387.8	±	74.4	305.5	±	44.1
Folhas	169.9	±	13.5	103.1	±	8.8	88.3	±	9.9	75.4	±	4.3
Partes reprodutivas	30.1	±	2.8	47.6	±	8.0	27.1	±	5.4	27.3	±	6.0
Raiz < 2mm	291.7	±	18.9	196.0	±	22.7	223.5	±	27.8	101.6	±	16.8
Raiz > 2mm	79.0	±	14.8	29.2	±	7.8	55.0	±	13.5	37.2	±	7.5
Miscelânea aderida às raízes < 2mm	122.9	±	13.5	130.9	±	13.0	145.1	±	58.9	37.8	±	9.0
Agregados à raiz < 2mm	1042.7	±	200.0	272.0	±	51.7	343.5	±	91.8	67.8	±	25.4
Miscelânea	517.1	±	37.5	322.9	±	43.8	293.3	±	59.8	254.2	±	36.6
	Altura (cm)											
Horizonte OL	2.5	±	0.8	1.6	±	0.4	1.6	±	0.5	1.2	±	0.4
Horizonte OF	4.8	±	1.0	4.6	±	1.1	4.7	±	1.3	3.6	±	1.0

Figura 5 - Análise de co-inércia entre a composição de espécies (massa de folhas à direita) e a estrutura do sistema serapilheira (à esquerda), distribuídas nos eixos 1 (54,3% da variância explicada) e 2 (23,5%) ($RV=0,45$; $p<0,001$). Serapilheira: MOA: Miscelânea aderida às raízes < 2mm; Galhos OF: Massa de galhos no horizonte OF; Galhos OL: Massa de galhos no horizonte OL; P.rep.OF: Massa das partes reprodutivas do horizonte OF; Misc: Miscelânea; Raiz_2mm: Massa de raiz < 2mm; OF: Altura do horizonte OF; Raiz: Raízes > 2mm; P.rep.OL: Massa de partes reprodutivas do horizonte OL; OL: Altura do horizonte OL; Agreg.raiz: Massa de agregados biogênicos no tecido de raízes no horizonte OF sobrepondo Folhas.OF: Massa de folhas fragmentadas no horizonte OF. Plantas: Pou: *Pourouma mollis*; Mic: *Micropholis acutangula*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Theo: *Theobroma subincanum*; Pro: *Protium trifoliolatum*; Van: *Vantanea guianensis*; Mab: *Mabea* sp.; Voc: *Vochysia guianensis*; Arr: *Arrabidaea* sp.; Hei: *Heisteria densifrons*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera*; Lic: *Licania* sp.; Lec: *Lecythis idatimon*; Para: *Parahancornia fasciculata*; Eschw: *Eschweilera coriacea*; Oco: *Ocotea* sp.; Pse.1: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Cec: *Cecropia sciadophyla*. Massa das folhas (g/m^2) descrita na tabela S1, material suplementar.



4 Discussão

A análise temporal da fitossociologia da reserva Mocambo esclareceu os processos de sucessão florestal responsáveis pela estrutura atual da vegetação. A densidade variou pouco entre as subparcelas e as duas espécies de maior dominância (*V. guianensis* e *E. coriaceae*) permaneceram nesta condição ao longo do tempo. No entanto, os sucessivos eventos de morte e queda de árvores abriram clareiras de tamanho suficiente para permitir a invasão por espécies que anteriormente, só haviam sido registradas nas reservas do entorno (AMARAL et al., 2012).

Segundo Hubbell, (1980), a distribuição de árvores é dependente de fatores específicos relacionados aos caracteres de crescimento e desenvolvimento individual dos organismos em resposta a densidade populacional da espécie, competição inter e intraespecífica e variáveis ambientais. O elevado número de indivíduos nas classes de diâmetros menores para os dois anos considerados obedece ao processo natural de recrutamento de novas gerações, devido à mortalidade nas maiores classes.

De maneira geral, a abundância de indivíduos por subparcela não variou entre os dois anos considerados ($F_{15,6} = 0,26$, $p > 0,05$), caracterizando o efeito da regeneração após a queda ou morte de árvores. Ricklefs (2010) aponta que a diferença no tamanho dos indivíduos resulta de fatores aleatórios que dependem do início do estágio de desenvolvimento das plantas, influenciados pelo período em que ocorreu a germinação, pela qualidade do micro-habitat específico em que se deu o crescimento, que quando vantajoso para uma dada espécie a torna dominante sobre as demais de menor tamanho.

4.1 Transformações na estrutura da vegetação

As transformações fitossociológicas da vegetação no período de seis décadas não alteraram o valor de importância das principais espécies na reserva ($p > 0,05$), ao contrário do previsto pela primeira hipótese. Isto aconteceu porque as espécies de maior dominância mantiveram este estado e aquelas cuja dominância diminuiu foram substituídas por outras cuja importância aumentou. Embora a estrutura geral da vegetação tenha permanecido, as mudanças ocorridas na composição das espécies influenciaram os padrões de organização da vegetação.

O declínio na dominância relativa das espécies *V. guianensis* (15,5% - 12,2%) e *G. glabra* (10,8% - < 1%) de 1956 para 2016, favoreceram o recrutamento de novos indivíduos durante a sucessão, verificado pelos maiores valores no IVI de diversas espécies em 2016. A variação favoreceu principalmente membros da família Lecythidaceae, com aumento na dominância relativa de *E. coriacea*. (6,7% - 13,3%), uma espécie de rápida dispersão e regeneração (LOPES, 2007; PIRES; SALOMÃO, 2000) que é considerada uma hiperdominante na Amazônia (STEEGE et al., 2013). A distribuição da planta na reserva foi agrupada, assim como encontrado em outras florestas no Pará, por Lopes (2007). É uma das espécies com maior IVI para o bioma, inventariadas desde a década de 70 (PIVA et al., 2020).

Lecythis idatimon também foi favorecida pelas mudanças na abertura do dossel da reserva. Sua população aumentou de 58 para 76 indivíduos até 1992 (PIRES; SALOMÃO, 2000), mas declinou em 2016 para 68 indivíduos, com dominância relativa de apenas 2,5%. Isso mostra que os indivíduos cresceram em altura, mas não em diâmetro. Este resultado foi encontrado por Martins et al. (2018) em áreas de extração seletiva de madeira, no Pará, na qual os indivíduos crescendo em clareiras tinham maior desenvolvimento em altura do que em diâmetro, ao que eles atribuíram a maior competição por recursos.

Fabaceae também apresentou um aumento expressivo no valor de importância de suas espécies (17,5 – 49%), representada principalmente por *V. americana* (1,6 – 4,9%), de maior dominância relativa em FMP e *P. psilostachya* (1,4% - 3,3%) com um terço da dominância relativa em FBP. Ambas são favorecidas por pequenas aberturas no dossel e apresentaram distribuição agregada na reserva. Este comportamento é comum em *V. americana*, que também tem dependência de dispersores (como roedores) para alcançar certa distância da árvore parental (FORGET, 1994). *P. psilostachya* é dispersada pelo vento e a germinação de sua semente é eficiente em diferentes proporções de sombreamento (FONSECA; LEÃO; SANTOS, 2006). Santos et al., (2018), observaram que semelhante ao que ocorre com *L. idatimon*, as plantas são inicialmente favorecidas pela abertura de clareiras para classes diamétricas menores, mas aumentam a taxa de mortalidade em classes maiores com a intensidade da abertura de clareiras.

Além destas, outras famílias botânicas também tiveram variação considerando a soma do IVI de suas espécies, com maior queda registrada para Burseraceae (47,9% - 18,8%), Goupiaceae (15,2% - 0,53%) e aumento de importância para Malvaceae (8,6% - 16,1%), Sapotaceae (18,3% - 25,3%) e Urticaceae (<1% - 20,3%). Merona et al. (1987) observaram que mudanças florísticas ocasionadas pela fragmentação na Amazônia Central causaram diminuição de espécies nas famílias Burceraceae, Sapotaceae e Lecythidaceae e aumento nas famílias com espécies resistentes. Malhado et al. (2009), consideraram que Fabaceae é uma das famílias mais abundantes na região amazônica. Piva et al. (2020), em levantamento de inventários dos últimos 40 anos para a Amazônia brasileira, observaram que as famílias de maior valor de importância eram Lecythidaceae, Sapotaceae, Goupiaceae e Burseraceae. Desta forma, percebe-se que a contribuição das famílias botânicas na comunidade é uma variável dependente do valor de importância das espécies e que varia entre regiões de acordo com o grau de perturbação.

4.2 Transformações na comunidade vegetal

A formação dos grupos florestais na reserva ocasionada pela reorganização sucessional das espécies arbóreas foi influenciada pela frequência relativa de cada população e dos caracteres adaptativos individuais de sobrevivência, conforme previsto pela segunda hipótese. Grande parte das espécies mais frequentes é adaptada às três fitofisionomias encontradas na área de pesquisa ecológica do Guamá (APEG) na qual a reserva Mocambo está inserida (AMARAL et al., 2012).

A presença de populações destas espécies nas reservas vizinhas associada a uma dispersão eficiente, pode ter motivado o avanço e/ou aumento na reserva após eventos sucessivos de morte e queda de árvores, que apresentava maior disponibilidade de recursos locais e vulnerabilidade à recolonização (RODRIGUES, 2013). Além disso, a intensificação destes eventos ao longo dos anos favoreceu a invasão e o aumento populacional de *P. mollis* e *C. sciadophylla*, espécies indicadoras de aberturas no dossel causada por queda de árvores (NASCIMENTO; LAURANCE, 2004).

Vochysia guianensis era a espécie dominante da reserva em 1956, permanecendo até 2016, mesmo experimentando uma grande redução da densidade relativa. Como especialista de pequenas aberturas no dossel, suas sementes são

capazes de germinar na sombra e permanecerem longos períodos esperando a incidência de luz (DENSLOW, 1980). Inversamente, *P. mollis*, uma especialista em grandes aberturas de dossel, surgiu na reserva quando altas temperaturas e condições de luz foram suficientes para germinar suas plântulas intolerantes à sombra (DENSLOW, 1980). Estas plantas compensam a falta de grandes aberturas produzindo muitos frutos ao longo do ano, o que atrai muitas espécies de frugívoros, assim alcançando vantagem competitiva de dispersão de sementes por árvores próximas no momento da abertura da clareira (DENSLOW, 1980). Por este motivo, as clareiras são quase sempre preenchidas por espécies únicas (WHITMORE, 1975).

As espécies de maior frequência na reserva são, em sua maioria, tolerantes à sombra. Elas dependem de pequenas aberturas para se desenvolver e assim, apresentam taxas metabólicas mais altas e mais flexíveis, capazes de responder a pulsos de recursos (BAZZAZ; PICKETT, 1980). Estas espécies têm folhas nas categorias meso e microphyll (MALHADO et al., 2009; WHITMORE, 1975).

Este padrão pode ser observado para *E. coriaceae*, a espécie mais abundante da reserva, assim como para as demais espécies tolerantes de sombra. *V. americana* possui plântulas bem adaptadas a colonizar serapilheira com diferentes microclimas e apresenta folhas anti-herbivoria (FORGET, 1994). Estas características podem explicar o domínio de *V. americana* em habitat tão específico na reserva. Em contraste, plantas de início de sucessão, como *P. mollis* e *C. sciadophylla* acumulam grande área foliar (megaphyll e macrophyll), e diâmetro do tronco que aumenta 2 a 3 cm por ano (BAZZAZ; PICKETT, 1980).

Quando uma árvore cai, a clareira formada na floresta promove um ambiente heterogêneo, com gradientes que se estendem desde o centro até as condições não modificadas do dossel fechado (NASCIMENTO; LAURANCE, 2004; OLDEMAN, 1978). As mudanças ambientais, como o aumento de luz, temperatura do ar e do solo, entrada de chuva, distribuição de nutrientes e diminuição da umidade relativa variam com o tamanho da clareira (BAZZAZ; PICKETT, 1980). Árvores que experimentam o depauperamento do solo em locais com constantes quedas de árvores, reestabelecem mecanismos de conservação de nutrientes, como a ciclagem direta de nutrientes da serapilheira até as raízes finas (< 2mm) pela associação com fungos (Herrera, 1978).

Nos grupos de florestas com perturbação baixa (FBP), média (FMP) e perturbados (FP), este mecanismo foi observado pelo aumento no investimento em tecido de raízes finas e na quantidade de miscelânea aderida às raízes, diferente do observado na floresta conservada (FC), que apresentou um sistema mais fino de serapilheira. A formação de agregados de raiz de forma arredondada e cores mais escuras do que outros agregados do solo, mostrou que nestes casos, existe uma associação com organismos decompositores, como a macrofauna (VELASQUEZ et al., 2007; ZANELLA et al., 2018b).

4.3 Mudanças no sistema serapilheira dos grupos

As variações observadas na categoria de tamanho de folha (área foliar) para as diferentes espécies na reserva no período considerado, mostrou que este traço é responsivo sobre as mudanças nas condições ambientais da floresta. Em 1956, a maioria das espécies tinham o tamanho de suas folhas classificadas na categoria mesophyll (CAIN et al., 1956). Do mesmo modo, este padrão foi registrado para a região amazônica por Malhado et al. (2009), exceto no estado do Pará, onde o número de espécies na categoria macrophyll era expressivo e o traço foliar tinha relação direta com a baixa densidade da madeira de árvores pioneiras.

A maioria dos remanescentes florestais do estado estão sob ameaça de fragmentação e as transformações na vegetação favorecem plantas com este traço foliar (GAMA et al., 2005). O desenvolvimento de folhas grandes e resistentes deve compensar a sobrevivência em áreas limitadas em nutrientes. Poorter et al. (2018) descobriram que a área foliar é um traço que não varia entre indivíduos da mesma espécie em florestas tropicais e é um efeito do estágio de desenvolvimento da planta. Desta forma, as folhas são uma resposta da produtividade primária, das interações bióticas e abióticas experimentadas de forma específica pelo indivíduo (BALSAMO; ORKWISZEWSKI, 2008).

A forma de distribuição das espécies arbóreas específicas em cada fragmento afetou o desenvolvimento do sistema serapilheira, confirmando a terceira hipótese. A análise de co-inércia mostrou que na floresta conservada (FC), onde as características florestais descritas por Cain et al (1956) foram mantidas, houve menor acúmulo de massa de componentes da serapilheira e menor altura de horizontes OL e OF, com baixo

investimento em raízes finas (< 2 mm), o que caracteriza maior velocidade de decomposição (ZANELLA et al., 2018b).

Em Altamira (PA), Silva et al. (2018) registraram altas taxas de decomposição da serapilheira em florestas primárias e secundárias na Amazônia (com até 25 anos de regeneração), quando comparadas às florestas com menos tempo de sucessão. Mesmo resultado foi encontrado por Barlow et al. (2007), que compararam a decomposição da serapilheira em florestas primárias com a serapilheira de florestas secundárias e plantios florestais homogêneos. A eficiência na ciclagem de nutrientes destas florestas já foi confirmada por diversas pesquisas (CHAPMAN; NEWMAN, 2010; HÄTTENSCHWILER; TIUNOV; SCHEU, 2005a; NASCIMENTO; LAURANCE, 2004; SULLIVAN et al., 2019) e este funcionamento é uma resposta da composição da vegetação, biodiversidade e alta produtividade (BEER et al., 2010) neste ecossistema.

Inversamente, nos grupos onde a morte e queda de árvores gerou grandes clareiras (FP, FMP e FBP) e tanto as populações internas, quanto a invasora *P. mollis*, aumentaram seu valor de importância, houve incremento de raízes finas superficiais e elevação da espessura dos horizontes orgânicos OL e OF. Folhas são os componentes de maior quantidade do sistema serapilheira e o tempo destinado para completa decomposição depende da composição química, morfologia e atração seletiva dos organismos do solo (MEENTEMEYER, 1978; RIUTTA et al., 2012).

O aumento na quantidade de folhas é devido a maior exposição à luz do sol, por este motivo as pioneiras, que mantêm suas copas por mais tempo em condições não sombreadas, tem maiores taxas de abscisão (BAZZAZ; PICKETT, 1980). Wieder et al., (2013) observaram que o aumento da serapilheira pode estimular o crescimento de raízes finas (diâmetro < 2 mm) e influenciar a mineralização de nutrientes. Na reserva, nos agrupamentos com maior acúmulo de serapilheira, houve maior desenvolvimento de raízes finas. O emaranhado de raízes contribui para o estoque de material de decomposição mais lenta (PRITCHETT, 1978) e o aumento na massa de raízes tem relação com o tamanho e o tempo de formação da abertura do dossel (SANFORD, 1990). Esta característica é uma estratégia das árvores para eficiência da absorção e conservação de nutrientes (HERRERA et al., 1978; SARKER et al., 2020).

Segundo Bernier e Ponge (1994), uma única floresta pode ter distintas formações em seu sistema serapilheira, sendo cada sítio natural caracterizado por sua própria série de horizontes, quanto mais distantes estiverem em termos de clima, solo, vegetação/fauna, disponibilidade de água dentre outros atributos. Estes autores afirmam que cada série de horizontes corresponde a uma forma de sistema serapilheira ou, uma forma de “humus”. Isto sugere que mesmo não havendo mudanças significativas entre o valor de importância das espécies arbóreas ao longo de 60 anos, a reorganização destas espécies ao longo dos sucessivos eventos de morte e queda de árvores tiveram efeito significativo sobre o perfil de sistemas de “húmus” (serapilheira), que modifica o estado de funcionamento da floresta.

5 Conclusão

As transformações na fitossociologia da reserva do Mocambo ao longo de 60 anos ocorreram devido ao efeito da pressão urbana sobre as reservas do entorno, aumentando a suscetibilidade da floresta à fenômenos climáticos, como fortes chuvas e a deixando vulnerável à invasão por espécies invasoras. A partir da morte e queda de grandes árvores, novas gerações foram recrutadas, com espécies que passaram a ocupar diferentes classes diamétricas. Assim, houve incremento na dominância relativa de algumas espécies e novos padrões de densidade e frequência relativa puderam ser verificados, mas com poucas mudanças no valor de importância das populações. Entretanto, esta reorganização gerou mudanças na composição botânica suficientes para dividir a parcela em quatro grupos, de acordo com a densidade de invasão por pioneiras de reservas vizinhas. As espécies selecionadas dispunham de mecanismos adaptativos de sobrevivência, como a formação de folhas grandes e alta capacidade de extrair nutrientes, pelo investimento em raízes finas. Estes mecanismos de adaptação afetaram o sistema serapilheira, que se tornou mais espesso e estruturado devido ao acúmulo de material vegetal, com mudanças para um estado conservativo de nutrientes nas áreas perturbadas. O aumento no número de plantas com estas características na floresta modifica o funcionamento de ecossistemas, uma vez que pode influenciar a dinâmica de decomposição da floresta.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, E. J. *et al.* Litterfall production in intact and selectively logged forests in southern of Amazonia as a function of basal area of vegetation and plant density. **Acta Amazonica**, v. 45, n. 2, p. 157–166, jun. 2015.
- AMARAL, D. *et al.* The status of conservation of urban forests in eastern Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 2, p. 257–265, maio 2012.
- ARAÚJO, M. G. DA S. *et al.* NDVI como ferramenta de avaliação da expansão urbana em área de proteção ambiental no município de Belém-Pa. **Revista Gestão & Sustentabilidade Ambiental**, v. 8, n. 4, p. 386–402, 2019.
- BALSAMO, R. A.; ORKWISZEWSKI, J. A. J. Leaf architecture, lignification, and tensile strength during vegetative phase change in *zea mays*. **Acta societatis botanicorum poloniae**, v. 77, n. 3, p. 8, 2008.
- BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 287–310, 1980.
- BEER, C. *et al.* Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 13 ago. 2010.
- BERNIER, N.; PONGE, J. F. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 2, p. 183–220, 1 fev. 1994.
- BRASIL. **LEI N. 9.985 de 18 de julho de 2000**. Disponível em: http://www.planalto.gov.br/ccivil_03/leis/l9985.htm. Acesso em: 16 ago. 2020.
- BROWER, J. E.; ZAR, J. H. **Field and laboratory methods for general Ecology**. 2. ed. Dubique: Win. C. Brown Publishers, 1977.
- CAIN, S. A. *et al.* Application of Some Phytosociological Techniques to Brazilian Rain Forest. **American Journal of Botany**, v. 43, n. 10, p. 911–941, 1956.
- CARDOSO, T. M. *et al.* Análise multitemporal da Área de Proteção Ambiental de Belém e Parque Ambiental de Belém. Embrapa Amazônia Oriental. **Separatas**, 2009.
- CHAPMAN, S. K.; NEWMAN, G. S. Biodiversity at the plant–soil interface: microbial abundance and community structure respond to litter mixing. **Oecologia**, v. 162, n. 3, p. 763–769, mar. 2010.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.

CRUZ, D. C. da. *et al.* An overview of forest loss and restoration in the Brazilian Amazon. **New Forests**, 3 fev. 2020.

DALAGNOL, R. *et al.* Função para cálculo dos descritores fitossociológicos e similaridade entre sítios. 2016. Disponível em: <https://github.com/ricds/fitoR>. Acesso em 6 de fev. 2020.

DENSLOW, J. S. Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees. **Biotropica**, v. 12, n. 2, p. 47–55, 1980.

DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. **Freshwater Biology**, v. 31, n. 3, p. 277–294, 1994.

FONSECA, M. G.; LEÃO, N. V. M.; SANTOS, F. A. M. DOS. Germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas de *Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Leguminosae) em diferentes ambientes de luz. **Revista Árvore**, v. 30, n. 6, p. 885–891, dez. 2006.

FORGET, P.-M. Recruitment Pattern of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae), a Rodent- Dispersed Tree Species in French Guiana. **Biotropica**, v. 26, n. 4, p. 408–419, 1994.

GAMA, J. R. V. *et al.* Comparação entre florestas de várzea e de terra firme do Estado do Pará. **Revista Árvore**, v. 29, n. 4, p. 607–616, ago. 2005.

GOMES, J. I. *et al.* (ed.). **Mocambo**: diversidade e dinâmica biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá-Apeg. Belém, PA: Museu Paraense Emílio Goeldi: Embrapa Amazônia Oriental, 2007.

HANSEN, M. C. *et al.* The fate of tropical forest fragments. **Science Advances**, v. 6, n. 11, p. eaax8574, mar. 2020.

HÄTTENSCHWILER, S.; TIUNOV, A. V.; SCHEU, S. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 191–218, 2005.

HERRERA, R. *et al.* Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. **Naturwissenschaften**, v. 65, n. 4, p. 208–209, 1 abr. 1978.

HUBBELL, S. P. Seed Predation and the Coexistence of Tree Species in Tropical Forests. **Oikos**, v. 35, n. 2, p. 214–229, 1980.

IPEAN. Área de pesquisas Ecológicas do Guamá. **Cloletânea de atos deliberativos, cartas circulares, programas de pesquisa, mapas, etc.**, p. 52, 1966.

KORBOULEWSKY, N.; PÉREZ, G. CHAUVAT, M. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. **Soil Biology & Biochemistry**, 2015.

LAVELLE, P.; SPAIN, A. V. **Soil Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2001.

LIU, J. *et al.* The effects of vegetation on runoff and soil loss: Multidimensional structure analysis and scale characteristics. **Journal of Geographical Sciences**, v. 28, n. 1, p. 59–78, 1 jan. 2018.

LOPES, M. A. Population structure of *Eschweilera coriacea* (DC.) S. A. Mori in forest fragments in eastern Brazilian Amazonia. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 3, p. 509–519, set. 2007.

MALHADO, A. C. M. *et al.* Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. **Biogeosciences**, v. 6, n. 8, p. 1563–1576, 10 ago. 2009.

MARTINS, W. B. R. *et al.* Dynamics of the *Lecythis idatimon* Aubl. population in a 30-year period in a terra firme managed forest in the Brazilian Amazon. **Scientia Forestalis**, n. No.120, p. 540–550, 2018.

MEDINA, E. Physiological Ecology of Trees and Application to Forest Management. *In*: LUGO, A. E.; LOWE, C. (eds.). **Tropical Forests: management and ecology**. New York, NY: Springer, 1995. p. 289–307. (Ecological Studies)

MENGE, D. N. L.; LEVIN, S. A. Spatial heterogeneity can resolve the nitrogen paradox of tropical forests. **Ecology**, v. 98, n. 4, p. 1049–1061, abr. 2017.

MESQUITA, A. L. *et al.* Notas sobre a mortalidade de árvores e perda de espécies em um fragmento isolado de Floresta de Terra Firme da Amazônia (Reserva Mocambo) e suas conseqüências para a conservação. *In*: **Mocambo: diversidade e dinâmica biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá (Apeg)**. Belém, Pará: Embrapa Amazônia Oriental, 2005. p. 362–368.

MORENO-MATEOS, D. *et al.* The long-term restoration of ecosystem complexity. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 676–685, maio 2020.

NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Biomass Dynamics in Amazonian Forest Fragments. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 127–138, 2004.

OLDEMAN, R. A. A. Architecture and energy exchange. *In*: **Tropical Trees as Living Systems**,. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. p. 535–60.

PARÁ, Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade - SEMAS. **Portaria nº 1.293, de 19/12/2017**. Criação do Conselho Gestor da APA Metropolitana de Belém. **Diário Oficial**, n. 33520, p. 1, 2017.

PARÁ, Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade - SEMAS. **Decreto nº 1.551, de 03/05/1993 – (Alterado pelo Decreto nº 1329, de 02/10/2008)**. Disponível em: <https://www.semas.pa.gov.br/1993/05/03/9614>. Acesso em: 16 ago. 2020

PARÁ, Secretaria de Estado de Meio Ambiente e Sustentabilidade - SEMAS. **Decreto nº 1329, de 02/10/2008**. Disponível em: <https://www.semas.pa.gov.br/2008/10/02/9707>. Acesso em: 16 ago. 2020

PIRES, J. M.; SALOMÃO, R. P. Dinâmica da Diversidade Arbórea de um Fragmento de Floresta Tropical Primária na Amazônia Oriental - 1. Período: 1956 a 1992. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, 2000.

PIRES, J. M.; SALOMÃO, R. P. Histórico científico, institucional e perspectivas atuais da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá - Apeg, da Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará. In: **Mocambo: Diversidade e dinâmica biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá** (Apeg). Belém, Pará: Embrapa Amazônia Oriental, p. 452. 2005.

PIVA, L. R. DE O. *et al.* Fitossociologia em comunidades florestais do projeto RADAM brasil no bioma amazônia. **BIOFIX Scientific Journal**, v. 5, n. 2, p. 264–271, 2 jul. 2020.

PONGE, J.-F. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 35, n. 7, p. 935–945, 1 jul. 2003.

POORTER, L. *et al.* Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. **The New Phytologist**, v. 219, n. 1, p. 109–121, 2018.

PRITCHETT, W. L. **Properties and management of forest soils**. John Wiley & Sons, Inc., 1978.

RAUNKIÆR, C. *et al.* **The life forms of plants and statistical plant geography**; Oxford: The Clarendon Press, 1934.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza** - 6ª Ed. 2010 elivro. Disponível em: <https://sites.google.com/site/sferagcapgi/a-economia-da-natureza---6a-ed-2010-54735960>. Acesso em: 16 ago. 2020.

RODRIGUES, E. **Ecologia da Restauração**. Disponível em: <https://pt.scribd.com/document/169631931/Ecologia-da-Restauracao-Efraim-Rodrigues>. Acesso em: 16 ago. 2020.

RODRIGUES, S. T. *et al.* Composição florística e abundância de pteridófitas em três ambientes da bacia do rio Guamá, Belém, Pará, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 1, p. 35–42, 2004.

SANFORD, R. L. Fine root biomass under light gap openings in an Amazon rain forest. **Oecologia**, v. 83, n. 4, p. 541–545, 1 jul. 1990.

SANTOS, K. R. B. *et al.* Dinâmica da população de *Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G. P. Lewis & M. P. Lima (Timborana) após exploração em uma área de terra firme no Sudeste paraense. **Embrapa Amazônia Oriental**, 2018.

SARKER, T. C. *et al.* Species-specific root proliferation of tree seedlings in tropical litter: do nutrients matter? **Oikos**, v. 129, n. 4, p. 598–606, 2020.

SCHULDT, A. *et al.* Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 2989, dez. 2018.

STEEGE, H. TER *et al.* Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. **Science**, v. 342, n. 6156, 18 out. 2013.

SULLIVAN, B. W. *et al.* Biogeochemical recuperation of lowland tropical forest during succession. **Ecology**, v. 100, n. 4, p. e02641, abr. 2019.

THIOULOUSE, J. *et al.* ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. **Statistics and Computing**, v. 7, n. 1, p. 75–83, 1 mar. 1997.

VELASQUEZ, E. *et al.* This ped is my ped: Visual separation and near infrared spectra allow determination of the origins of soil macroaggregates. **Pedobiologia**, v. 51, n. 1, p. 75–87, 10 abr. 2007.

WHITMORE, T. C. **Tropical Rain Forests of the Far East**. Oxford: Clarendon Press., 1975.

WIEDER, W. R. *et al.* Experimental removal and addition of leaf litter inputs reduces nitrate production and loss in a lowland tropical forest. **Biogeochemistry**, v. 113, n. 1, p. 629–642, 1 maio 2013.

ZANELLA, A. *et al.* Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms — Specific terms and diagnostic horizons. **Applied Soil Ecology**, v. 122, p. 56–74, jan. 2018a.

Tabela S1 - Número de indivíduos das espécies de maior ocorrência na reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, nos anos 1956, 1992 (Pires; Salomão, 2000) e 2016 (inventário), de acordo com a demanda por radiação solar na sucessão, forma de dispersão da semente e distribuição dos indivíduos. Sucessão: PI – pioneira; TS – Tolerante de sombra; RS – resistente à sombra. Dispersão: A – Autocórica; H – Hidrocórica; V – vento (barocórica); Z – Zoocórica; F – Facultativa (Autocórica/Zoocórica). Distribuição: AG – Agregada; AL – Aleatória. *si*: sem informação.

Espécie	1956	1992	2016	Sucessão	Dispersão	Distribuição
<i>Bauhinia rutilans</i>			11	PI	<i>si</i>	AG
<i>Couepia guianensis subsp. divaricata</i>			12	TS	Z	AL
<i>Dendrobangia boliviana</i>	8	10	18	TS	F	AL
<i>Eschweilera coriacea</i>	104	117	130	TS	A	AG
<i>Iryanthera paraensis</i>	9	9	12	RS	F	AL
<i>Lecythis idatimon</i>	58	76	68	TS	F	AG
<i>Micropholis acutangula</i>	15	19	19	RS	F	AG
<i>Pourouma mollis</i>			63	PI	Z	AG
<i>Pouteria caimito</i>		1	12	TS	F	AL
<i>Protium trifoliolatum</i>	77	33	20	RS	F	AL
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	15	14	20	TS	A	AG
<i>Symphonia globulifera</i>	6	10	13	TS	AH	AL
<i>Theobroma subincanum</i>	3	18	45	RS	Z	AG
<i>Tovomitia choisyana</i>	26	24	15	RS	F	AG
<i>Vochysia guianensis</i>	50	35	35	TS	V	AG
<i>Vouacapoua americana</i>	19	33	47	TS	F	AG

Tabela S2 - Parâmetros fitossociológicos das espécies arbóreas distribuídas nos quatro grupos delimitados por meio da soma de DAP das árvores de maior ocorrência na parcela da reserva Mocambo, localizada em Belém – Pará, Brasil, para o ano de 2016. Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC. N: número de indivíduos; Dens: Densidade relativa; Dom: Dominância relativa; Fr: Frequência relativa; IVI: Índice de valor de importância.

Espécies	Grupos																			
	FP					FMP					FBP					FC				
	N	Den	Dom	Fr	IVI	N	Den	Dom	Fr	IVI	N	Den	Dom	Fr	IVI	N	Den	Dom	Fr	IVI
<i>Eschweilera coriacea</i>	50	25.5	36.9	19.4	27.3	10	12.8	13.2	14.6	13.5	43	24.6	32.9	16.3	24.6	27	29.7	15	22	22.2
<i>Pourouma mollis</i>	36	18.4	17.1	11.9	15.8	8	10.3	11.3	10.4	10.7	17	9.71	5.72	8.13	7.86	2	2.2	0.63	3.39	2.07
<i>Lecythis idatimon</i>	27	13.8	6.62	14.2	11.5	15	19.2	7.66	16.7	14.5	20	11.4	5.24	12.2	9.62	6	6.59	1.24	6.78	4.87
<i>Vochysia guainensis</i>	12	6.12	15.9	5.97	9.33						6	3.43	1.76	4.07	3.08	17	18.7	64.1	13.6	32.1
<i>Tovomita choisyana</i>	12	6.12	3.18	8.21	5.84	2	2.56	0.55	4.17	2.43						1	1.1	0.17	1.69	0.99
<i>Vouacapoua americana</i>	10	5.1	4.64	5.22	4.99	24	30.8	54.8	18.8	34.8	12	6.86	5.83	7.32	6.67	1	1.1	0.16	1.69	0.98
<i>Theobroma subincanum</i>	10	5.1	2.37	6.72	4.73						22	12.6	6.28	12.2	10.4	13	14.3	3.7	18.6	12.2
<i>Symphonia globulifera</i>	7	3.57	4.51	5.22	4.43	4	5.13	3.34	6.25	4.9	2	1.14	0.33	1.63	1.03					
<i>Micropholis acutangula</i>	7	3.57	2.76	5.22	3.85	4	5.13	1.87	8.33	5.11	4	2.29	1.45	2.44	2.06	4	4.4	3.51	6.78	4.89
<i>Dendrobangia boliviana</i>	5	2.55	1.15	3.73	2.48	5	6.41	4.07	8.33	6.27	8	4.57	2.04	5.69	4.1					
<i>Iryanthera paraensis</i>	5	2.55	0.76	3.73	2.35						3	1.71	0.37	2.44	1.51	4	4.4	0.61	3.39	2.8
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	4	2.04	1.26	2.24	1.85	1	1.28	1.34	2.08	1.57	13	7.43	30.3	8.94	15.6	2	2.2	1.4	3.39	2.33
<i>Protium trifoliolatum</i>	4	2.04	0.5	2.99	1.84	4	5.13	1.53	8.33	5	10	5.71	2.33	7.32	5.12	2	2.2	0.34	3.39	1.98
<i>Pouteria caimito</i>	3	1.53	1.66	2.24	1.81						3	1.71	0.76	2.44	1.64	6	6.59	8.03	6.78	7.14
<i>Couepia guianensis subsp. divaricata</i>	3	1.53	0.44	2.24	1.4						4	2.29	1.67	3.25	2.4	5	5.49	0.8	6.78	4.36
<i>Bauhinia rutilans</i>	1	0.51	0.19	0.75	0.48	1	1.28	0.28	2.08	1.22	8	4.57	3.06	5.69	4.44	1	1.1	0.28	1.69	1.02
	μ		sd			μ		sd			μ		sd			μ		sd		
Densidade total (ind/ha)	231		± 95			347		± 69.3			318		± 70.4			243		± 114		
Área basal total (m²/ha)	9.54		± 7			18.4		± 5.73			15.8		± 7.5			23.1		± 19.4		

Tabela S3 - Espécies com maior ocorrência na parcela (negrito), utilizadas para a ordenação de DAP. Entre os grupos consta a massa de folhas de todas as espécies acumuladas no horizonte OL da serapilheira (g/m²). O tamanho das folhas (área foliar em cm²) está distribuído entre as categorias raunkerianas.

Família	Espécie	Grupos								Tamanho da folha (cm ²)				
		FP		FMP		FBP		FC		Categorias				
		μ	sd	μ	sd	μ	sd	μ	sd	Megaphyll	Macrophyll	Mesophyll	Microphyll	Nanophyll
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea sp</i>							4.25 ± 0.72				32	16	
Fabaceae	<i>Bauhinia rutilans</i>	11.54 ± 2.43		1.78 ± 0.25		4.12 ± 0.28		1.81 ± 0.20				40	19	
Urticaceae	<i>Cecropia sciadophylla</i>	47.35 ± 15.73								1658	1403			
Chrysobalanaceae	<i>Couepia guianensis divaricata</i>											27	17	
Icacinaeae	<i>Dendrobangia boliviana</i>											47		
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i>	5.12 ± 1.72		2.69 ± 0.28		21.65 ± 1.86		9.64 ± 1.09				74		
Linaceae	<i>Hebeptalum humiriifolia</i>			3.04 ± 0.00		1.97 ± 0.05		1.08 ± 0.12				63		
Olacaceae	<i>Heisteria densifrons</i>			2.62 ± 0.00				2.00 ± 0.38				43	14	
Myristicaceae	<i>Iryanthera paraensis</i>	2.89 ± 0.36		1.48 ± 0.00				4.97 ± 0.76				70		
Mecythyidaceae	<i>Lecythis idatimon</i>					5.17 ± 0.09		1.00 ± 0.14				45		
Chrysobalanaceae	<i>Licania sp</i>	2.44 ± 0.57		1.48 ± 0.00				1.45 ± 0.09				105		
Euphorbiaceae	<i>Mabea sp</i>			1.47 ± 0.37		1.78 ± 0.00		4.43 ± 1.18					19	
Sapotaceae	<i>Micropholis acutangula</i>	2.32 ± 0.29		2.41 ± 0.41		1.68 ± 0.14		2.12 ± 0.00				55		
Lauraceae	<i>Ocotea sp</i>	3.28 ± 0.73		1.52 ± 0.32		4.03 ± 0.42		1.81 ± 0.50				92		
Apocynaceae	<i>Parahancornia fasciculata</i>	1.27 ± 0.10				5.53 ± 1.60		1.02 ± 0.04				26	14	
Urticaceae	<i>Pourouma mollis</i>	29.01 ± 5.03		17.79 ± 3.65		2.68 ± 0.00					246	138		
Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i>											62		
Burseraceae	<i>Protium pallidum</i>	5.51 ± 0.90		3.83 ± 0.50		4.06 ± 1.15		12.37 ± 2.34				43	15	
Burseraceae	<i>Protium trifoliolatum</i>											29	17	
Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	2.92 ± 0.26		2.96 ± 0.33		3.09 ± 0.24		2.19 ± 0.24						0.77
Clusiaceae	<i>Symphonia globulipera</i>			1.71 ± 0.52								30	14	
Malvaceae	<i>Theobroma subincanum</i>	9.69 ± 1.76		4.06 ± 0.82		4.13 ± 0.49		7.39 ± 1.74			236	149		
Clusiaceae	<i>Tovomita choysiana</i>									214	106			
Humiriaceae	<i>Vantanea guianensis</i>			6.97 ± 1.11		3.64 ± 0.40		10.05 ± 2.99				57		
Vochysiaceae	<i>Vochysia guianensis</i>					3.00 ± 0.25		2.47 ± 0.31				35	16	
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i>	2.04 ± 0.06		4.21 ± 0.65		1.88 ± 0.00						48	12	

CAPÍTULO 2 COMO A SERAPILHEIRA PODE DETERMINAR A DIVERSIDADE FÚNGICA SAPROTRÓFICA EM UM FRAGMENTO DE FLORESTA PRIMÁRIA NA AMAZÔNIA?

RESUMO

Comunidades de plantas influenciam localmente a composição das comunidades fúngicas e isto tem sido verificado em diferentes biomas no mundo. A maior diversidade de plantas resulta em maior oferta de materiais com diferentes características físico-químicas e formação de micro-habitat, o que significa que alterações na vegetação podem afetar a organização destes microrganismos. Observou-se no capítulo I, que alterações na composição da vegetação tiveram efeito sobre a morfologia da serapilheira. Este efeito consequentemente afetou a diversidade de fungos em diferentes escalas: A alfa diversidade foi positivamente correlacionada com a qualidade do substrato e decresceu gradualmente com o aumento na frequência de perturbação na floresta. De acordo com a preferência por substrato, as variações nas comunidades fúngicas foram maiores entre galhos e folhas localizados em camadas de serapilheira (horizontes orgânicos OL e OF) de diferentes idades (β_2 : 5% de contribuição, $p < 0,05$) no mesmo ponto de amostragem. Além disso, as comunidades fúngicas também foram sensíveis à composição de folhas no ponto amostral (Mantel $r = 0.13$; $p < 0,05$), com variação nas comunidades entre pontos amostrais no mesmo grupo florístico (β_3 : 27,8% de contribuição, $p < 0,05$) e entre grupos florísticos distintos (β_4 : 59,4% de contribuição, $p < 0,05$). O turnover foi o processo que mais contribuiu para a escala β_4 , bem como para todas as escalas de β_3 (>80%). Isso significa que as comunidades dentro e entre os grupos florísticos não são um subconjunto de espécies, mas sim uma comunidade diferente de fungos saprotróficos, possivelmente devido ao grande número de espécies especialistas. Na escala analisada, morfologia da serapilheira (altura dos horizontes OL/OF) e pH foram os preditores que mais influenciaram a riqueza de fungos (70% de contribuição, $p < 0,05$), uma vez que solos com pH mais alto, sustentavam serapilheiras mais finas, com maior riqueza. Estes resultados permitiram a confirmação de hipóteses anteriores, de que a identidade da planta e o tipo de folha disponibilizada no substrato

podem ser utilizadas para prever as comunidades de microorganismos. Nas florestas, manter a diversidade vegetal é uma garantia de conservação da diversidade de fungos e de maior eficiência da decomposição, uma vez que estes organismos são especializados na quebra de moléculas longas, disponibilizando nutrientes no ambiente que favorecem a resiliência de florestas em constante perturbação.

Palavras-chave: diversidade de plantas; diversidade de fungos; solo; serapilheira

ABSTRACT

Plant communities locally influence the composition of fungal communities and this has been seen in different biomes around the world. The greater diversity of plants results in a greater supply of materials with different physical-chemical characteristics and formation of micro-habitat, which means that changes in vegetation can affect the organization of these microorganisms. It was observed in chapter I, that changes in the composition of the vegetation had an effect on the litter morphology. This effect consequently affected the diversity of fungi at different scales: The alpha diversity was positively correlated with the quality of the substrate and decreased gradually with the increase in the frequency of disturbance in the forest. According to the preference for substrate, variations in fungal communities were greater between branches and leaves located in litter layers (organic horizons OL and OF) of different ages (β_2 : 5% contribution, $p < 0.05$) at the same sampling point. In addition, fungal communities were also sensitive to leaf composition at the sampling point (Mantel $r = 0.13$; $p < 0.05$), with variation in communities between sampling points in the same floristic group (β_3 : 27.8% contribution, $p < 0.05$) and between different floristic groups (β_4 : 59.4% contribution, $p < 0.05$). *Turnover* was the process that contributed most to the β_4 scale, as well as to all β_3 scales ($> 80\%$). This means that communities within and between floristic groups are not a subset of species, but a different community of saprotrophic fungi, possibly due to the large number of specialist species. In the analyzed scale, litter morphology (height of the OL / OF horizons) and pH were the predictors that most influenced the fungi wealth (70% contribution, $p < 0.05$), since soils with higher pH, sustained thinner litter, with greater wealth. These results allowed the

confirmation of previous hypotheses, that the identity of the plant and the type of leaf available in the substrate can be used to predict the communities of microorganisms. In forests, maintaining plant diversity is a guarantee of conservation of the diversity of fungi and greater efficiency of decomposition, since these organisms are specialized in breaking long molecules, providing nutrients in the environment that favor the resilience of forests in constant disturbance.

Keyword: diversity of plants; diversity of fungi; soil; litter

2.1 Introdução

Fungos desempenham importante papel na ciclagem de nutrientes e dinâmica das florestas (BALDRIAN, 2017; ROUSK; BROOKES; BÅÅTH, 2009). Mesmo com muitos avanços no estudo ecológico desta comunidade, a distribuição das espécies de fungos ainda é questionada, principalmente quando consideramos diferentes escalas espaciais (TEDERSOO et al., 2016). Diversos autores concordam que, em escala local, a diversidade e a composição das comunidades de plantas influenciam diretamente a composição das comunidades fúngicas e isto tem sido verificado em diferentes biomas globalmente (PEAY et al., 2015; TEDERSOO et al., 2016; YANG et al., 2017b).

Esta constatação demonstra o quanto a vegetação de uma dada região é capaz de controlar hierarquicamente organismos que dela dependem para sua sobrevivência e permanência (LAVELLE et al., 1993b; MORI et al., 2016). Em escalas mais amplas, fatores ambientais como a umidade e temperatura local ou regional, assim como fatores edáficos, especialmente a disponibilidade de fontes de nitrogênio e carbono, além do pH do solo, são controladores significativos da composição da comunidade de fungos saprotróficos (HUANG et al., 2019; LAVELLE et al., 1993b).

Em parte, isso pode ser devido à própria resposta fisiológica das plantas a estes fatores ambientais, que impactam seu comportamento fenológico e, conseqüentemente, a queda e a composição química do material morto, como galhos, folhas e partes reprodutivas, do qual dependem estes fungos (BECKLIN et al., 2016; CHAPIN et al., 1987; SAKAI; KITAJIMA, 2019). Em geral, os microorganismos do solo

têm uma baixa taxa de dispersão, fazendo com que características do ecossistema favoreçam sua distribuição, como a qualidade e a diversidade do substrato (HUANG et al., 2019; RAMBELLI; MULAS; PASQUALETTI, 2004).

A maior diversidade de plantas resulta em maior oferta de materiais com diferentes características químicas e físicas, formação de micro-habitat e interferência na composição de comunidades fúngicas (PEI et al., 2017). Espera-se que ambientes florestais megadiversos, como os amazônicos, sejam dotados de uma grande diversidade microbiológica (RITTER et al., 2018) e que alterações nestes ambientes possam causar mudanças na organização destas comunidades (MORI; ISBELL; SEIDL, 2018).

Nestas florestas, distúrbios podem acelerar a dinâmica de sucessão, principalmente quando ocorrem em pequenos remanescentes florestais (MACHADO; OLIVEIRA-FILHO, 2010). O surgimento de novos padrões de distribuição de árvores com mudanças na estrutura e composição vegetal favorecem a formação de agrupamentos florísticos distintos (LAURANCE et al., 2002), embora não seja claro, como modificações na vegetação poderão afetar as comunidades fúngicas (KIVLIN; HAWKES, 2016, 2020). Como a composição vegetal de uma floresta tropical pode afetar a diversidade de espécies e a composição de comunidades de fungos saprotróficos?

No capítulo I, observou-se que o aumento na abertura de clareiras em um fragmento florestal amazônico alterou a forma dos horizontes orgânicos e a morfologia da serapilheira, devido a mudanças espaciais na composição da comunidade de plantas. Diferentes métricas de diversidade podem auxiliar a elucidar tais efeitos sobre a comunidade de fungos saprotróficos, uma vez que estes organismos são sensíveis a perturbações desta natureza (LAURANCE et al., 2002). Uma delas é o particionamento aditivo da diversidade, um método de avaliação em micro-escala que divide a diversidade gama total (γ) em seus componentes alfa (α) e beta (β), considerando a proporção de explicação (%) de cada componente para a diversidade total (VEECH et al., 2002).

A diversidade alfa (α) foi tomada pela presença das espécies de fungos saprotróficos em substrato específico (se galho ou folha). Beta (β) mede a diferença entre comunidades de fungos e foi tomada de acordo com: a composição de comunidades de fungos por tipo de substrato no mesmo horizonte (β_1) (se OL ou OF); de comunidades

de fungos entre os horizontes (OL e OF) (β_2) no mesmo sistema serapilheira; de comunidades de fungos no sistema serapilheira (horizontes OF/OL) (β_3) entre pontos amostrais no mesmo grupo florístico e; de comunidades de fungos entre grupos florísticos na floresta (β_4). Este modelo foi utilizado nesta pesquisa para testar as seguintes hipóteses: Na comunidade de fungos: 1) A diversidade alpha varia em resposta ao tipo de substrato na serapilheira e pela composição de espécies de plantas, representadas pelas folhas do horizonte OL no ponto de amostragem; 2) A diversidade beta varia em resposta à composição da comunidade de plantas entre os pontos de amostragem e entre agrupamentos florísticos distintos; e portanto 3) A diversidade gama é uma expressão da variação espacial das plantas na floresta em função dos mosaicos de serapilheira e das propriedades físico-químicas do solo.

3 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi conduzido na reserva Mocambo no mesmo momento em que foi realizado o estudo florístico do capítulo I. Portanto, toda a metodologia do desenho amostral para a delimitação dos quatro transectos e pontos de amostragem do sistema serapilheira realizados para o estudo da vegetação na reserva, são também aplicados nesta pesquisa. Em cada um dos grupos florísticos separados por uma análise de cluster (Floresta perturbada – FP; Floresta de média perturbação – FMP; Floresta de baixa perturbação – FBP e Floresta conservada – FC), foram coletados os substratos (galhos e folhas) frescos de cada horizonte orgânico (OL e OF) do sistema serapilheira, em cada um dos 40 pontos amostrais. As informações sobre a massa seca de todos os componentes da serapilheira, altura dos horizontes orgânicos e identificação das folhas do horizonte OL mensuradas para o estudo florístico, foram utilizadas para explicar a composição de plantas entre os pontos amostrais e entre cada grupo florístico para a comunidade de fungos.

3.1 Medidas das propriedades físico-químicas do solo

Em cada ponto amostral, após a retirada da serapilheira, foram retiradas três sub-amostras de solo, a uma profundidade de 10 cm, para compor uma amostra composta de aproximadamente 500 g. Em cada amostra de solo foram analisados: a

textura (método da pipeta, concentração de areia fina, argila e silte), pH (em água), matéria orgânica (calculada a partir do Carbono orgânico, analisado por oxidação em via úmida), Nitrogênio total (Kjeldahl por destilação a vapor), Sódio (Espectrofotometria de chama), Alumínio, Cálcio e Magnésio (Espectrometria de absorção atômica), de acordo com o manual de métodos de análise de solo (EMBRAPA. CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE SOLOS, 1997). Todas as análises foram realizadas no Laboratório de Solos do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG).

3.2 Assembléia de fungos saprotróficos dos componentes da serapilheira.

De cada ponto amostral foram retiradas 10 folhas e 10 galhos frescos, em cada horizonte orgânico OL e OF para identificação da comunidade fúngica presente no substrato. Em laboratório, o material foi lavado em água corrente e acondicionado em câmara úmida adaptada (SANTOS et al., 2018a). A incubação ocorreu à temperatura ambiente no interior de caixas de poliestireno (80L) com aberturas diárias de 30 minutos para entrada de luz e troca de ar por um período máximo de 60 dias (adaptado de (CASTAÑEDA-RUÍZ et al., 2016). A partir de 10 dias de incubação, lâminas semipermanentes e/ou permanentes das estruturas reprodutivas foram preparadas com lactoglycerol (CARMO et al., 2016) e resina PVL (polivinil+álcool+lactofenol) (Trappe & Schenck, 1982). A identificação das espécies foi feita por meio de análise morfológica e medição das microestruturas de valor taxonômico sob microscópio ótico (magnificação $\times 400$ e $\times 1000$), com auxílio de literatura especializada. Vouchers e lâminas dos fungos identificados estão depositadas no Herbário João Murça Pires no Museu Paraense Emílio Goeldi.

3.3 Métrica de Particionamento aditivo da diversidade

Foi utilizada a estrutura de particionamento aditivo, em que a diversidade- γ é a soma das diversidades α e β . Particionou-se a diversidade total em seus componentes (diversidade alfa e beta) e se calculou a contribuição de cada escala espacial aninhada para a diversidade de espécies de fungos. Definiu-se como diversidade- α a riqueza média de espécies de fungos encontrada em um tipo de substrato (folhas ou galho) associado a um horizonte do sistema serapilheira (horizonte OL ou horizonte OF) – $\alpha 1$. A

diversidade- γ foi definida como o número total de espécies encontrada na área de estudo. Assim, para se calcular a hierarquia espacial da diversidade de espécies de fungos, reuniu-se os dados em quatro escalas espaciais: 1) substrato dentro do horizonte – β_1 ; 2) horizontes dentro do ponto amostral – β_2 ; 3) pontos amostrais dentro de um grupo florístico – β_3 e 4) grupos florísticos dentro do fragmento florestal de terra firme na Reserva Mocambo – β_4 . Dado que a diversidade alfa e beta são valores médios e, portanto, expressos nas mesmas unidades, foi possível avaliar a contribuição de cada nível espacial aninhado para a diversidade- γ total e, portanto, a significância de cada componente espacial (VEECH et al., 2002). A hipótese nula é que a diversidade de fungos é uniforme em todas as escalas espaciais. Portanto, para atribuir algum processo ecológico para as diversidades- β , primeiro é preciso verificar se os valores observados são maiores ou menores que os valores esperados pela variação aleatória devido ao desenho amostral (CRIST et al., 2003; GOTELLI; GRAVES, 1996).

Para quantificar quais processos contribuem mais para a diversidade- β dos fungos, a diversidade- β foi decomposta e se calcularam os valores proporcionais de turnover (β_{sim}) e aninhamento (β_{nes}) com base na dissimilaridade total (β_{sor}). Assim, a contribuição de $\beta_{sim} = \beta_{sim} / \beta_{sor}$, enquanto a contribuição de $\beta_{nes} = \beta_{nes} / \beta_{sor}$ (BASELGA, 2010, 2012). O índice de β_{sor} varia de 0 (agrupamentos de espécies idênticas) a 1 (agrupamentos de espécies diferentes). O uso dessa abordagem para o conjunto de dados permitiu testar (i) diferenças nos valores de dissimilaridade total (β_{sor}) entre as diferentes escalas estudadas, mas também (ii) a contribuição relativa do turnover de espécies (β_{sim}) e a dissimilaridade resultante do aninhamento (β_{nes}) em cada escala.

Para diminuir o efeito das espécies raras no turnover da comunidade, dos cálculos da partição e decomposição da diversidade- β foram retiradas espécies que apresentaram ocorrência em menos de quatro amostras; assim, a matriz conteve 55 espécies de fungos. Como o tamanho das amostras diferiu para os agrupamentos florísticos devido a não presença de fungos em algumas amostras no nível do substrato, foi necessário reamostrar os dados para obter valores comparáveis da diversidade- β entre os grupos florísticos (BASELGA, 2010). Este cuidado é importante, pois os resultados de diversidade- β são sensíveis ao tamanho da amostra e podem levar a resultados tendenciosos (BASELGA, 2010).

Por último, realizou-se uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA, (ANDERSON, 2001)) para verificar diferenças na composição de fungos entre os grupos florísticos (9999 permutações, índice de dissimilaridade de Bray-Curtis). O resultado da PERMANOVA foi representado em uma análise de coordenada principal (PCoA). Todas as etapas de análise foram calculadas por meio da plataforma R (R Core Team, 2020) utilizando os pacotes *vegan* e *betapart* para o particionamento aditivo da diversidade e decomposição da β -diversidade, respectivamente.

3.4 Análise de dados

O uso de métodos multivariados é útil para explorar como os grupos florísticos geram um ambiente de heterogeneidade espacial por diferentes fatores ecológicos. Assim, coletou-se informações empíricas a partir dos dados das características do sistema serapilheira e das propriedades físico-químicas do solo para extrair, resumir e visualizar o padrão com o objetivo de testar as previsões (CHI, 2012). Análise de coordenadas principais (PCoA) foi usada para explorar os padrões gerais de composição das folhas que formam os horizontes orgânicos, com base nas distâncias de dissimilaridade de Bray-Curtis. Como a matriz é preenchida com dados de massa, esse índice (modificado do índice de Sørensen) é adequado para verificar o padrão de dissimilaridade (ZAK; WILLIG, 2004).

Análise de componentes principais (ACP) foi utilizada para resumir os dados da estrutura física do perfil do sistema serapilheira (altura dos horizontes OL e OF, massa de folhas e massa de galhos), propriedades químicas do solo (concentrações de matéria orgânica, sódio, alumínio, nitrogênio, cálcio, magnésio e pH) e as propriedades físicas do solo (porcentagem de argila, silte e areia fina). Como os dados de estrutura física da serapilheira e das propriedades químicas do solo são expressos em diferentes escalas de medida, calculou-se uma ACP com matriz de correlação (padronização de variáveis), já para os dados das propriedades físicas do solo se calculou uma ACP na matriz de variância e covariância (sem padronização de variáveis).

Utilizaram-se curvas de rarefação e extrapolação baseadas nas amostras para estimar a riqueza de espécies de fungos saprotróficos para cada grupo florístico (CHAO et al., 2014; COLWELL et al., 2012). A extrapolação foi feita considerando os dados de

presença e ausência, reduzindo assim potencial viés causado por espécies raramente amostradas (CHAO et al., 2014), com 1.000 randomizações para comparar a diversidade entre os grupos.

Para inspecionar as relações entre as matrizes de dissimilaridade da comunidade de fungos e comunidade de folhas de serapilheira, realizou-se um teste de Mantel com correlação de Pearson com 10.000 permutações usando matrizes pareadas (NEKOLA; WHITE, 1999). A matriz de dissimilaridade de fungos foi criada usando dados de presença/ausência e removendo as espécies que aparecem em menos de quatro amostras, para diminuir o efeito do turnover causado pelas espécies raras. Isso gerou uma matriz com 55 espécies (26% do total). Portanto, calculou-se a β -diversidade usando o índice de Sørensen, que representa a variação composicional total entre todos os pares de pontos de amostra. A matriz de dissimilaridade par-a-par para a comunidade de folhas da serapilheira foi calculada usando distâncias de dissimilaridade de Bray-Curtis para dados de biomassa

Finalmente, os efeitos das variáveis ambientais sobre a riqueza de espécies de fungos saprotróficos na escala de pontos amostrais (β_3) foram elucidados. Como variáveis explicativas, usamos i) altura total dos horizontes OL e OF, ii) massa foliar, iii) massa de galhos, iv) pH, v) primeiro eixo da ordenação de uma ACP das propriedades químicas do solo (representando 34,94% da variação), vi) primeiro eixo da ordenação de uma ACP das propriedades físicas do solo (representando 52,61% da variação); e vii) primeiro eixo da ordenação de uma PCoA para a composição das folhas que formam o substrato do sistema serapilheira (responsável por 32,66% da variação). Construiu-se um modelo linear de efeitos mistos, em que o efeito fixo foi $\ln$ (riqueza de espécies de fungos) e todas as variáveis explicativas e grupos florísticos como efeito aleatório. Como o intervalo de valores absolutos das variáveis i, ii, iii e iv variou em relação às demais, essas variáveis foram centralizadas em zero e escalonadas subtraindo seu valor médio e dividindo-o por seu desvio padrão (média igual a 0, desvio igual a 1)

O modelo completo foi submetido à seleção de modelos usando inferência multi-modelo (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011). Essa abordagem estatística difere do teste tradicional de hipóteses nulas, pois pode ser usada para identificar um único melhor modelo, dando suporte a uma hipótese específica ou para inferências

baseadas no suporte ponderado de um conjunto completo de modelos concorrentes (MONTEIRO et al., 2017). Avaliou-se o desempenho relativo dos modelos com base no critério de informação de Akaike de segunda ordem (AICc), o qual corrige pequenos tamanhos de amostras. Selecionou-se o melhor conjunto de modelos dentre todas as possibilidades derivadas do modelo completo dentro de $\Delta AICc < 2$, capturando assim maior incerteza no conjunto final de variáveis candidatas (VIERLING et al., 2013).

Para plotar curvas e derivar o significado biológico das variáveis, usamos os coeficientes que não incluíram zero em seus intervalos de confiança e o valor de importância relativa da variável preditora (RVI). Os coeficientes foram calculados com base no model averaging do modelo completo que representa os coeficientes médios de todos os modelos candidatos. O RVI é a soma dos pesos de Akaike (probabilidade de um modelo ser o modelo mais plausível) para os modelos em que o preditor aparece. Portanto, um preditor incluído em modelos com pesos elevados de Akaike receberá um valor de importância maior.

Esses valores podem ser considerados como o suporte geral para cada variável preditora em todos os modelos. O ponto de corte de 50% é arbitrário e foi definido para diferenciar preditores importantes e não importantes (BURNHAM; ANDERSON, 2002; DESCHUTTER et al., 2017; EVERAERT et al., 2018; TERRER et al., 2016). O modelo completo foi submetido a particionamento hierárquico, que calcula a contribuição independente de cada variável para avaliar sua porcentagem de explicação (MAC NALLY, 2000; MURRAY; CONNER, 2009)

Todas as etapas de análise foram calculadas por meio da plataforma R (R-Core-Team, 2020). Utilizou-se os seguintes pacotes: i) métodos multivariados – função `cmdscale` do pacote `stats` (PCoA), função `rda` do pacote `vegan` (ACP); ii) curva de rarefação e extrapolação – função `iNEXT`; iii) Teste de Mantel – função `mantel` do pacote `vegan`; iv) seleção de modelos e modelo médio – funções `dredge` e `model.avg`, respectivamente do pacote `MuMIn`; e v) particionamento hierárquico – função `hier.part`.

4 Resultados

4.1 Descrição das características da serapilheira e propriedades físico-químicas do solo por ponto amostral

Os métodos multivariados usados para explorar a heterogeneidade espacial das amostras, destacaram clara separação entre quatro grupos florísticos (Floresta conservada – FC, Floresta de baixa perturbação - FBP, Floresta de média perturbação – FMP; Floresta perturbada – FP), compatível à observação geral da reserva Mocambo (Capítulo I), em todos os parâmetros analisados (Fig. 1A-D). A PCoA mostrou evidente separação de grupos para a composição das espécies de folhas do horizonte OL (Figura 1A). Para a estrutura física do sistema serapilheira, o primeiro eixo de uma ACP demonstrou que a altura e a massa seca de folhas dos horizontes OL/OF são os atributos mais determinantes para diferenciar os grupos florísticos (54,14%, Figura 1B).

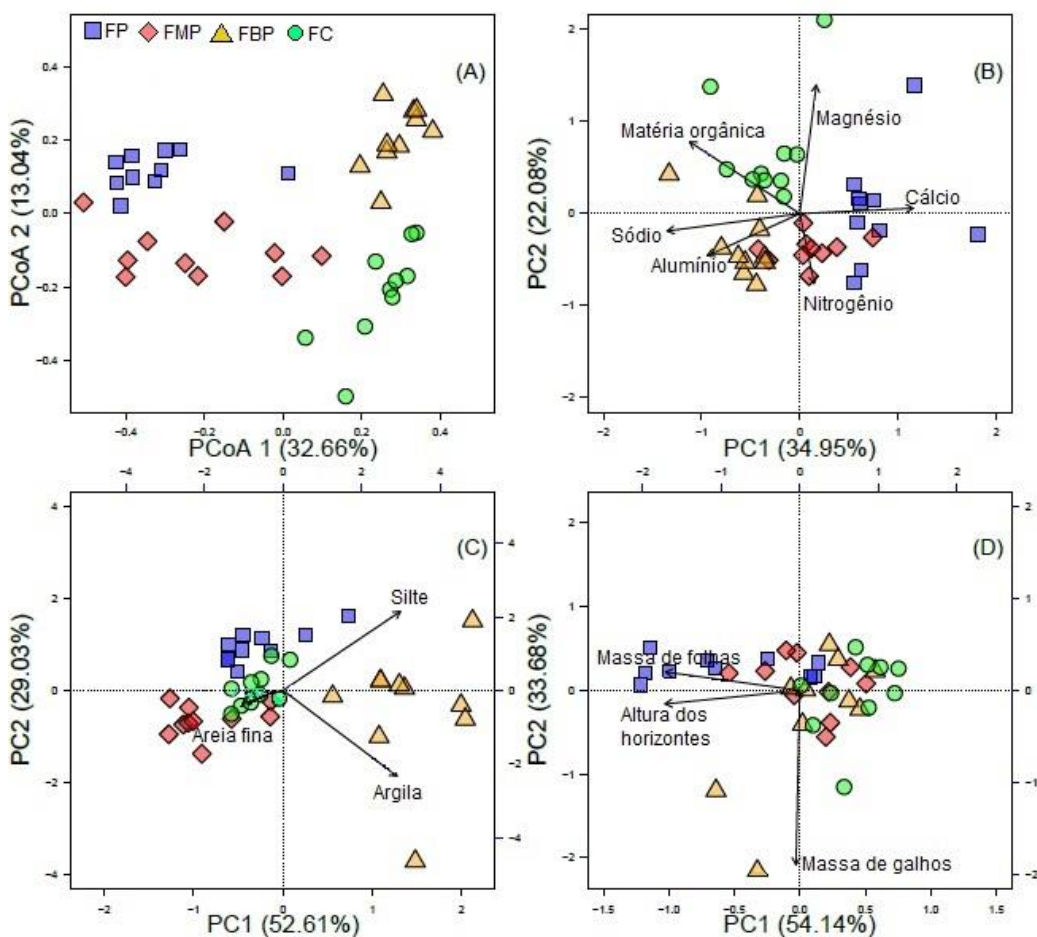
Quanto às propriedades físicas do solo florestal, as frações mais finas (argila e silte) tem maior contribuição para diferenciação dos grupos florísticos do que a fração areia (Figura 1C), maior que 70% em FP, FMP, FC e aproximadamente 60% em FBP, única com maior proporção de argila e silte (Tabela 1). O primeiro eixo da ACP para as variáveis químicas do solo (34,95% da variância explicada) opõe os sítios da floresta perturbada (FP) relativamente ricos em Ca aos sítios da floresta conservada ou de baixa perturbação, cujos solos são mais ricos em matéria orgânica, alumínio e sódio. O segundo eixo (22,08%) opõe solos relativamente ricos em Mg e matéria orgânica a solos ricos em nitrogênio, sem que haja separação real entre os grupos (Figura 1D). No geral, os solos amostrados apresentaram pH ácido (Tabela 1), com menor valor na floresta perturbada (FP) e valor mais alto na floresta conservada (FC), o qual também apresentou maior quantidade de matéria orgânica quando comparado aos outros grupos florísticos.

Tabela 1 - Variáveis físico-químicas de solo (média±desvio padrão) nos quatro florísticos: Floresta perturbada (FP); Floresta de média perturbação (FMP); Floresta de baixa perturbação (FBP) e; Floresta conservada (FC). pH: Potencial hidrogeniônico. pH: Potencial hidrogeniônico; N: Nitrogênio; Na: Sódio; Al: Alumínio; Ca: Cálcio; Mg: Magnésio.

Variáveis físico-químicas do solo	Grupos Florísticos									
	FP		FMP		FBP		FC			
Areia grossa (%)	58.90	± 3.908	61.40	± 2.085	49.70	± 4.416	56.20	± 2.747		
Areia fina (%)	17.20	± 1.856	18.00	± 2.755	16.20	± 1.911	19.30	± 2.356		
Argila (%)	10.30	± 0.911	12.30	± 1.203	18.30	± 3.204	12.50	± 0.816		

Silte (%)	13.60	± 2.085	8.30	± 1.018	15.80	± 3.532	12.00	± 1.109
pH	3.81	± 0.066	4.06	± 0.326	4.08	± 0.337	4.26	± 0.217
Matéria orgânica (g/kg)	32.91	± 7.575	44.14	± 9.859	45.21	± 9.889	63.78	± 9.043
N (g/kg)	1.24	± 0.182	1.43	± 0.290	1.10	± 0.244	1.02	± 0.285
Na (cmolc/kg)	0.01	± 0.004	0.03	± 0.011	0.04	± 0.007	0.03	± 0.007
Al (cmolc/kg)	1.78	± 0.250	1.81	± 0.331	2.60	± 0.297	1.86	± 0.272
Ca (cmolc/kg)	0.09	± 0.051	0.05	± 0.022	0.03	± 0.018	0.04	± 0.020
Mg (cmolc/kg)	0.14	± 0.044	0.10	± 0.011	0.11	± 0.013	0.15	± 0.062

Figura 1 - Heterogeneidade espacial dos 40 pontos amostrais (A-D), localizados nos quatro grupos florísticos da Reserva Mocambo. A - PCoA dos grupos florísticos para a composição das espécies de folhas que compõem a serapilheira do horizonte OL; B - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base em características químicas do solo (cálcio, nitrogênio, alumínio, sódio, matéria orgânica e magnésio); C - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base nas propriedades físicas do solo (areia, argila e silte); D - Eixos 1 e 2 de uma ACP com base na altura dos horizontes orgânicos e massa seca de folhas e galhos. Cada figura geométrica representa um grupo: quadrado azul (Floresta Perturbada); losango vermelho (Floresta de média Perturbação); triângulo laranja (Floresta de Baixa Perturbação) e círculo verde (Floresta Conservada). $p < 0,001$

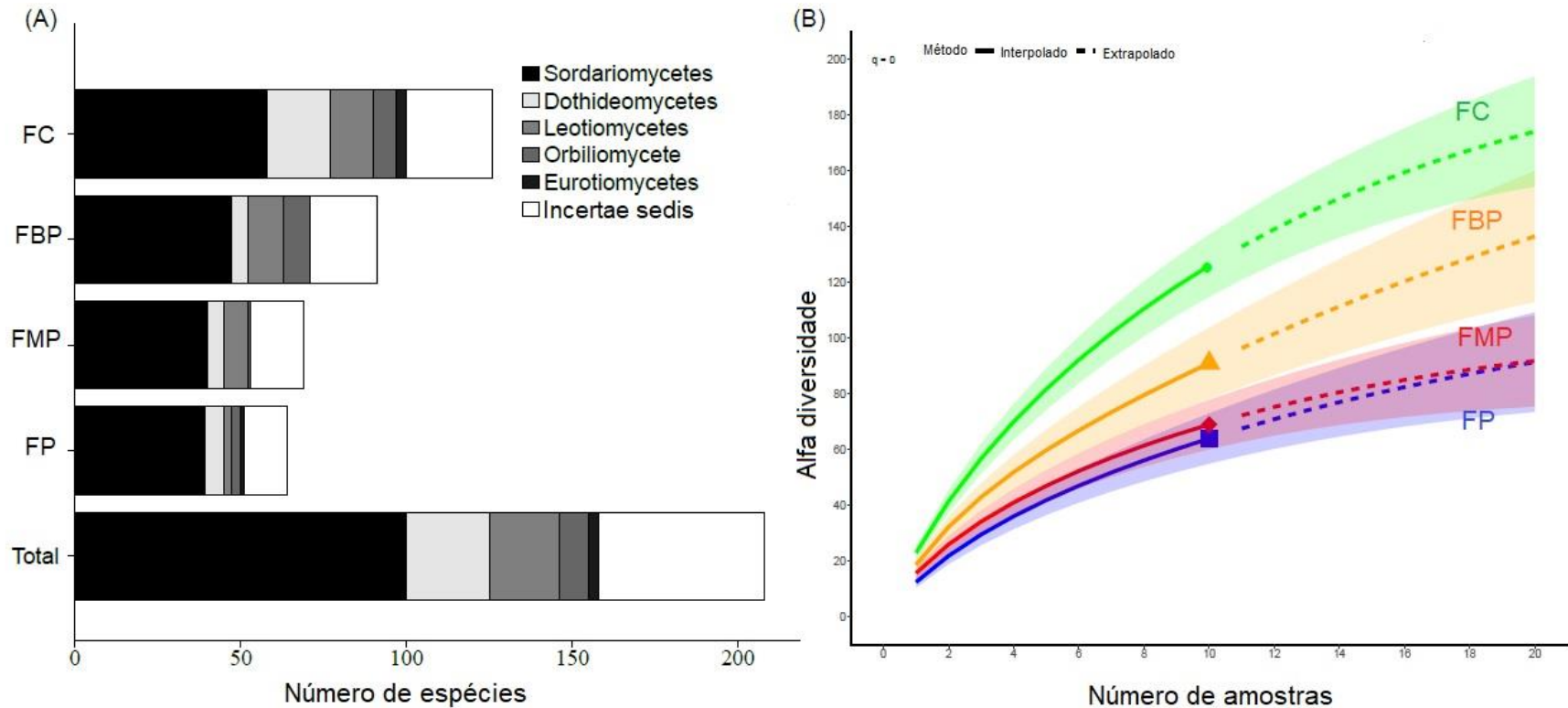


4.2 Assembléia de fungos nos substratos e padrões de β -diversidade

Ao longo dos 40 pontos amostrais foram identificados um total de 208 espécies de fungos saprotróficos (Tabela S2), todos do filo Ascomycota, representados por cinco classes (Sordariomycetes = 100 species (48.07%), Dothideomycetes = 25 (12.01%), Leotiomycetes = 21 (10.09%), Orbiliomycetes = 9 (4.32%), Eurotiomycetes = 3 (1.44%), 22 ordens, 33 famílias e 85 gêneros. Deste total, 50 espécies (24.04%) ainda não dispõem de uma classe definida, desta forma foram denominadas Ascomycota Incertae sedis (Figure 2A). Os gêneros Codinaea, Dictyochaetopsis e Dactylaria, foram os mais representativos quanto ao número de espécies, com 10, 8 e 8, respectivamente, seguido por Thozetella (7).

A maioria das espécies (153) é rara, com menos de 4 ocorrências entre os pontos amostrais, com 43% pertencentes à classe Sordariomycetes, 27% classificada como Incertae sedis e o restante distribuídos nas demais classes. Para a riqueza de espécies de fungos, encontrou-se um resultado similar para os grupos florísticos Floresta perturbada (FP) e Floresta de média perturbação (FMP), sendo considerado a assembleia mais pobre em espécies (64 ± 17.97 e 69 ± 17.68 respectivamente), enquanto que o grupo florístico de baixa perturbação (FBP) apresenta riqueza de espécies intermediária (91 ± 25.41) e o grupo florístico mais conservado (FC) a assembleia mais rica em espécies (126 ± 22.21) (Figura 2B).

Figura 2 - Distribuição dos táxons ao longo dos 40 pontos amostrais (**A - B**), localizados nos agrupamentos florestais da Reserva Mocambo, Belém, PA. **A** - Total de 208 espécies de fungos da serapilheira, filo Ascomycota, representado pelas classes (Sordariomycetes = 100 (48.07%), Dothideomycetes = 25 (12.01%), Leotiomycetes = 21 (10.09%), Orbiliomycetes = 9 (0.04%), Eurotiomycetes = 3 (0.01%) e mais 50 espécies de Ascomycota *Incertae sedis*; **B** - Riqueza de espécies de fungos para os grupos: Floresta Perturbada (FP - azul) = 64 ± 17.97 , Floresta de média perturbação (FMP - vermelho) = 69 ± 17.68 , Floresta de baixa perturbação (FBP - laranja) = 91 ± 25.41 e Floresta conservada (FC - verde) = 126 ± 22.21 .



Houve um aumento parcialmente gradual na contribuição de cada escala espacial para a diversidade gama (Figura 3A). O tipo de substrato, se galho ou folha, tem influência sobre a diversidade α 1, que foi significativamente maior que o esperado pelo acaso. No entanto, não foi observada diferença na composição de fungos quando os dois tipos de substrato estavam presentes no mesmo horizonte (β 1, menos de 0,03% de contribuição), somente se estivessem em horizontes orgânicos distintos (β 2, 5% de contribuição entre horizontes OL/OF dentro de um ponto amostral). Destacaram-se as contribuições da diversidade β 3 (27.8%, entre pontos amostrais dentro de um agrupamento florístico) e β 4 (59.4%, entre agrupamentos florísticos dentro do fragmento da reserva). Mesmo com a diferenciação observada na riqueza de espécies, o turnover foi o processo que mais contribuiu para a escala β 4, bem como para todas as escalas de β 3 (Figura 3B, mais que 80%). Através da PCoA foi possível observar a distinção entre as comunidades de fungos dos grupos FP a FC (Figure 3C, PERMANOVA $F_{1, 39} = 1.55$; $p < 0.01$)

4.3 Correlação da β -diversidade de fungos saprotróficos com a comunidade de plantas

A beta diversidade de fungos (diferentes composições entre pares de pontos amostrais) foi positivamente correlacionada com a diversidade composicional de plantas que compõe o horizonte OL do sistema serapilheira (Figura 4). O teste de Mantel mostrou que os pontos amostrais mais distintos em composição de folhas no horizonte OL abrigam uma assembleia de fungos saprotróficos igualmente distinta (Mantel $r = 0.13$; $P < 0,05$).

Figura 3 - Hierarquia espacial da diversidade de espécies de fungos em quatro escalas (β_1 – β_4) localizados nos grupos florísticos Floresta Perturbada (FP – quadrado azul); Floresta de média perturbação (FMP – losango vermelho); Floresta de baixa perturbação (FBP – triângulo laranja) e Floresta conservada (FC – círculo verde). **A** - Contribuição de cada escala espacial para a diversidade gama (γ); **B** - Dissimilaridade da composição da comunidade de fungos entre os grupos florísticos, apontando o turnover como o processo que mais contribuiu para a escala β_4 , bem como para todas as escalas de β_3 (> 80%); **C** - PCoA demonstrando a dissimilaridade na composição de espécies de fungos entre os grupos florísticos (PERMANOVA $F_{1, 39} = 1.55$; $P < 0.01$)

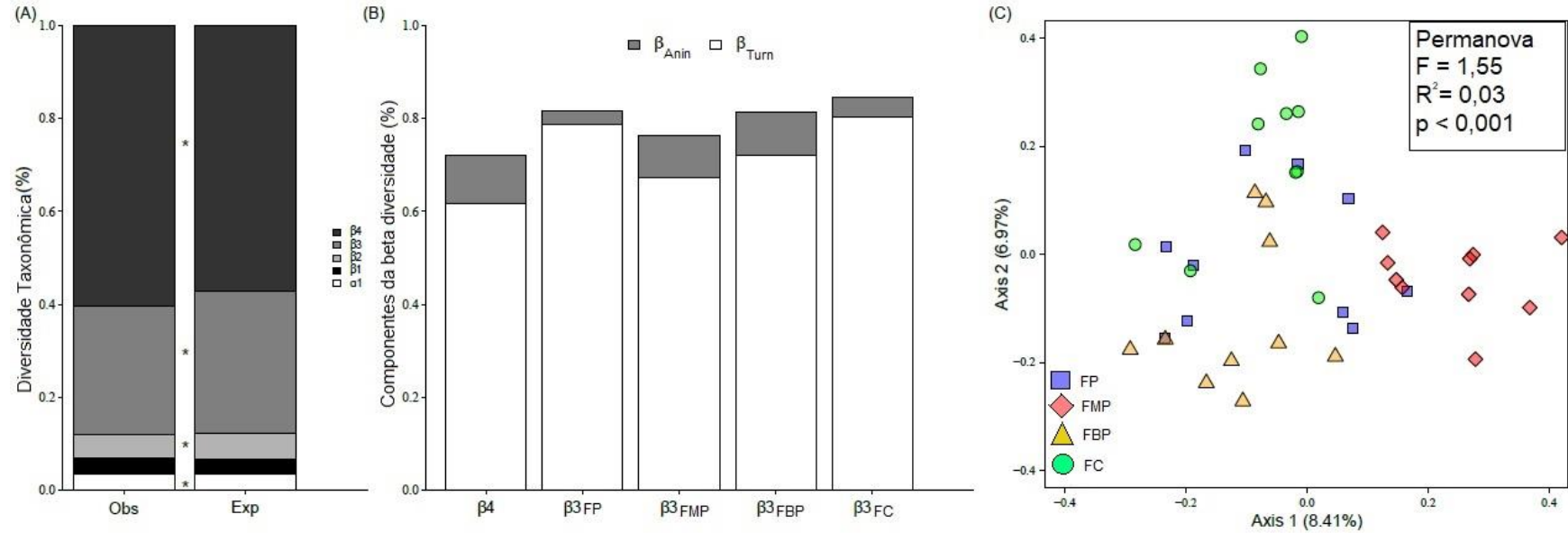
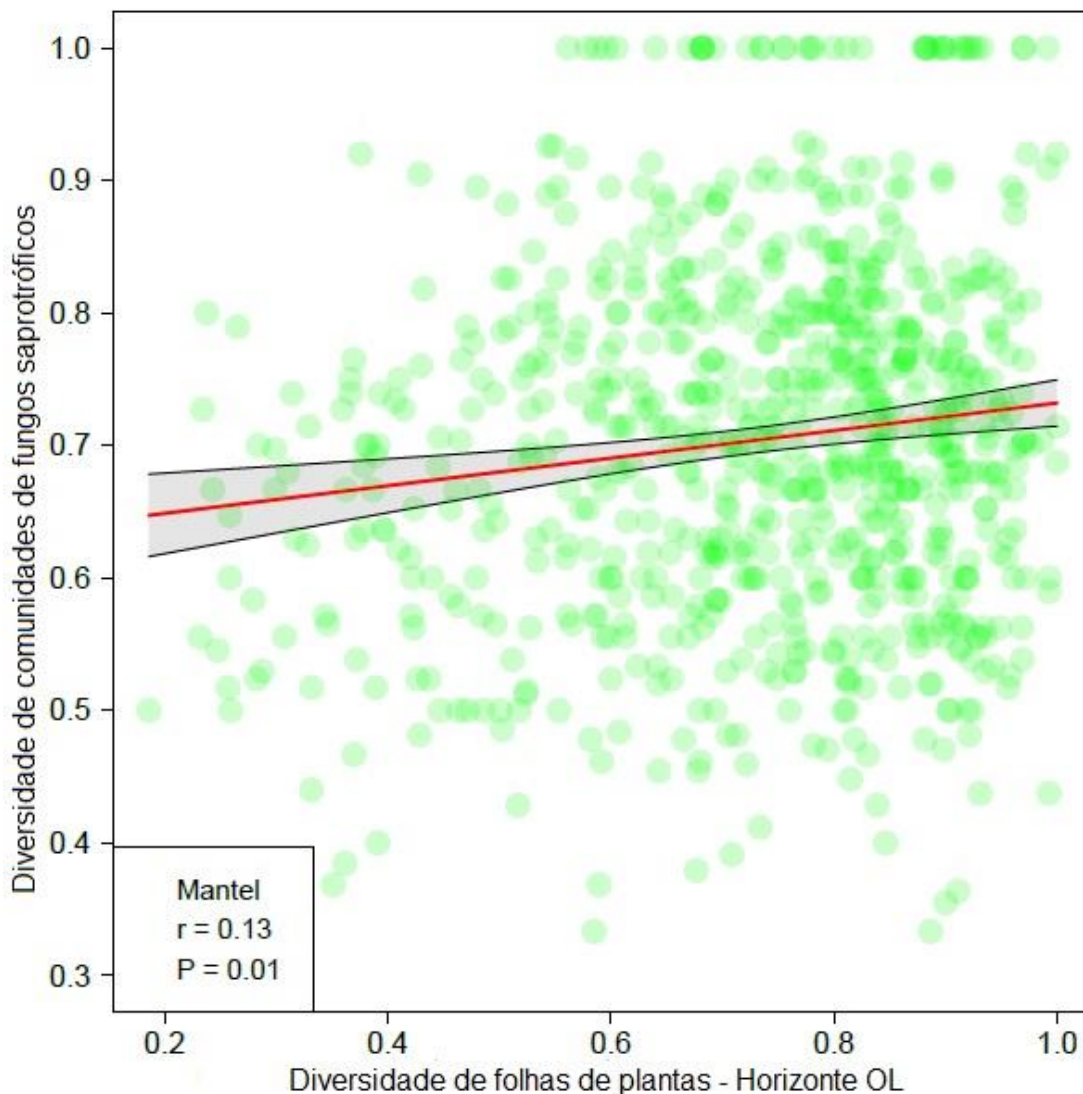


Figura 4 - Correlação entre a diversidade de comunidades de fungos saprotróficos e da diversidade de folhas identificadas no horizonte OL do sistema serapilheira, nos grupos florísticos: Floresta Perturbada (FP), Floresta de média perturbação (FMP), Floresta de baixa perturbação (FBP) e Floresta conservada (FC).



4.4 Resposta da riqueza de fungos saprotróficos (diversidade γ) para as características da serapilheira, propriedades físico-químicas do solo e comunidade de plantas

Na escala analisada, altura dos horizontes OL/OF e pH foram os únicos preditores a influenciar a riqueza de fungos (Figura 5), apresentando aproximadamente 70% de contribuição para o total da explicação ($p < 0,05$). As variáveis tiveram efeitos opostos: o pH teve efeito positivo, enquanto a altura dos horizontes OL/OF exerceu efeito

negativo (Figura 6) sobre a riqueza. Grande acúmulo de substrato foi verificado no horizonte OF em todos os pontos amostrais, com destaque para FP, onde se registrou a maior altura para os horizontes OL e OF, opostamente à FC, com a menor medida para ambos (Tabela S1 – Material suplementar).

Figura 5 - Modelo linear dos efeitos das variáveis ambientais sobre a riqueza de espécies de fungos na escala $\beta 3$ dos 40 pontos amostrais, localizados nos grupos florísticos da Reserva Mocambo, Belém, PA. Gráfico à esquerda – Influência de preditores na riqueza de fungos: pH, Altura HO: altura total dos horizontes orgânicos (OL/OF) do sistema serapilheira; massa F: massa foliar, massa G: massa de galhos; PCoA E1-P: primeiro eixo da ordenação de uma PCoA para a composição das folhas que formam a serapilheira (responsável por 32,66% da variação entre agrupamentos); ACP: E1-Squi: primeiro eixo da ordenação de uma ACP com propriedades químicas do solo (representando 34,94% da variação); ACP: E1-Sfis: primeiro eixo da ordenação de uma ACP com propriedades físicas do solo (representando 52,61% da variação); Gráfico à direita – Porcentagem de contribuição dos preditores (pH e altura total da camada de serapilheira) que influenciaram significativamente a riqueza de fungos (70%, $p < 0,01$).

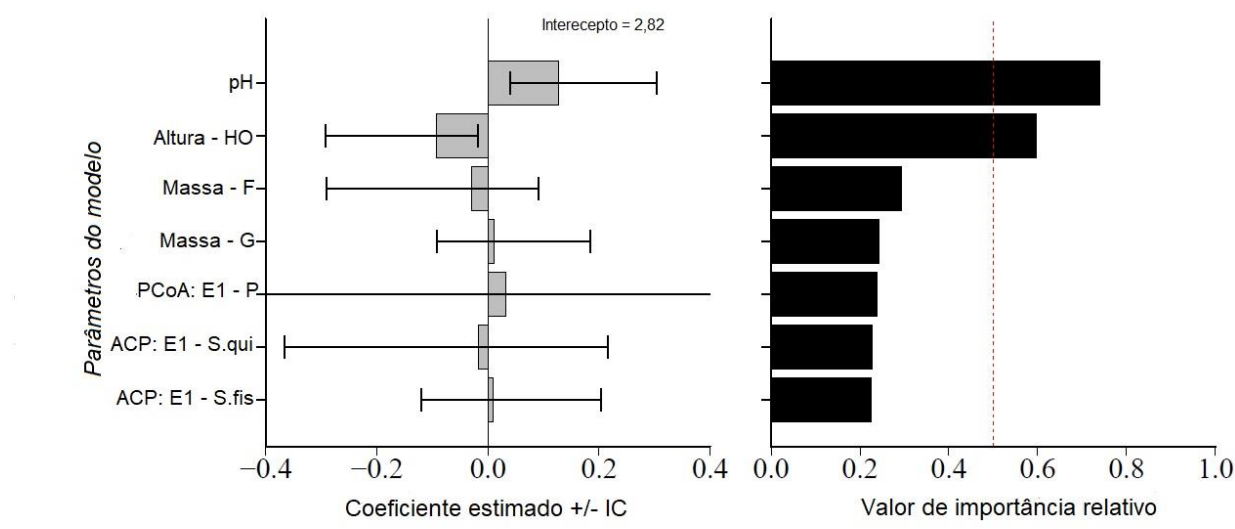
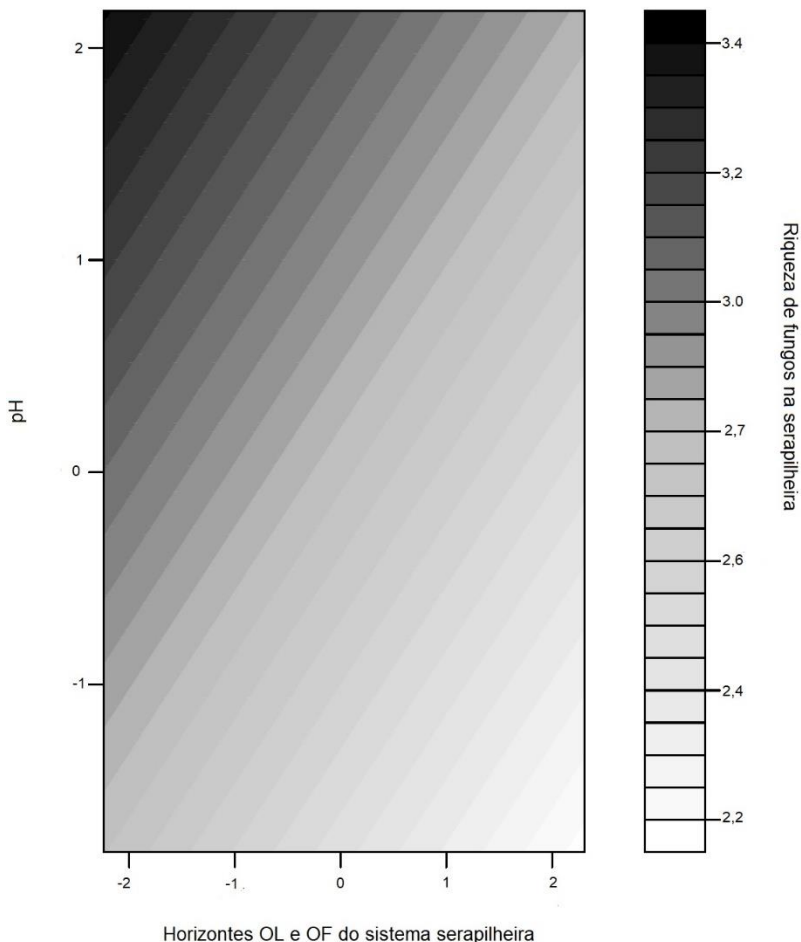


Figura 6 - Comportamento das variáveis preditoras (pH e altura dos horizontes orgânicos) que influenciaram significativamente a riqueza de fungos nos horizontes orgânicos do sistema serapilheira ao longo de 40 pontos amostrais. O efeito positivo foi observado com o pH, enquanto a altura da camada de serapilheira teve efeito negativo.



5 Discussão

Baseado nos resultados mostramos, como diferentes escalas espaciais (desde o tipo de substrato até grupos florísticos) contribuem para a diversidade de fungos da serapilheira em uma floresta tropical. O particionamento da diversidade em seus componentes espaciais melhora nossa compreensão da distribuição das espécies e destaca a importância da comunidade vegetal e da heterogeneidade espacial para a assembleia de fungos. Isso demonstra que a manutenção da diversidade de plantas contribui de forma significativa para a composição de fungos que consequentemente irão auxiliar nos processos do solo (e.g. decomposição). Nossos resultados são consistentes com outros trabalhos que mostram que os efeitos locais e regionais (CHEN et al., 2018;

YANG et al., 2017b) são mais fortes que o efeito global (PROBER et al., 2015; TEDERSOO et al., 2014) para fazer previsões sobre a sucessão da diversidade de fungos.

Grande parte da massa seca de folhas do horizonte OL dos grupos florísticos era das espécies de maior frequência na reserva (Tabela S1 – material suplementar), favorecendo sua contribuição no substrato. Pires e Salomão (2000), ao longo de 36 anos de monitoramento na reserva Mocambo (1956 a 1992), registraram mudanças contínuas na dinâmica vegetal, alertando para a perda de espécies superior ao recrutamento no final do período avaliado. A invasão por espécies pioneiras (*Pourouma mollis* e *Cecropia sciadophylla*) (AMARAL et al., 2012), mostrou que as alterações na dinâmica geraram um aumento na quantidade de luz que favoreceu o recrutamento e desenvolvimento destas espécies (LAURANCE; VASCONCELOS, 2009). Nos últimos 20 anos, a queda natural de árvores aumentou na reserva, tornando-se o principal motivo das clareiras internas (Salomão, comentário pessoal).

A composição de folhas nos horizontes orgânicos foi um fator importante para o aumento gradual na diversidade alfa de fungos presentes nos substratos da serapilheira (Fig. 2B), confirmando a primeira hipótese. O tipo de substrato também pode influenciar na abundância de fungos e nos estágios de sucessão fúngica, além de representar nichos específicos como materiais folícolas e lignícolas (BURESOVA et al., 2019; IZABEL; GUSMÃO, 2018; VIVELO; BHATNAGAR, 2019). A formação de horizontes é um processo que está primariamente relacionado à composição vegetal, seguido da capacidade de atração deste material aos organismos decompositores, assim como da resposta de ambos aos fatores ambientais (HÄTTENSCHWILER; TIUNOV; SCHEU, 2005b; ZANELLA et al., 2018b). Desta forma, a altura de um horizonte é uma medida que representa o tempo de decomposição dos substratos e depende da qualidade do material de formação (ZANELLA et al., 2018b).

Traços físicos e químicos de folhas, como a morfologia (forma, tamanho, resistência, dureza) e permanência de compostos de metabolismo secundário de plantas (taninos condensados, compostos fenólicos, aldeídicos), respectivamente, podem favorecer ou prolongar a decomposição (KRISHNA; MOHAN, 2017). Nos grupos florísticos que apresentaram a maior altura de horizontes OL e OF (Tabela S1), também

se registrou o maior acúmulo de folhas das espécies *Cecropia sciadophylla*, *Pourouma mollis* e *Eschweilera coreacea*, que apresentam morfologia e composição química características de uma lenta decomposição (BERG, 1978; BERG; AKKERMANS; HEUSDEN, 1990; CÁRDENAS et al., 2014; HÄTTENSCHWILER et al., 2008; LOPES et al., 2002). No grupo FC, com menor altura dos horizontes, houve pequena variação no acúmulo em massa de folhas e maior riqueza de espécies vegetais e de fungos.

Na comunidade fúngica, a maioria das espécies pertencia à classe Sordariomycetes, conhecidos cosmopolitas, frequentemente isolados em folhas de plantas terrestres e importantes decompositores da celulose (KRISHNA; MOHAN, 2017; TEDERSOO et al., 2014; ZHANG; WANG, 2015). Entre elas, *Thozetella cristata*, *Menisporopsis theobromae*, e *Chloridium virescens* foram as únicas amostradas no substrato de ambos os horizontes orgânicos (OL e OF) de todos os pontos de amostragem. Aproximadamente 74% das espécies foi identificada em menos de quatro pontos amostrais, o que pode explicar porque o turnover foi o componente que mais contribuiu para ambas as escalas $\beta 3$ e $\beta 4$ (Figura 3B). Isso significa que as comunidades dentro e entre os agrupamentos florísticos não são um subconjunto de espécies, mas sim uma comunidade diferente de fungos saprotróficos, possivelmente devido ao grande número de espécies especialistas identificado nas amostras, confirmando a segunda hipótese.

Em florestas tropicais, onde as condições de temperatura e umidade tem pouca variação, espécies de hábito especialista são mais resistentes, tem propagação vegetativa e não precisam competir, pois sua especialização está relacionada a fatores nutricionais e à química secundária dos substratos (RAMBELLI; MULAS; PASQUALETTI, 2004). Inversamente, espécies generalistas tem maior capacidade de colonização, mas menos tempo de vida (RAMBELLI; MULAS; PASQUALETTI, 2004).

Ambas as escalas mostram como a heterogeneidade do solo e a composição da vegetação são importantes para a determinação da composição fúngica da serapilheira (HUANG et al., 2019; SEATON et al., 2020; WEISSBECKER et al., 2018; YANG et al., 2017a). De acordo com Bárberan et al. (2015), plantas podem influenciar as comunidades microbianas via traços específicos, distribuição de raízes e liberação de exsudatos, que irão refletir no crescimento fúngico e na absorção de nutrientes.

A própria atividade metabólica de quebra de macromoléculas e liberação de substâncias no solo pelos fungos podem modificar o pH local (DEACON, 2006; PURAHONG et al., 2016), com influência sobre a distribuição de grupos, como Ascomycota, que também são sensíveis a mudanças na composição da vegetação (KIVLIN; HAWKES, 2016; VIVELO; BHATNAGAR, 2019). Estes resultados são consistentes com as observações de Peay et al. (2013), Yang et al. (2017) e Kivlin e Hawkes, (2020), que apontam a comunidade de plantas como fortes preditoras das comunidades fúngicas.

Nos quatro grupos florísticos, a composição vegetal foi capaz de explicar, positivamente, parte de toda a variação observada entre a comunidade de fungos (Figura 4, Mantel $r = 0.13$; $p < 0,05$), sugerindo que nesta reserva, o mosaico de estruturas físicas do sistema serapilheira pode exercer maior influência sobre a organização destes microorganismos, confirmando a terceira hipótese de que a diversidade gama é uma expressão da variação espacial das plantas na floresta em função dos mosaicos de serapilheira. A relação positiva corrobora pesquisas anteriores, sobre como a identidade e a espacialização das plantas podem ser utilizadas para refletir a comunidade de microorganismos decompositores (BARBERÁN et al., 2015; PEAY; BARALOTO; FINE, 2013; SCHIMANN et al., 2017; YANG et al., 2017b).

Isto deve acontecer devido a especialização de alguns grupos fúngicos no uso de recursos orgânicos, a entrada de folhas diferenciadas na serapilheira (BARBERÁN et al., 2015; SCHIMANN et al., 2017) e por diferenças químicas no substrato, que influenciam no crescimento das espécies (MCGUIRE et al., 2010). A especialidade fúngica remete à funcionalidade destes organismos nos solos florestais e no papel desempenhado no ciclo dos nutrientes (MCGUIRE et al., 2010). Este resultado reforça as afirmações de que mudanças ou perda de cobertura vegetal podem ter um impacto acentuado sobre o ecossistema, tanto para a biota abaixo do solo quanto acima dele (TEDERSOO et al., 2014). Esta relação já foi verificada em outras florestas tropicais por Peay et al. (2013), (MUELLER et al., 2014; QIAN et al., 2013), Qian et al., (2013) e subtropicais (WEISSBECKER et al., 2018).

Quanto ao mosaico de estruturas físicas da serapilheira, a altura dos horizontes orgânicos foi a única variável a influenciar significativamente a riqueza de

fungos. Isso mostra como estes organismos são dependentes das fontes destes elementos (PIOLI et al., 2020; POSADA; MADRIÑAN; RIVERA, 2012) e que os atributos físicos da serapilheira podem ser formas indiretas de demonstrar esta relação (BERNIER, 2018; POSADA; MADRIÑAN; RIVERA, 2012). A descrição da relação planta-fungo nestas camadas, baseando-se na organização dos componentes deste sistema e em como estes mosaicos de serapilheira são formados (BERNIER, 2018), pode representar uma ferramenta importante para entender os padrões que mantêm a funcionalidade das florestas tropicais com base na sua importância para a ciclagem de nutrientes.

A única variável do solo florestal a influenciar a riqueza de fungos neste fragmento foi o pH, que teve efeitos positivos, como um padrão que também pode ser observado para outros organismos pertencentes à biota do solo (CHAPMAN et al., 2013; KIVLIN; HAWKES, 2016) e dentro de um gradiente latitudinal (HUANG et al., 2019). O pH é um fator ambiental que influencia a carga líquida de proteínas de membrana, afetando diretamente a absorção de nutrientes específicos (DEACON, 2006). Por outro lado, solos com baixo pH podem conter níveis tóxicos de elementos traço, como alumínio, manganês, cobre e molibdênio, que podem impedir o crescimento de espécies mais sensíveis (WEBSTER; WEBER, 2007). Desta forma, o pH age como um filtro ambiental e pode explicar a contribuição da diversidade γ tanto em climas tropicais quanto temperados (HUANG et al., 2019; PURAHONG et al., 2016).

6 Conclusão

O ciclo dinâmico das florestas tropicais tende a aumentar rapidamente em pequenos fragmentos, provocando diferenças importantes nas estruturas espaciais destes ecossistemas. Uma delas é a formação de grupos florísticos distintos por mudanças na estrutura e composição da vegetação, que transformam a morfologia do sistema serapilheira no fundo da floresta em um mosaico, que consequentemente, afetam a riqueza e composição de espécies de fungos saprotróficos. Ao particionar a diversidade total em diferentes escalas, mostramos o quanto estes organismos são sensíveis às mudanças na estrutura dos substratos, na altura de horizontes orgânicos, e que suas comunidades variam espacialmente dependendo da composição vegetal local.

Desta forma, podemos confirmar afirmações feitas em pesquisas anteriores sobre como a identidade da planta e o tipo de folha disponibilizada no substrato podem ser utilizadas para prever as comunidades de microorganismos. Nestas florestas, manter a diversidade vegetal é uma garantia do sucesso da regeneração do fragmento após um distúrbio, pois a velocidade com que os nutrientes imobilizados no substrato poderão retornar à condição mineral e de reintegração aos tecidos vivos das plantas dependerá de interações eficientes com decompositores. Uma diversidade de fungos capaz acessar e disponibilizar nutrientes a partir da quebra de moléculas longas poderá ser mais eficiente para a resiliência de florestas em constante perturbação. A utilidade destas informações é aplicável à biologia da conservação e restauração, devido à possibilidade de identificação de estratégias para reflorestamento e recuperação de funções microbianas em áreas degradadas.

REFERÊNCIAS

- AMARAL, D. *et al.* The status of conservation of urban forests in eastern Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 2, p. 257–265, maio 2012.
- ANDERSON, M. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32–46, 1 fev. 2001.
- BALDRIAN, P. Microbial activity and the dynamics of ecosystem processes in forest soils. **Current Opinion in Microbiology**, v. 37, p. 128–134, jun. 2017.
- BARBERÁN, A. *et al.* Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest. **Ecology Letters**, v. 18, n. 12, p. 1397–1405, dez. 2015.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.
- BASELGA, A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, n. 12, p. 1223–1232, 2012.
- BECKLIN, K. M. *et al.* Examining plant physiological responses to climate change through an evolutionary lens. **Plant Physiology**, p. pp.00793.2016, 2 set. 2016.
- BERG, C. Espécies de *Cecropia* da Amazônia Brasileira. **Acta Amazonica**, v. 8, p. 149–182, 1 jun. 1978.

BERG, C. C.; AKKERMANS, R. W. A. P.; HEUSDEN, E. C. H. VAN. Cecropiaceae: Coussapoa and Pourouma, with an Introduction to the Family. **Flora Neotropica**, v. 51, p. 1–208, 1990.

BERNIER, N. Hotspots of biodiversity in the underground: A matter of humus form? **Applied Soil Ecology**, v. 123, p. 305–312, fev. 2018.

BURESOVA, A. et al. Succession of Microbial Decomposers Is Determined by Litter Type, but Site Conditions Drive Decomposition Rates. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 85, n. 24, 1 dez. 2019.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. **Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach**. 2. ed. New York: Springer-Verlag, 2002.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 23–35, jan. 2011.

CÁRDENAS, R. *et al.* Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rainforest tree community. **Journal of Ecology**, v. 102, 1 abr. 2014.

CARMO, L. T. DO *et al.* Riqueza de fungos causadores de ferrugens em plantas hospedeiras da Região Metropolitana de Belém, PA, Brasil. **Hoehnea**, v. 43, n. 4, p. 557–573, dez. 2016.

CASTAÑEDA-RUIZ, R. F. *et al.* **Fungal Diversity of Central and South America**. 2016

CHAO, A. *et al.* Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. **Ecological Monographs**, v. 84, n. 1, p. 45–67, 2014.

CHAPIN, F. S. *et al.* Plant Responses to Multiple Environmental Factors. **BioScience**, v. 37, n. 1, p. 49–57, jan. 1987.

CHAPMAN, S. K. *et al.* Leaf Litter Mixtures Alter Microbial Community Development: Mechanisms for Non-Additive Effects in Litter Decomposition. **PLoS ONE**, v. 8, n. 4, p. e62671, 29 abr. 2013.

CHEN, W. *et al.* Plant diversity is coupled with beta not alpha diversity of soil fungal communities following N enrichment in a semi-arid grassland. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 116, p. 388–398, jan. 2018.

CHI, Y.-Y. Multivariate methods. **WIREs Computational Statistics**, v. 4, n. 1, p. 35–47, 2012.

COLWELL, R. K. *et al.* Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, v. 5, n. 1, p. 3–21, 1 mar. 2012.

CRIST, T. O. *et al.* Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. **The American Naturalist**, v. 162, n. 6, p. 734–743, dez. 2003.

DEACON, J. W. **Fungal biology**. 4th ed ed. Malden, MA: Blackwell Pub, 2006.

DESCHUTTER, Y. *et al.* Relative contribution of multiple stressors on copepod density and diversity dynamics in the Belgian part of the North Sea. **Marine Pollution Bulletin**, v. 125, n. 1, p. 350–359, 15 dez. 2017.

EMBRAPA. CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE SOLOS. **Manual de metodos de análise de solo**. Rio de Janeiro: Embrapa, 1997.

EVERAERT, G. *et al.* Multimodel inference to quantify the relative importance of abiotic factors in the population dynamics of marine zooplankton. **Journal of Marine Systems**, v. 181, p. 91–98, 1 maio 2018.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null Models in Ecology**. [s.l: s.n.].

HÄTTENSCHWILER, S. *et al.* High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. **New Phytologist**, v. 179, n. 1, p. 165–175, 2008.

HÄTTENSCHWILER, S.; TIUNOV, A. V.; SCHEU, S. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, n. 1, p. 191–218, 2005.

HUANG *et al.* Environmental Filtering Drives Local Soil Fungal beta Diversity More than Dispersal Limitation in Six Forest Types along a Latitudinal Gradient in Eastern China. **Forests**, v. 10, n. 10, p. 863, 2 out. 2019.

IZABEL, T. DOS S. S.; GUSMÃO, L. F. P. Richness and diversity of conidial fungi associated with plant debris in three enclaves of Atlantic Forest in the Caatinga biome of Brazil. **Plant Ecology and Evolution**, v. 151, n. 1, p. 35–47, 28 mar. 2018.

KIVLIN, S. N.; HAWKES, C. V. Tree species, spatial heterogeneity, and seasonality drive soil fungal abundance, richness, and composition in Neotropical rainforests: Soil fungi in Neotropical rainforest. **Environmental Microbiology**, v. 18, n. 12, p. 4662–4673, dez. 2016.

KIVLIN, S. N.; HAWKES, C. V. Spatial and temporal turnover of soil microbial communities is not linked to function in a primary tropical forest. **Ecology**, v. 101, n. 4, abr. 2020.

KRISHNA, M. P.; MOHAN, M. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. **Energy, Ecology and Environment**, v. 2, n. 4, p. 236–249, ago. 2017.

LAURANCE, W. F. *et al.* Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. **Conservation Biology**, v. 16, n. 3, p. 605–618, jun. 2002.

LAURANCE, W.; VASCONCELOS, H. Consequências ecológicas da fragmentação florestal na amazônia. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, p. 434–451, 1 set. 2009.

LAVELLE, P. *et al.* A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130, jun. 1993.

LOPES, D. *et al.* Essential Oil Composition of Brazilian Pourouma Species. **Journal of Essential Oil Research - J ESSENT OIL RES**, v. 14, p. 402–406, 1 nov. 2002.

MAC NALLY, R. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. **Biodiversity & Conservation**, v. 9, n. 5, p. 655–671, 1 maio 2000.

MACHADO, E. L. M.; OLIVEIRA-FILHO, A. T. DE. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 1, p. 250–261, mar. 2010.

MCGUIRE, K. L. *et al.* Functional diversity in resource use by fungi. **Ecology**, v. 91, n. 8, p. 2324–2332, ago. 2010.

MONTEIRO, I. *et al.* Disturbance-modulated symbioses in termitophily. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 24, p. 10829–10838, 2017.

MORI, A. S. *et al.* Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales. **Ecology Letters**, v. 19, n. 3, p. 249–259, mar. 2016.

MORI, A. S.; ISBELL, F.; SEIDL, R. β -Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 33, n. 7, p. 549–564, jul. 2018.

MUELLER, R. C. *et al.* Links between plant and fungal communities across a deforestation chronosequence in the Amazon rainforest. **The ISME Journal**, v. 8, n. 7, p. 1548–1550, jul. 2014.

MURRAY, K.; CONNER, M. M. Methods to quantify variable importance: implications for the analysis of noisy ecological data. **Ecology**, v. 90, n. 2, p. 348–355, 2009.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 4, p. 867–878, jul. 1999.

PEAY, K. G. *et al.* Lack of host specificity leads to independent assortment of dipterocarps and ectomycorrhizal fungi across a soil fertility gradient. **Ecology Letters**, v. 18, n. 8, p. 807–816, ago. 2015.

PEAY, K. G.; BARALOTO, C.; FINE, P. V. Strong coupling of plant and fungal community structure across western Amazonian rainforests. **The ISME Journal**, v. 7, n. 9, p. 1852–1861, set. 2013.

PEI, Z. *et al.* Leaf litter diversity alters microbial activity, microbial abundances, and nutrient cycling in a subtropical forest ecosystem. **Biogeochemistry**, v. 134, n. 1–2, p. 163–181, jul. 2017.

PIOLI, S. *et al.* Linking plant litter microbial diversity to microhabitat conditions, environmental gradients and litter mass loss: Insights from a European study using standard litter bags. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 144, p. 107778, maio 2020.

POSADA, R. H.; MADRIÑAN, S.; RIVERA, E.-L. Relationships between the litter colonization by saprotrophic and arbuscular mycorrhizal fungi with depth in a tropical forest. **Fungal Biology**, v. 116, n. 7, p. 747–755, jul. 2012.

PROBER, S. M. *et al.* Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. **Ecology Letters**, v. 18, n. 1, p. 85–95, jan. 2015.

PURAHONG, W. *et al.* Life in leaf litter: novel insights into community dynamics of bacteria and fungi during litter decomposition. **Molecular Ecology**, v. 25, n. 16, p. 4059–4074, ago. 2016.

QIAN, H. *et al.* Drivers of β -diversity along latitudinal gradients revisited: Latitudinal gradients of β -diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 659–670, jun. 2013.

RAMBELLI, A.; MULAS, B.; PASQUALETTI, M. Comparative studies on microfungi in tropical ecosystems in Ivory Coast forest litter: behaviour on different substrata. **Mycological Research**, v. 108, n. 3, p. 325–336, mar. 2004.

RITTER, C. D. *et al.* High-throughput metabarcoding reveals the effect of physicochemical soil properties on soil and litter biodiversity and community turnover across Amazonia. **PeerJ**, v. 6, p. e5661, 25 set. 2018.

ROUSK, J.; BROOKES, P. C.; BÅÅTH, E. Contrasting Soil pH Effects on Fungal and Bacterial Growth Suggest Functional Redundancy in Carbon Mineralization. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 75, n. 6, p. 1589–1596, 15 mar. 2009.

SAKAI, S.; KITAJIMA, K. Tropical phenology: Recent advances and perspectives. **Ecological Research**, v. 34, n. 1, p. 50–54, jan. 2019.

SANTOS, R. F. DOS *et al.* Conidial fungi associated with leaf litter of red cedar (*Cedrela odorata*) in Belém, Pará (eastern Brazilian Amazon). **Acta Amazonica**, v. 48, n. 3, p. 230–238, set. 2018.

SCHIMANN, H. *et al.* Diversity and Structure of Fungal Communities in Neotropical Rainforest Soils: The Effect of Host Recurrence. **Microbial Ecology**, v. 73, n. 2, p. 310–320, fev. 2017.

SEATON, F. M. *et al.* Soil textural heterogeneity impacts bacterial but not fungal diversity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 144, p. 107766, maio 2020.

TEDERSOO, L. *et al.* Global diversity and geography of soil fungi. **Science**, v. 346, n. 6213, p. 1256688, 28 nov. 2014.

TEDERSOO, L. *et al.* Tree diversity and species identity effects on soil fungi, protists and animals are context dependent. **The ISME Journal**, v. 10, n. 2, p. 346–362, fev. 2016.

TERRER, C. *et al.* Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. **Science (New York, N.Y.)**, v. 353, n. 6294, p. 72–74, 1 jul. 2016.

VEECH, J. A. *et al.* The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 3–9, out. 2002.

VIERLING, L. A. *et al.* Using Satellite and Airborne LiDAR to Model Woodpecker Habitat Occupancy at the Landscape Scale. **PLOS ONE**, v. 8, n. 12, p. e80988, 6 dez. 2013.

VIVELO, S.; BHATNAGAR, J. M. An evolutionary signal to fungal succession during plant litter decay. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 95, n. 10, 1 out. 2019.

WEBSTER, J.; WEBER, R. W. S. **Introduction to Fungi**. Disponível em: <http://assets.cambridge.org/97805218/07395/frontmatter/9780521807395_frontmatter.htm>. Acesso em: 26 abr. 2020.

WEISSBECKER, C. *et al.* Experimental Evidence of Functional Group-Dependent Effects of Tree Diversity on Soil Fungi in Subtropical Forests. **Frontiers in Microbiology**, v. 9, p. 2312, 9 out. 2018.

YANG, T. *et al.* Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity. **New Phytologist**, v. 215, n. 2, p. 756–765, jul. 2017a.

YANG, Y. *et al.* Links between Soil Fungal Diversity and Plant and Soil Properties on the Loess Plateau. **Frontiers in Microbiology**, v. 8, p. 2198, 7 nov. 2017b.

ZAK, J. C.; WILLIG, M. R. Fungal biodiversity patterns. *In*: MUELLER, G. M.; BILLS, G. F.; FOSTER, M. S. (ed.). **Biodiversity of Fungi**. Burlington: Academic Press, 2004. p. 59–75.

ZANELLA, A. *et al.* Humusica 1, article 4: Terrestrial humus systems and forms — Specific terms and diagnostic horizons. **Applied Soil Ecology**, v. 122, p. 56–74, jan. 2018a.

ZHANG, N.; WANG, Z. Pezizomycotina: Sordariomycetes and Leotiomyces. In: MCLAUGHLIN, D. J.; SPATAFORA, J. W. (ed.). **Systematics and Evolution**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2015. p. 57–88.

Tabela S1 - Massa seca (g/m²) das folhas identificadas no horizonte OL e altura média dos horizontes orgânicos OL e OF (cm), descritos em cada grupo florístico. Floresta Perturbada: FP; Floresta com média perturbação: FMP; Floresta com baixa perturbação: FBP; Floresta conservada: FC.

Espécies	Família	Grupos			
		FP	FMP	FBP	FC
<i>Alchorneopsis sp.</i>	Euphorbiaceae				1.0 ± 0.11
<i>Amaioua guianensis</i>	Rubiaceae	4.9 ± 0.35			
<i>Annona exsucca</i>	Annonaceae	5.7 ± 0.00	2.6 ± 0.00		
<i>Arrabidaea sp.</i>	Bignoniaceae				4.2 ± 0.72
<i>Bauhinia rutilans</i>	Fabaceae	11.5 ± 2.43	1.8 ± 0.25	4.1 ± 0.28	1.8 ± 0.20
<i>Bowdichia sp.</i>	Fabaceae	1.0 ± 0.05			0.9 ± 0.00
<i>Calypttranthes speciosa</i>	Myrtaceae	7.5 ± 1.03			
<i>Casearia sp.</i>	Salicaceae		0.3 ± 0.00		
<i>Cecropia sciadophylla</i>	Urticaceae	47.3 ± 15.73			
<i>Chrysophyllum sp.</i>	Sapotaceae				1.5 ± 0.00
<i>Clusia grandiflora</i>	Clusiaceae		11.9 ± 0.00		
<i>Duguetia surinamensis</i>	Annonaceae			1.2 ± 0.12	
<i>Eschweilera coriacea</i>	Lecythidaceae	5.1 ± 1.72	2.7 ± 0.28	21.7 ± 1.86	9.6 ± 1.09
<i>Hebepetalum humiriifolia</i>	Linaceae		3.0 ± 0.00	2.0 ± 0.05	1.1 ± 0.12
<i>Heisteria densifrons</i>	Olacaceae		2.6 ± 0.00		2.0 ± 0.38
<i>Iryanthera sp.</i>	Iryanthera sp.	2.9 ± 0.36	1.5 ± 0.00		5.0 ± 0.76
<i>Lecythis idatimon</i>	Lecythidaceae			5.2 ± 0.09	1.0 ± 0.14
<i>Licania sp.</i>	Chrysobalanaceae	2.4 ± 0.57	1.5 ± 0.00		1.4 ± 0.09
<i>Licaria sp.</i>	Lauraceae	1.8 ± 0.12	3.8 ± 1.34		
<i>Mabea sp.</i>	Euphorbiaceae		1.5 ± 0.37	1.8 ± 0.00	4.4 ± 1.18
<i>Maprounea guianensis</i>	Euphorbiaceae				1.9 ± 0.00
<i>Micropholis guyanensis</i>	Sapotaceae	2.3 ± 0.29	2.4 ± 0.41	1.7 ± 0.14	2.1 ± 0.00
<i>Ocotea sp.</i>	Lauraceae	3.3 ± 0.73	1.5 ± 0.32	4.0 ± 0.42	1.8 ± 0.50
<i>Parahancornia fasciculata</i>	Apocynaceae	1.3 ± 0.10		5.5 ± 1.60	1.0 ± 0.04
<i>Pourouma mollis</i>	Urticaceae	29.0 ± 5.03	17.8 ± 3.65	2.7 ± 0.00	
<i>Pouteria sp.</i>	Sapotaceae	2.6 ± 0.58	1.2 ± 0.08		4.3 ± 0.39
<i>Protium pallidum</i>	Burseraceae	5.5 ± 0.90	3.8 ± 0.50	4.1 ± 1.15	12.4 ± 2.34
<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i>	Fabaceae	2.9 ± 0.26	3.0 ± 0.33	3.1 ± 0.24	2.2 ± 0.24
<i>Schnella splendens</i>	Fabaceae	2.5 ± 0.00		0.6 ± 0.06	3.0 ± 0.79
<i>Symphonia globuliphera</i>	Clusiaceae		1.7 ± 0.52		
<i>Tapirira guianensis</i>	Anacardiaceae				1.8 ± 0.00
<i>Theobroma subincanum</i>	Malvaceae	9.7 ± 1.76	4.1 ± 0.82	4.1 ± 0.49	7.4 ± 1.74
<i>Trichilia micrantha</i>	Meliaceae				2.0 ± 0.30
<i>Vantanea guianensis</i>	Humiriaceae		7.0 ± 1.11	3.6 ± 0.40	10.0 ± 2.99
<i>Vochysia guianensis</i>	Vochysiaceae			3.0 ± 0.25	2.5 ± 0.31
<i>Vouacapoua americana</i>	Fabaceae	2.0 ± 0.06	4.2 ± 0.65	1.9 ± 0.00	
Altura dos horizontes (cm)					
Horizonte OL		2.5 ± 0.73	1.6 ± 0.36	1.6 ± 0.49	1.2 ± 0.43
Horizonte OF		4.8 ± 0.96	4.6 ± 1.08	4.7 ± 1.26	3.6 ± 0.95

Tabela S2 - Fungos do Filo Ascomycota identificados nos substratos do sistema serapilheira na Reserva Mocambo, Belém-Pará. Os valores correspondem às ocorrências (presença e ausência) por tipo de substrato (Folha, Galho) pertencentes em um horizonte orgânico específico (OL, OF).

Gênero, Espécies	Horizonte OL		Horizonte OF	
	Folha	Galho	Folha	Galho
<i>Acremonium</i> like	0	0	0	1
<i>Aculeata</i> like	0	1	0	0
<i>Alchornea</i> like	0	1	0	0
<i>Anungitea fragilis</i> B. Sutton	4	0	0	1
<i>Anungitea</i> like	1	0	0	0
<i>Anungitea</i> sp1	2	0	3	0
<i>Anungitea</i> sp2	1	0	2	0
<i>Anungitea</i> sp3	2	0	1	0
<i>Anungitea</i> sp4	2	0	0	0
<i>Ardhachandra</i> sp	0	0	1	0
<i>Bactrodesmiastrum</i> sp	0	1	0	0
<i>Bactrodesmium longisporum</i> M. B. Ellis	0	0	0	1
<i>Beltrania querna</i> Harkn.	1	0	0	0
<i>Beltrania rhombica</i> Penz.	24	1	3	3
<i>Beltrania</i> sp	0	0	4	0
<i>Beltraniella portoricenses</i> (Stevens) Piroz. & Patil	11	0	5	0
<i>Beltraniella</i> sp	1	0	1	0
<i>Brachysporiella gayana</i> Bat.	0	1	1	4
<i>Cacumisporium pleuroconidiophorum</i> (Davydkina & Melnik) R.F. Castañeda, Heredia & Iturr.	0	1	0	0
<i>Campylospora filicladia</i> Nawawi	0	0	1	0
<i>Campylospora</i> sp	1	0	0	0
<i>Canalisporium pulchrum</i> (Hol.-Jech. & Mercado) Nawawi & Kuthub.	2	0	0	0
<i>Castanadiella</i> like	3	0	0	0
<i>Castanadiella</i> sp	2	0	1	0
<i>Castanadiella</i> sp1	9	1	11	1

<i>Castanadiella</i> sp2	0	1	0	0
<i>Castanadiella</i> sp3	1	0	0	0
<i>Ceratocystis</i> like	1	0	0	0
<i>Chaetendophragmia triangularis</i> Matsush.	0	0	1	0
<i>Chaetochalara</i> sp	1	0	0	0
<i>Chaetopsina</i> fulva Rambelli	2	0	0	0
<i>Chaetopsina</i> sp1	1	0	0	0
<i>Chaetopsina</i> sp2	0	0	1	0
<i>Chaetopsis</i> cubensis R.F. Castañeda	3	0	2	1
<i>Chaetopsis intermedia</i> R.F. Castañeda & W.B. Kendr.	3	0	2	1
<i>Chaetopsis</i> sp	2	0	0	0
<i>Chaetosphaeria pulchriseta</i> S. Hughes, W.B. Kendr. & Shoemaker	8	1	2	1
<i>Chalara alabamensis</i> Morgan-Jones & E.G. Ingram	1	0	0	0
<i>Chalara</i> sp	1	0	0	1
<i>Chalara</i> sp1	1	0	0	0
<i>Chalara</i> sp2	1	0	0	0
<i>Chalara</i> sp3	1	0	0	0
<i>Chloridium</i> sp	0	0	1	0
<i>Chloridium</i> sp1	0	1	0	3
<i>Chloridium transvaalense</i> Morgan-Jones, R.C. Sinclair & Eicker	7	0	2	1
<i>Chloridium virescens</i> (Pers.) W. Gams & Hol.-Jech.	7	8	9	12
<i>Circinotrichum maculiforme</i> Nees	0	1	0	0
<i>Circinotrichum olivaceum</i> (Speg.) Piroz.	1	0	0	1
<i>Cirrenalia nigrospora</i> Somrith., Chatmala & E.B.G. Jones	0	1	0	0
<i>Cladosporium</i> like	1	0	3	0
<i>Clonostachys</i> sp	2	3	0	2
<i>Clonostachys</i> sp1	2	0	0	0
<i>Clonostachys</i> sp2	0	0	1	4
<i>Clonostachys</i> sp3	1	0	0	0
<i>Codinaea simplex</i> S. Hughes & W.B. Kendr.	12	0	2	1
<i>Codinaea</i> sp	0	0	0	1

<i>Codinaea</i> sp1	3	0	3	0
<i>Codinaea</i> sp2	2	3	3	1
<i>Codinaea</i> sp3	1	1	0	0
<i>Codinaea</i> sp4	4	1	2	0
<i>Codinaea</i> sp5	0	1	1	4
<i>Codinaea</i> sp6	3	0	0	1
<i>Codinaea</i> sp7	1	0	0	0
<i>Codinaea</i> sp8	0	0	0	1
<i>Cordana terrestris</i> (Timonin) Hern.-Restr., Gené & Guarro	0	0	4	0
<i>Cryptophiale kakombensis</i> Piroz.	9	0	7	2
<i>Cryptophiale udagawae</i> Piroz. & Ichinoe	0	0	0	1
<i>Cryptophialoidea fasciculata</i> Kuthub. & Nawawi	11	1	8	2
<i>Cylindrocladiopsis</i> sp	0	1	0	0
<i>Cylindrocladiopsis</i> sp1	0	0	1	0
<i>Cylindrocladium</i> sp	1	0	2	0
<i>Cylindrocladium</i> sp1	1	0	0	0
<i>Dactylaria</i> like	1	2	3	2
<i>Dactylaria</i> sp	1	0	2	0
<i>Dactylaria</i> sp1	0	2	1	1
<i>Dactylaria</i> sp2	4	0	2	1
<i>Dactylaria</i> sp3	3	1	1	0
<i>Dactylaria</i> sp4	2	0	1	0
<i>Dactylaria</i> sp5	0	2	0	0
<i>Dactylaria</i> sp6	1	0	1	2
<i>Dendryosphaera</i> sp	0	0	0	1
<i>Dictyochaeta</i> like	2	0	0	1
<i>Dictyochaeta</i> sp	6	1	4	2
<i>Dictyochaeta</i> sp1	1	0	1	0
<i>Dictyochaeta</i> sp2	1	1	0	2
<i>Dictyochaetopsis polysetosa</i> R.F. Castañeda, Gusmão, Guarro & Saikawa	1	0	0	1
<i>Dictyochaetopsis</i> sp	0	0	1	0

<i>Dictyochaetopsis</i> sp1	2	1	0	0
<i>Dictyochaetopsis</i> sp2	1	1	0	0
<i>Dictyochaetopsis</i> sp3	1	0	0	0
<i>Dictyochaetopsis</i> sp4	0	0	0	3
<i>Dictyochaetopsis</i> sp5	0	0	1	0
<i>Dictyochaetopsis</i> sp6	1	1	0	0
<i>Dictyosporium</i> sp	0	1	0	0
<i>Dictyosporium</i> sp1	2	0	0	0
<i>Dictyosporium</i> sp2	2	0	1	2
<i>Dictyosporium</i> sp3	1	0	0	0
<i>Dictyosporium</i> sp4	0	0	0	1
<i>Dictyosporium</i> sp5	0	0	0	1
<i>Dinemasporium</i> sp	18	5	15	6
<i>Dinemasporium</i> sp1	6	0	3	2
<i>Dinemasporium</i> sp2	3	0	1	0
<i>Dinemasporium</i> sp3	4	0	2	2
<i>Endophragmiella boothii</i> M.B. Ellis ex P.M. Kirk	4	4	4	4
<i>Endophragmiella</i> sp	1	0	0	0
<i>Endophragmiella</i> sp1	0	1	0	0
<i>Exserticlava triseptata</i> (Matsush.) S. Hughes	0	0	0	1
<i>Gonytrichum macrocladum</i> (Sacc.) S. Hughes	3	2	1	2
<i>Gonytrichum</i> sp	1	0	0	0
<i>Guedea</i> sp	1	0	1	0
<i>Gyrothrix magica</i> Lunghini & Onofri	2	0	0	0
<i>Gyrothrix microsperma</i> (Höhn.) Piroz.	0	0	0	1
<i>Helicosporium</i> sp1	2	0	2	1
<i>Helicosporium</i> sp2	1	2	0	0
<i>Helicosporium</i> sp3	2	0	0	2
<i>Henicospora</i> sp	1	0	0	0
<i>Henicospora</i> sp1	4	0	1	0
<i>Henicospora</i> sp2	1	0	3	0

<i>Hyphodiscosia</i> like	2	0	1	0
<i>Hyphodiscosia</i> sp	0	0	1	0
<i>Hysterium</i> like	0	0	0	1
<i>Idriella cubensis</i> R.F. Castañeda & G.R.W. Arnold	1	0	1	0
<i>Idriella</i> like	1	0	1	0
<i>Idriella</i> sp	0	0	0	1
<i>Idriella</i> sp1	2	1	0	0
<i>Idriella</i> sp2	2	1	0	0
<i>Intercalarispora</i> sp	0	1	0	0
<i>Kionochaeta ramifera</i> (Matsush.) P.M. Kirk & B. Sutton	13	0	10	1
<i>Kionochaeta spissa</i> P.M. Kirk & B. Sutton	2	0	0	0
<i>Lauriomyces</i> sp	0	0	1	0
<i>Lauriomyces</i> sp1	9	0	1	1
<i>Lauriomyces</i> sp2	1	0	0	0
<i>Lauriomyces</i> sp3	2	0	1	0
<i>Lauriomyces</i> sp4	1	0	0	0
<i>Magnicamarosporium</i> sp	0	0	0	1
<i>Menisporopsis pirozynskii</i> Varghese & V.G. Rao	0	0	0	1
<i>Menisporopsis</i> sp	3	2	2	1
<i>Menisporopsis</i> sp1	1	0	0	0
<i>Menisporopsis</i> sp2	0	0	1	0
<i>Menisporopsis theobromae</i> S. Hughes	16	4	8	2
<i>Monodictys</i> sp1	0	0	0	1
<i>Monodictys</i> sp2	0	0	0	1
<i>Monodictys</i> sp3	0	0	1	0
<i>Monodictys</i> sp4	0	0	0	1
<i>Monodictys</i> sp5	0	1	0	1
<i>Monodictys</i> sp6	1	0	0	0
<i>Monodictys</i> sp7	0	1	0	0
<i>Mycoleptodiscus</i> like	1	0	0	0
<i>Mycoleptodiscus</i> sp	0	0	1	1

<i>Nakataea fusispora</i> (Matsush.) Matsush.	2	0	0	0
<i>Orbilina</i> like	0	1	0	1
<i>Paliphora intermedia</i> Alcorn	3	0	0	0
<i>Paraceratocladium silvestre</i> R.F. Castañeda	0	0	1	0
<i>Parasympodiella</i> sp	0	0	1	0
<i>Penicillium</i> like	0	1	0	2
<i>Phaeoisaria</i> sp	0	0	0	1
<i>Phialocephala humicola</i> S.C. Jong & E.E. Davis	1	0	1	0
<i>Phialocephala</i> sp	0	0	1	0
<i>Pleurophragmium malaysianum</i> Matsush.	0	0	1	0
<i>Polybatostopora</i> sp	0	0	1	0
<i>Satchmopsis brasiliensis</i> B. Sutton & Hodges	4	0	0	0
<i>Satchmopsis</i> sp1	2	0	0	0
<i>Selenodriella</i> sp	1	0	0	0
<i>Selenodriella</i> sp1	4	0	2	0
<i>Selenodriella</i> sp2	1	0	0	0
<i>Selenodriella</i> sp3	2	0	0	0
<i>Selenosporella perramosa</i> (W.B. Kendr. & R.F. Castañeda) R.F. Castañeda	4	0	0	0
<i>Septomyrothecium uniseptatum</i> Matsush.	1	0	2	0
<i>Solosympodiella clavata</i> Matsush.	0	0	1	0
<i>Speiropsis scopiformis</i> Kuthub. & Nawawi	0	0	2	0
<i>Speiropsis</i> sp	1	0	0	0
<i>Sporidesmiella aspera</i> Kuthub. & Nawawi	1	0	0	0
<i>Sporidesmiella hyalosperma</i> (Corda) P.M. Kirk	0	1	0	0
<i>Sporidesmiella</i> like	1	0	0	0
<i>Sporidesmiella</i> sp1	3	0	0	0
<i>Sporidesmiella</i> sp2	5	2	1	0
<i>Sporidesmiella</i> sp3	4	0	0	0
<i>Sporidesmiella</i> sp4	1	0	1	0
<i>Sporidesmiella</i> sp5	3	0	2	0
<i>Subramaniomyces</i> sp	2	0	0	0

<i>Subulispora procurvata</i> Tubaki	4	0	2	0
<i>Thozetella coronata</i> J.S. Monteiro, R.F. Castañeda & Gusmão	0	0	0	1
<i>Thozetella cristata</i> Piroz. & Hodges	18	12	7	8
<i>Thozetella cubensis</i> R.F. Castañeda & G.R.W. Arnold	1	0	0	0
<i>Thozetella gigantea</i> B.C. Paulus, Gadek & K.D. Hyde	1	0	0	0
<i>Thozetella</i> like	0	0	0	1
<i>Thozetella</i> sp1	0	0	1	0
<i>Thozetella submersa</i> F.R. Barbosa & Gusmão	1	0	2	0
<i>Trichocladium</i> like	2	2	0	0
<i>Trichocladium</i> sp	0	1	0	0
<i>Trichoderma</i> sp	0	1	1	1
<i>Triscelophorus</i> sp	0	0	0	1
<i>Vanakripa</i> sp	0	1	0	0
<i>Vermiculariopsiella cubensis</i> (R.F. Castañeda) Nawawi, Kuthub. & B. Sutton	2	0	1	0
<i>Vermiculariopsiella</i> sp1	1	0	0	0
<i>Vermiculariopsiella</i> sp2	1	0	0	0
<i>Veronaea</i> like	0	0	0	1
<i>Veronaea</i> sp	0	0	0	1
<i>Veronaea</i> sp1	1	0	4	0
<i>Veronaea</i> sp2	0	0	0	1
<i>Veronaea</i> sp3	0	1	0	0
<i>Veronaea</i> sp4	0	1	0	1
<i>Verticillium</i> sp	2	0	0	0
<i>Volutella minima</i> Höhn.	1	1	0	0
<i>Volutella</i> sp	0	2	2	3
<i>Wiesneriomyces laurinus</i> (Tassi) P.M. Kirk	1	0	1	0
<i>Wiesneriomyces</i> sp	0	0	1	0
<i>Zelosatchmopsis</i> sp	1	0	0	0

CAPÍTULO 3 ANÁLISE ESPACIAL DA INTERAÇÃO PLANTA-MACROFAUNA-SOLO NA FORMAÇÃO DE SISTEMAS DE SERAPILHEIRA EM REMANESCENTES FLORESTAIS NA AMAZÔNIA

RESUMO

A produtividade florestal é dependente de uma sequência hierárquica de processos, mediada pelo clima, qualidade do solo, plantas, macrofauna e microorganismos. A interação entre estes níveis origina os sistemas de serapilheira e alterações causadas por distúrbios, como a fragmentação de florestas, podem criar limitações neste processo. Assim, o desenvolvimento dos horizontes de serapilheira é uma resposta adaptativa da biodiversidade aos filtros ambientais. Na reserva Mocambo, a fragmentação favoreceu a invasão e a abundância de espécies de plantas pioneiras, cujo tamanho grande das folhas depositadas na serapilheira, tornou-se um filtro seletivo da diversidade de decompositores. A fertilidade do solo decresceu com o aumento da perturbação na floresta e locais menos férteis eram os de maior acúmulo de serapilheira ($RV=0,38$, $p<0,001$). Inversamente, a morfologia do solo apresentou maior agregação com o aumento da perturbação, quando os solos eram menos férteis ($RV=0,20$, $p<0,05$). Na floresta conservada, o menor acúmulo de serapilheira foi favorecido por folhas de tamanho médio a pequeno e maior atividade de minhocas, que são animais sensíveis a variações na qualidade do solo. Contrariamente, o gradiente de baixa (FBP), média (FMP) e alta perturbação (FP), causado pelo acúmulo de folhas de tamanhos variados, mas em sua maioria, de tamanho grande, favoreceu uma maior riqueza de fauna de transformadores de serapilheira e diminuição nas populações de minhocas ($RV=0,34$, $p<0,01$). Este aumento na riqueza e densidade pode ser explicado pela oferta variada de recursos e habitat, proporcionado pela estrutura desenvolvida de raízes finas no horizonte OF, que atraem organismos e melhoram sua eficiência na extração de nutrientes diretamente da serapilheira. Os resultados mostraram que nas florestas tropicais, onde variações de temperatura e umidade não limitam a atividade dos decompositores, o solo é o agente superior de controle da dinâmica de decomposição. Em seguida as plantas, que depositam no solo materiais de diferentes qualidades, tem efeito sobre a composição da macrofauna, uma vez que a serapilheira pode atrair ou

repelir táxons distintos. Avaliar as camadas de serapilheira em diferentes florestas é uma possibilidade de diagnóstico presente e de projeção para o futuro, essencial para o estabelecimento de estratégias em programas de restauração e conservação de remanescentes florestais.

Palavras-chave: modelo hierárquico; sistema serapilheira; solo; dinâmica de decomposição.

ABSTRACT

Forest productivity is dependent on a hierarchical sequence of processes, mediated by climate, soil quality, plants, macrofauna and microorganisms. The interaction between these levels gives rise to the humus systems and changes caused by disturbances, like forest fragmentation, can create limitations in this process. Thus, the development of litter horizons is an adaptive response of biodiversity to environmental filters. In the Mocambo reserve, fragmentation favored the invasion and the abundance of pioneer plant species, whose large leaf sizes deposited in the litter, became a selective filter of the diversity of decomposers. Soil fertility decreased with increasing disturbance in the forest and less fertile places were those with the highest litter accumulation ($RV = 0.38$, $p < 0.001$). Inversely, soil morphology showed greater aggregation with increased disturbance, when the soils were less fertile ($RV = 0.20$, $p < 0.05$). In the conserved forest, the lower accumulation of litter was favored by medium to small leaves and greater activity of earthworms, animals sensitive to variations in soil quality. In contrast, the gradient of low (FBP), medium (FMP) and high disturbance (FP), caused by the accumulation of leaves of varying sizes, but mostly, of large size, led to a greater richness of litter transformers and lower earthworm populations ($RV = 0.34$, $p < 0.01$). This increase in richness and density can be explained by the variety of resources and habitat, provided by the structure of fine roots in the OF horizon, that attract organisms and improve their efficiency in extracting nutrients directly from the litter. The results showed that in tropical forests, where variations in temperature and humidity do not limit the activity of decomposers, soil is the main agent controlling decomposition dynamics. Then, the plants that, deposit materials of different qualities in the soil have an effect on macrofauna communities, since the litter can attract or repel different taxa. Assessing litter layers in different forests can

be used to diagnose and predict the future, aiding in the establishment of strategies to restore and conserve forest remnants.

Keywords: hierarchical model; humus system; soil; decomposition dynamics.

3.1 Introdução

Nas florestas, as vias de produção e decomposição da matéria orgânica são intercambiáveis, uma vez que para assimilar moléculas carbônicas da atmosfera durante a fotossíntese, as plantas precisam de uma boa condição hídrica e de nutrientes essenciais para a formação de proteínas (CHAPIN et al., 1987). A disponibilização hídrica do solo é um processo que depende da fonte de oferta de água e em seguida, da retenção entre poros no solo (AMARO FILHO; ASSIS JÚNIOR; MOTA, 2008). Poros são formados pela presença de agregados, que só poderão existir pela cimentação de partículas minerais com compostos orgânicos, provenientes da atividade de raízes e de organismos decompositores sobre a serapilheira e de bioturbadores do solo (DAVIES, 2002; DECAËNS, 2010; LAVELLE; SPAIN, 2001; SPELZHAUSEN; WESENER; SCHÜTTE, 2020; WU; WANG, 2019).

Assim, a produtividade florestal é dependente de uma sequência hierárquica de processos, onde o clima, por meio da radiação solar, umidade e temperatura, tem papel essencial e superior sobre os processos seguintes (LAVALLE et al., 1993b; ZANELLA et al., 2018a). Em seguida o solo, com sua aptidão para disponibilizar água e nutrientes, age como o segundo mediador da produtividade (LAVALLE et al., 1993b), permitindo que sementes germinem, ancorem suas raízes e possam ter acesso às fontes de radiação solar direta ou difusa (DENSLOW, 1980).

Quando conseguem crescer até a maturidade, plantas controlam localmente populações de bactérias, fungos e invertebrados decompositores, por meio da quantidade e qualidade de serapilheira depositada sob o solo florestal (ALMEIDA et al., 2015; CHAPIN et al., 1987; CUEVAS; MEDINA, 1986; SAKAI; KITAJIMA, 2019). A garantia de que este material seja reciclado ao ponto de haver retorno dos nutrientes para o ecossistema depende das interações estabelecidas entre o solo, as plantas, a macrofauna e microorganismos, tudo isso modulado por fatores abióticos (FRAGOSO;

LAVELLE, 1995; LAVELLE et al., 2020), originando assim os sistemas serapilheiras (LAVELLE et al., 1993b; ZANELLA et al., 2018a).

A dependência da qualidade do solo e de sistemas biológicos para a regulação da decomposição nestas florestas, torna essencial considerar cada componente do sistema serapilheira individualmente, uma vez que alterações causadas por distúrbios podem criar limitações neste processo (LAVELLE et al., 1993b). A fragmentação das florestas tropicais é uma importante fonte de distúrbios e um dos maiores entraves à conservação da biodiversidade nestes ecossistemas (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016; HANSEN et al., 2020; RODRIGUES, 2013; SCHULDT et al., 2018). Comparações da produção de serapilheira em florestas intactas e exploradas (ALMEIDA et al., 2015; SAYER et al., 2010; YANG; WARREN; ZOU, 2007) mostraram que o desenvolvimento destes horizontes é uma resposta adaptativa da biodiversidade aos filtros ambientais, impostos por condições naturais ou antrópicas, que cria mosaicos de sistema serapilheira com diferentes sistemas de biodegradação. Deste modo, a especificidade com que as florestas tropicais responderão às mudanças causadas por distúrbios, como a fragmentação de habitats, é um desafio que demanda investigações sobre os efeitos destas alterações em curto e longo prazos.

Com o objetivo de esclarecer os mecanismos utilizados pela floresta para adaptar seu funcionamento ao distúrbio iminente, esta pesquisa se propôs a responder as seguintes questões: - Como o mosaico de sistemas de serapilheira é formado em fragmentos de floresta tropical? - Como a fauna de invertebrados decompositora no solo contribui para a formação destes mosaicos? Três hipóteses são propostas: O mosaico de sistemas de serapilheira evidenciado no capítulo I deste documento se formou em resposta ao: 1) Efeito do solo - Em resposta à heterogeneidade da qualidade física e química do solo que cria um mosaico de sítios com diferentes taxas de decomposição e morfologias dos sistemas serapilheira; 2) Efeito da qualidade das folhas produzidas por árvores de espécies distintas que produzem folhas de qualidades variadas, em resposta as condições de iluminação criadas pelas aberturas no dossel, com velocidades de decomposição variadas, que determinam, por sua vez, sistemas de serapilheira com morfologias distintas, independentes das características do solo e; 3) Efeito da comunidade de macroinvertebrados - A dinâmica espacial das comunidades de

macroinvertebrados determina seu perfil funcional, abundância e diversidade a pequena escala, formando mosaicos de horizontes orgânicos de diferentes alturas, com dinâmicas distintas de decomposição da serapilheira.

4 MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi desenvolvida na Reserva Mocambo, no mesmo momento em que se tomou os dados florísticos (capítulo I) e de diversidade fúngica (capítulo II) em cada ponto amostral distribuído nos quatro transectos dos grupos florísticos (Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP). Utilizaram-se os dados da descrição da serapilheira nestes pontos amostrais, da composição de folhas do horizonte OL (capítulo I) e das características físico-químicas do solo (capítulo II). Foram analisados a estrutura e massa de agregados biogênicos do solo (0-10 cm) e macrofauna associada a cada compartimento do sistema serapilheira (Horizontes OL e OF, Horizonte A: 0-10 e 10-20 cm).

Além das análises químicas de solo mencionadas no capítulo II, também foram utilizadas nesta pesquisa: Fósforo assimilável (teor total no solo), Acidez potencial (via Acetato de Ca) e K (Espectrofotometria de chama) (EMBRAPA., 1997). Calcularam-se: A soma de bases (S), representada pela soma dos teores de Cálcio, Potássio, Magnésio e Sódio; Capacidade de Troca Catiônica (CTC), pela soma da acidez potencial (Hidrogênio e Alumínio) com o valor da soma de bases trocáveis (S) e; Saturação por bases (V%), que é a soma de bases trocáveis (S), expressa em porcentagem de capacidade de troca catiônica (CTC) (RONQUIM, 2010).

4.1 Morfologia do solo e classificação dos invertebrados nos compartimentos

Os agregados do solo foram coletados em cada ponto amostral com um amostrador de ferro, medindo 10 cm x 10 cm x 10 cm seguindo o método desenvolvido por Velásquez et al., (2007). Em laboratório os agregados foram classificados em macroagregados biogênicos e radiculares dentro das categorias de tamanho: ≥ 5 mm (grandes), ≥ 3 mm e < 5 mm (médios), ≥ 2 mm e < 3 mm (pequenos) (Adaptado de Velásquez et al., 2007). Em seguida foram secados à 65 °C por 72 h, e pesados em

balança de precisão (0,001 g) para obtenção da massa seca. A macrofauna da serapilheira foi triada manualmente de cada horizonte orgânico (OL e OF) classificado no ponto amostral (em amostras de 0,5 m x 0,5 m) e conservada em álcool absoluto. A macrofauna do solo foi amostrada segundo o método ISO/TSBF, que consiste na extração de monólitos de solo com 10 cm de profundidade, 25 cm de largura e 25 cm de comprimento, na camada 0-30 cm (ISO, 2011). Nesta pesquisa consideramos apenas as camadas de solo de 0-10 e 10-20 cm das quais os animais foram triados manualmente e conservados em álcool absoluto. Os organismos foram identificados nos níveis taxonômicos de classe, ordem e família no Laboratório de Ecologia de Insetos, no Campus de Pesquisa do Museu paraense Emílio Goeldi.

4.2 Análise de dados

A comparação das distribuições espaciais dos padrões de serapilheira com os parâmetros edáficos e faunísticos correspondentes foi feita por meio de análises de co-inércia (DOLÉDEC; CHESSEL, 1994) entre as análises de componentes principais (ACP) de cada conjunto de variáveis: solo (propriedades físico-químicas – ver capítulo II), planta (massa da diversidade de folhas do horizonte OL – ver capítulo I), serapilheira (massa de folhas, galhos, raízes partes reprodutivas - ver capítulo I), agregados (macroagregados biogênicos e de raízes) e macrofauna (invertebrados do solo). Um teste de permutação foi aplicado para validar a distribuição de cada conjunto de variáveis entre os grupos florísticos delimitados no capítulo I.

A análise de Co-inércia busca um espaço de fatores comum aos dados das variáveis e as projeta entre os pontos de amostragem. O cálculo de um coeficiente de correlação de matriz entre as tabelas e o teste de sua significância mostra se a covariação entre as tabelas foi significativa e que proporção da variabilidade total é explicada por essa relação. Com os resultados, criaram-se subindicadores que resumiram em uma escala de variação de 0,1 a 1 a qualidade do solo, a dominância de espécies pioneiras ou de sucessão tardia na comunidade de plantas, a morfologia da serapilheira, que variou de pouco a muito espessa e estruturada (medida como indicador de velocidade de decomposição), agregação do solo e a abundância e diversidade da macrofauna, adaptado a partir de Velásquez et al. (2007). Os cálculos foram processados no programa

R (The R Project for Statistical Computing), versão 4.0.2 (www.r-project.org), com uso dos pacotes *ade4* e *adegraphics* (THIOULOUSE et al., 1997).

5 RESULTADOS

O sistema serapilheira da reserva Mocambo é espacialmente formado por mosaicos que caracterizam cada um dos quatro grupos florísticos observados (Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP) com características particulares de estrutura e composição da vegetação arbórea (capítulo I). Para cada conjunto de variáveis de solo, comunidades de plantas, morfologia da serapilheira, morfologia dos agregados e comunidades de macrofauna, foram efetuadas análises de componentes principais (ACP) e os resultados foram validados dentro de cada grupo florístico por meio de testes de permutação.

5.1 Condições do Solo e Grupos Florísticos

Os dois primeiros eixos de uma ACP calculada a partir das propriedades físico-químicas do solo (53,6% de variação observada), mostraram que os grupos florísticos apresentam características distintas de fertilidade, (48% da variância explicada, $p < 0,001$). O primeiro eixo da ACP (35,2%) é positivamente caracterizado por solos mais férteis, com maiores teores de carbono orgânico total, fósforo e alta capacidade de troca catiônica, principalmente dos íons sódio e potássio. Estas condições de solo são encontradas nos pontos amostrais da floresta conservada (FC) e parte dos pontos amostrais da floresta de baixa perturbação (FBP).

Oposto à estas condições, encontram-se solos com maior saturação de bases e cálcio, observado nos pontos amostrais da floresta perturbada (FP). O segundo eixo da ACP (18,4%) expressa diferenças de textura, entre solos com maiores proporções de argila, silte e alto teor de alumínio, observado em parte dos pontos amostrais de FBP e na floresta de média perturbação (FMP), foram observados altos teores de nitrogênio, alumínio e solo de textura arenosa. Oposto ao eixo, estão os pontos amostrais de FC com solos de maior saturação por bases, como o magnésio. O valor de pH variou de

muito ácido (3,81) na floresta perturbada (FP) a ácido (4,26) na floresta conservada (FC) (FIGURA 1 - Tabela 1).

Figura 1 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (35,2%) e 2 (18,4%) de uma ACP com base nas variáveis físico-químicas do solo e dos pontos de amostragem dos quatro grupos florísticos. Variância explicada: 48%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul); À esquerda, distribuição das variáveis: Areia.G: Areia grossa; Areia.F: Areia fina; Al: Alumínio; Ca: Cálcio; K: Potássio; Na: Sódio; Mg: Magnésio; P: Fósforo; N: Nitrogênio; C.N: Razão Carbono-Nitrogênio; MO: Matéria orgânica; Ph: potencial hidrogeniônico; Acid: Acidez potencial; V: Saturação por bases (%); S: Soma de bases; CTC: Capacidade de troca de cátions.

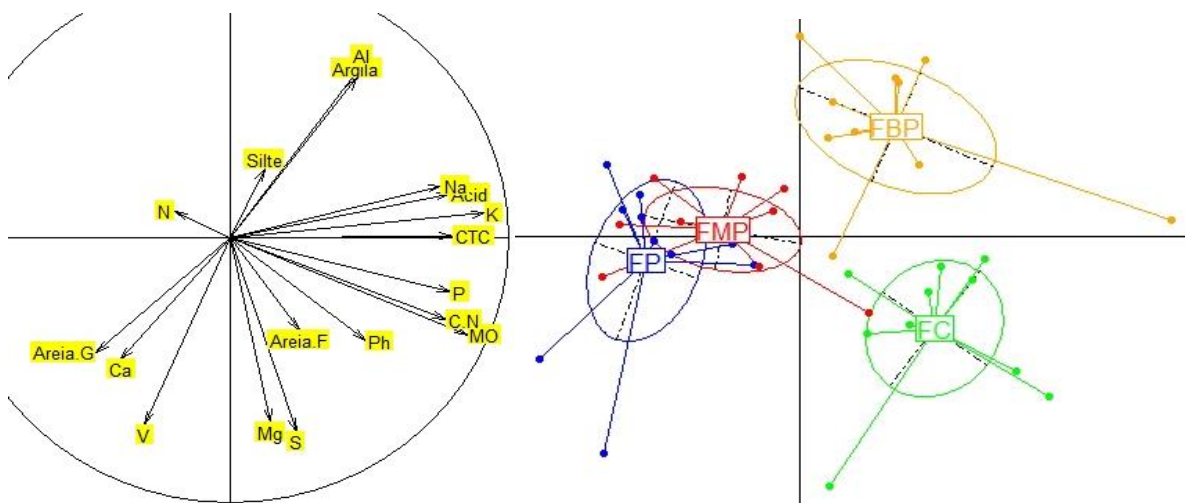


Tabela 1 - Propriedades físico-químicas do solo entre os grupos florísticos: Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP. Média (μ) e Desvio padrão (sd). 3.2. Composição florística da camada OL da serapilheira.

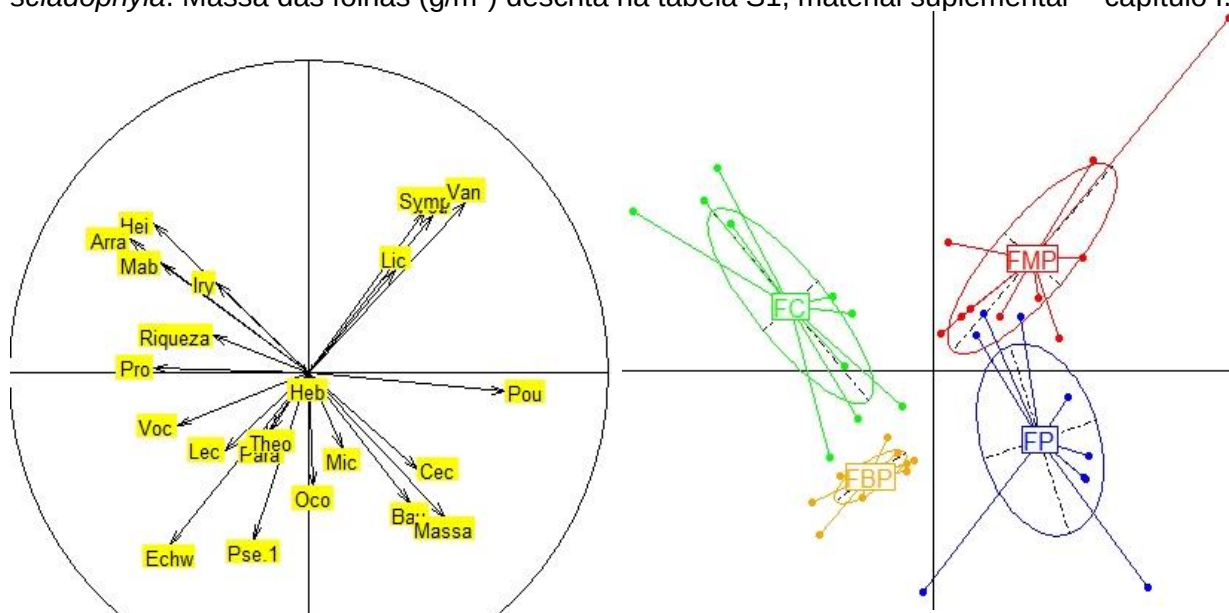
Propriedades físico-químicas do solo	Grupos florísticos							
	FC		FBP		FMP		FP	
	μ	sd	μ	sd	μ	sd	μ	sd
Areia grossa (%)	56.20	± 2.86	49.70	± 4.60	61.40	± 2.17	58.90	± 4.07
Areia fina (%)	19.30	± 2.45	16.20	± 1.99	18.00	± 2.87	17.20	± 1.93
Argila (%)	12.50	± 0.85	18.30	± 3.33	12.30	± 1.25	10.30	± 0.95
Silte (%)	12.00	± 1.15	15.80	± 3.68	8.30	± 1.06	13.60	± 2.17
pH	4.26	± 0.23	4.08	± 0.35	4.06	± 0.34	3.81	± 0.07
Carbono (g/Kg)	37.00	± 5.46	26.23	± 5.97	25.61	± 5.95	19.09	± 4.57
Matéria orgânica (g/kg)	63.78	± 9.41	45.21	± 10.29	44.14	± 10.26	32.91	± 7.88
Nitrogênio (g/kg)	1.02	± 0.30	1.10	± 0.25	1.43	± 0.30	1.24	± 0.19
C/N	37.55	± 6.82	25.73	± 11.54	17.92	± 2.40	15.63	± 3.91
Fósforo (mg/Kg)	12.11	± 3.17	9.74	± 1.57	8.52	± 1.73	8.05	± 0.74

Alumínio (cmolc/kg)	1.86 ± 0.28	2.60 ± 0.31	1.81 ± 0.34	1.78 ± 0.26
Acidez (cmolc/kg)	1.55 ± 0.20	1.56 ± 0.34	1.39 ± 0.22	1.23 ± 0.22
Sódio (cmolc/kg)	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.00
Potássio (cmolc/kg)	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.02 ± 0.00
Cálcio (cmolc/kg)	0.04 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.05 ± 0.02	0.09 ± 0.05
Magnésio (cmolc/kg)	0.15 ± 0.06	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.14 ± 0.05
Soma de bases	0.27 ± 0.06	0.23 ± 0.04	0.19 ± 0.04	0.25 ± 0.07
Capacidade de troca catiônica	1.82 ± 0.21	1.79 ± 0.36	1.58 ± 0.23	1.48 ± 0.24
Saturação por bases (%)	14.84 ± 3.54	12.90 ± 2.51	12.23 ± 2.54	16.97 ± 4.81

5.2 Composição florística da camada OL da serapilheira

A composição florística do horizonte OL na serapilheira diferiu significativamente entre os grupos florestais (26% da variância explicada, $p < 0,001$). O primeiro eixo da ACP (14,9% de variação observada) opôs-se à distribuição de folhas nas classes mesophyll e microphyll das árvores descritas na floresta conservada (FC), como *Protium trifoliolatum*, *Vochysia guianensis*, além da maior diversidade de folhas observada entre os grupos. Do lado positivo do eixo estão as folhas na categoria megaphyll, macrophyll e mesophyll das espécies *Cecropia sciadophylla*, *Pourouma mollis*, *Theobroma subincanum* e *Bauhinia rutilans*, encontradas nos pontos amostrais da floresta perturbada (FP). O segundo eixo (12,9% de variação observada) é representado por folhas em todas as categorias de tamanho, exceto megaphyll, encontradas na floresta de média perturbação (FMP), como *Licania* sp, *Vouacapoua americana*, *Vantanea guianensis* e *Symphonia globulifera*, oposto as folhas mesophyll, microphyll e nanophyll de *Lecythis idatimon*, *Eschweilera coriacea*, *Parahancornia fasciculata* e *Pseudopiptadenia psilostachya* encontradas nos pontos amostrais da floresta de baixa perturbação (FBP) (FIGURA 2).

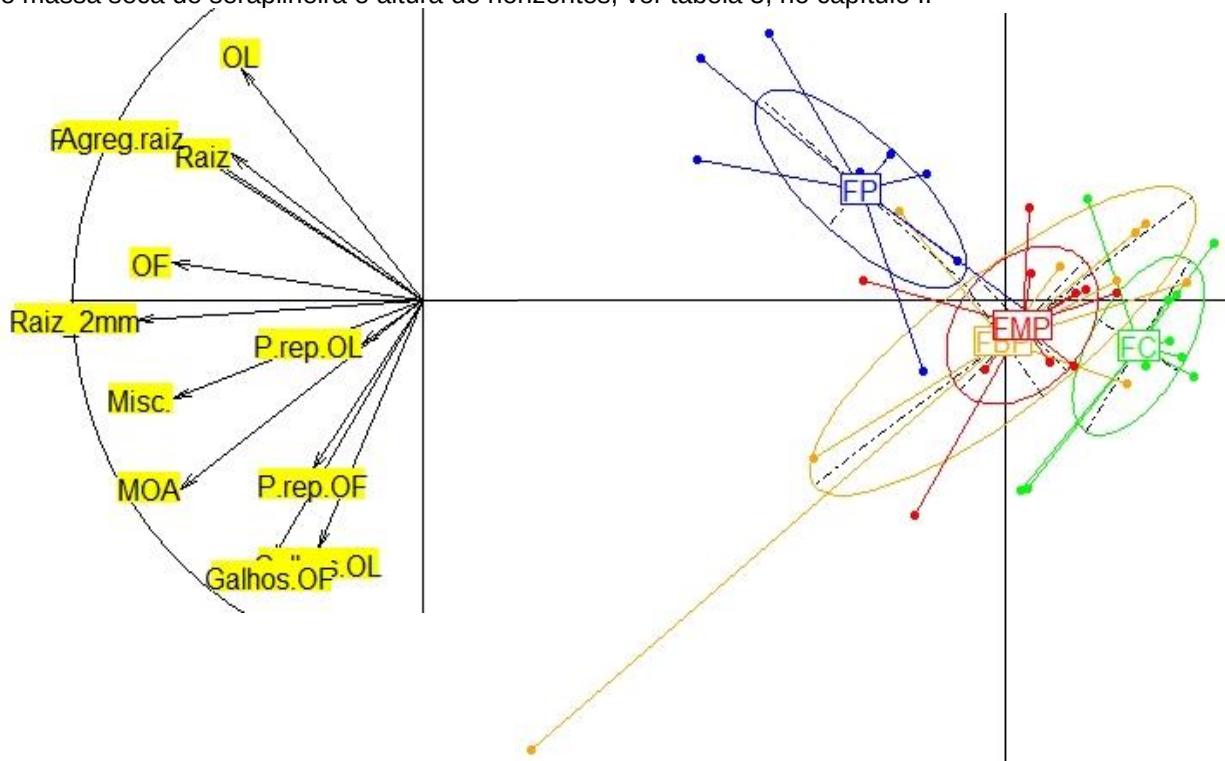
Figura 2 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (14,9%) e 2 (12,9%) de uma ACP com base na composição de folhas do horizonte OL: Variância explicada: 26%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Pou: *Pourouma mollis*; Mic: *Micropholis acutangula*; Bau: *Bauhinia rutilans*; Theo: *Theobroma subincanum*; Pro: *Protium trifoliolatum*; Van: *Vantanea guianensis*; Mab: *Mabea* sp.; Voc: *Vochysia guianensis*; Arr: *Arrabidaea* sp.; Hei: *Heisteria densifrons*; Vou: *Vouacapoua americana*; Symp: *Symphonia globulifera*; Lic: *Licania* sp.; Lec: *Lecythis idatimon*; Para: *Parahancornia fasciculata*; Eschw: *Eschweilera coriacea*; Oco: *Ocotea* sp.; Pse.1: *Pseudopiptadenia psilostachya*; Cec: *Cecropia sciadophylla*. Massa das folhas (g/m^2) descrita na tabela S1, material suplementar – capítulo I.



5.3 Morfologia da serapilheira

A estrutura da serapilheira descrita pela análise morfológica das camadas separou de forma significativa os quatro grupos de comunidades florísticas reconhecidos (24% da variância explicada, $p < 0,001$). O primeiro eixo da ACP (33,8% da variação observada), opôs os pontos das florestas com diferentes graus de perturbação, FP, FMP e FBP à floresta conservada (FC) com sistemas de serapilheira relativamente finos, com pequena altura dos horizontes orgânicos OL e OF, baixo investimento em raízes finas ($< 2\text{mm}$) e menor acúmulo de folhas fragmentadas. O segundo eixo (20,9%), opôs a floresta perturbada FP às outras, com poucos galhos e mais raízes (FIGURA 3).

Figura 3 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1(33,8%) e 2 (20,9%) de uma ACP com base na estrutura da serapilheira. Variância explicada: 24%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: OL: Altura do horizonte OL (cm/m^2); Agreg.raiz: Agregados biogênicos aderido ao tecido das raízes (g/m^2); Raiz $> 2\text{mm}$ (g/m^2); OF: Altura do horizonte OF (cm/m^2); Raiz_2mm: Raiz de absorção $< 2\text{mm}$ (g/m^2); P.rep.OL: Partes reprodutivas do horizonte OL (g/m^2); Misc: Miscelânea (g/m^2); MOA: Miscelânea aderida ao tecido das raízes (g/m^2); P.rep.OF: Partes reprodutivas do horizonte OF (g/m^2); Galhos OF: Massa seca de galhos no horizonte OF (g/m^2). (Na figura, massa de folhas fragmentadas no horizonte OF (Folhas OF) e de galhos no horizonte OL estão sobrepostas no mesmo espaço de Agreg.raiz e Galhos OF, respectivamente). Detalhes de massa seca de serapilheira e altura de horizontes, ver tabela 5, no capítulo I.



5.4 Morfologia do solo

A agregação biogênica do solo no horizonte A (0-10 cm) também variou significativamente entre os grupos florísticos (16% da variância explicada, $p < 0,01$). O primeiro eixo (30,03% da variação observada) apresentou a maior massa de macroagregados nos pontos amostrais da floresta de baixa perturbação (FBP), principalmente de tamanho grande, tanto biogênicos quanto de raízes, assim como de tamanho médio, biogênicos e de tamanho pequeno, de raiz, em posição oposta aos pontos amostrais com menor quantidade de agregados desta granulometria, como a floresta de média perturbação (FMP). O segundo eixo (20,8%) apresenta pontos amostrais, principalmente na floresta conservada, com maior quantidade de solo sem

macroagregação (granulometria < 2mm), macroagregados de tamanho pequeno, biogênicos e médios de raiz, oposto aos pontos com maiores tamanhos de agregados, tanto biogênicos, quanto de raízes (FIGURA 4 - Tabela 2).

Figura 4 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (30,03%) e 2 (20,8%) de uma ACP com base na formação de macroagregados biogênicos no solo. Variância explicada: 16%; $p < 0,01$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Grande.B: Macroagregado biogênico de tamanho grande; Grande.R: Macroagregado de raiz de tamanho grande; Medio.B: Macroagregado biogênico de tamanho médio; Medio.R: Macroagregado de raiz de tamanho médio; Pequeno.B: Macroagregado biogênico de tamanho pequeno; Pequeno.R: Macroagregado de raiz de tamanho pequeno.

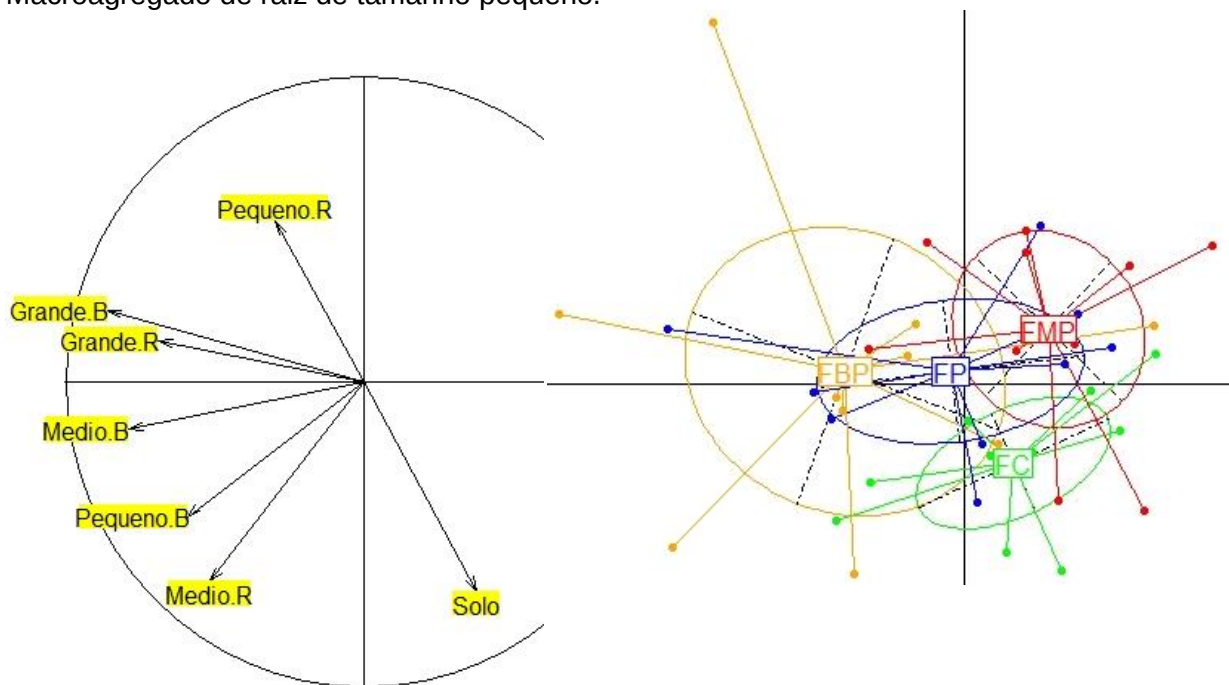


Tabela 2 - Massa seca (kg/m³) de macroagregados biogênicos e de raiz na profundidade de 0-10 cm do solo, nas categorias de tamanho: ≥ 5 mm (Grande), ≥ 3 mm e < 5 mm (Médio), ≥ 2 mm e < 3 mm (Pequeno) e o Solo com granulometria < 2mm, nos grupos florísticos: Floresta conservada – FC; Floresta de baixa perturbação– FBP; Floresta de média perturbação – FMP; e Floresta perturbada – FP. Média acima e desvio padrão abaixo em *itálico*.

Grupos	Biogênicos			Raiz			Solo
	<i>Pequeno</i>	<i>Médio</i>	<i>Grande</i>	<i>Pequeno</i>	<i>Médio</i>	<i>Grande</i>	
FC	2.25	10.82	8.25	0.01	0.45	3.51	61.54
	<i>1.20</i>	<i>3.79</i>	<i>3.14</i>	<i>0.02</i>	<i>0.20</i>	<i>2.40</i>	<i>5.86</i>
FBP	2.60	12.50	12.03	0.09	0.52	7.01	46.66
	<i>0.66</i>	<i>5.34</i>	<i>4.26</i>	<i>0.20</i>	<i>0.36</i>	<i>2.86</i>	<i>9.90</i>
FMP	1.63	9.08	7.63	0.01	0.23	4.20	46.40

	0.45	2.76	6.35	0.02	0.17	2.16	17.35
FP	2.18	11.62	9.15	0.02	0.34	5.74	48.54
	0.80	2.83	3.69	0.02	0.24	2.36	13.97

5.5 Comunidades de macrofauna

A composição da macrofauna variou entre os grupos florísticos, principalmente com relação a abundância de determinados táxons com preferências por habitat ou substrato disponível (17% da variância explicada, $p < 0,001$). O primeiro eixo da ACP (27,3% da variação observada) opõe os pontos amostrais das florestas com baixa (FBP) e alta (FP) perturbação, com maior diversidade e abundância de todos os grupos a sítios com comunidades menos diversas, mas com maior abundância de minhocas (FC).

Nos pontos amostrais das florestas de baixa perturbação (FBP) e perturbadas (FP), houve maior concentração de táxons transformadores de serapilheira, como Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, bem como de predadores: Araneae, Pseudoescorpião e Ricinulei. Formicidae foi abundante nas florestas de média (FMP) e baixa (FBP) perturbação. O segundo eixo (11,8%), é representado pelos pontos amostrais com maior abundância total, particularmente de térmitas, e em menor grau de gastrópodes e minhocas na floresta de média perturbação (FMP) e alguns pontos de FC (FIGURA 5 - Tabela 3).

Figura 5 - Distribuição dos pontos de amostragem agrupados nos eixos 1 (27,3%) e 2 (11,8%) de uma ACP com base na composição da macrofauna. Variância explicada: 16%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis: Oli: Oligochaeta; Ter: Térmitas (Isoptera); Den: Densidade (ind/m²); Chi: Chilopoda; Bla: Blattodea; Gas: Gastropoda; For: Formicidae; Col: Coleoptera; Iso: Isopoda; Riq: Riqueza; Diplu: Diplura; Enc: Enchytraeidae; Opi: Opiliones; Ric: Ricinulei; Diplo: Diplopoda. (Na figura, massa de folhas fragmentadas no horizonte OF (Folhas OF) e de galhos no horizonte OL estão sobrepostas no mesmo espaço de Agreg.raiz e Galhos OF, respectivamente)

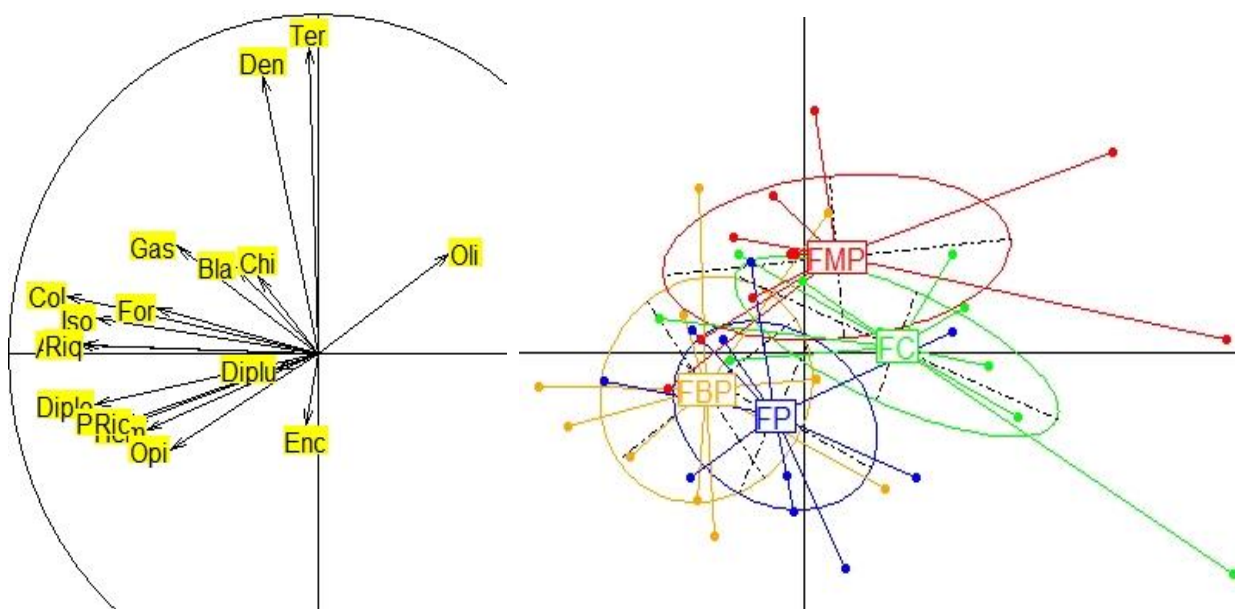


Tabela 3 - Grupos taxonômicos da macrofauna (ind/m²) distribuída entre os grupos florísticos: FC – Floresta conservada; FBP – Floresta com baixa perturbação; FMP – Floresta com média perturbação; FP – Floresta perturbada. Média (μ) e Desvio padrão (sd).

Táxon		Grupos florísticos							
		FC		FBP		FMB		FP	
		μ	sd	μ	sd	μ	sd	μ	sd
Familia	Enchytraeidae	75	± 32	62	± 19	47	± 20	28	± 9
	Formicidae	80	± 25	128	± 58	116	± 34	133	± 31
	Araneae	13	± 3	15	± 4	15	± 4	13	± 3
	Blattodea	6	± 1	5	± 0	5	± 0	6	± 1
	Coleoptera	18	± 5	24	± 8	45	± 14	25	± 8
Ordem	Collembola	14	± 2	23	± 4	6	± 1	19	± 3
	Dermaptera	10	± 2	8	± 0				
	Diplura	5	± 1	11	± 3	7	± 2	6	± 1
	Diptera	4	± 0	5	± 0	6	± 1	6	± 1
	Hemiptera	6	± 1	17	± 5	14	± 3	22	± 5

	Hymenoptera	5 ± 1	4 ± 0		4 ± 0
	Isopoda	15 ± 3	26 ± 7	15 ± 3	14 ± 3
	Isoptera	215 ± 107	238 ± 126	1007 ± 535	251 ± 121
	Microhymenoptera	5 ± 0	7 ± 2		6 ± 1
	Opiliones	5 ± 1	8 ± 1	11 ± 2	9 ± 2
	Orthoptera		4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0
	Palpigradi	4 ± 0	4 ± 0		4 ± 0
	Pseudoscorpiones	7 ± 1	13 ± 2	16 ± 4	12 ± 3
	Ricinulei	6 ± 1	7 ± 1	8 ± 2	7 ± 1
	Schizomida		4 ± 0		
	Scorpiones		4 ± 0	4 ± 0	4 ± 0
	Solifugae	4 ± 0			
	Strepsiptera				4 ± 0
	Thysanoptera				6 ± 1
	Thysanura				4 ± 0
	Zygentoma	4 ± 0	8 ± 0		11 ± 1
Classe	Chilopoda	12 ± 3	11 ± 3	15 ± 3	9 ± 1
	Diplopoda	8 ± 1	15 ± 3	16 ± 4	13 ± 3
	Gastropoda	5 ± 1	6 ± 1	8 ± 1	8 ± 1
	Hirudinea	4 ± 0			
	Symphyla	4 ± 0	6 ± 1	5 ± 1	5 ± 0
	Oligochaeta	24 ± 6	8 ± 1	26 ± 7	21 ± 6
	Imaturos**	12 ± 3	23 ± 6	17 ± 4	13 ± 2

5.6 Interações entre as comunidades de plantas, caracteres do solo, macroagregação biogênica e comunidades de macrofauna

A força de interação entre as variáveis de planta (composição de folhas do horizonte OL), solo (propriedades físico-químicas) e macrofauna é definida pela velocidade de decomposição da serapilheira, que pode ser avaliada pelo desenvolvimento dos horizontes orgânicos OL, OF (massa de serapilheira, altura) e agregação no solo. O cálculo de co-inércia comparando a ACP de cada variável, mostrou que, com exceção da macroagregação de solo, as interações entre elas são significativas e que podem indicar a qualidade do material vegetal depositado no solo e o tempo para sua decomposição (Tabela 4).

Tabela 4 - Coeficientes de correlação de matriz entre as tabelas de análise de componentes principais (ACP) de cada conjunto de variáveis nos pontos de amostragem e o resultado do teste de significância da análise de Co-inércia: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$

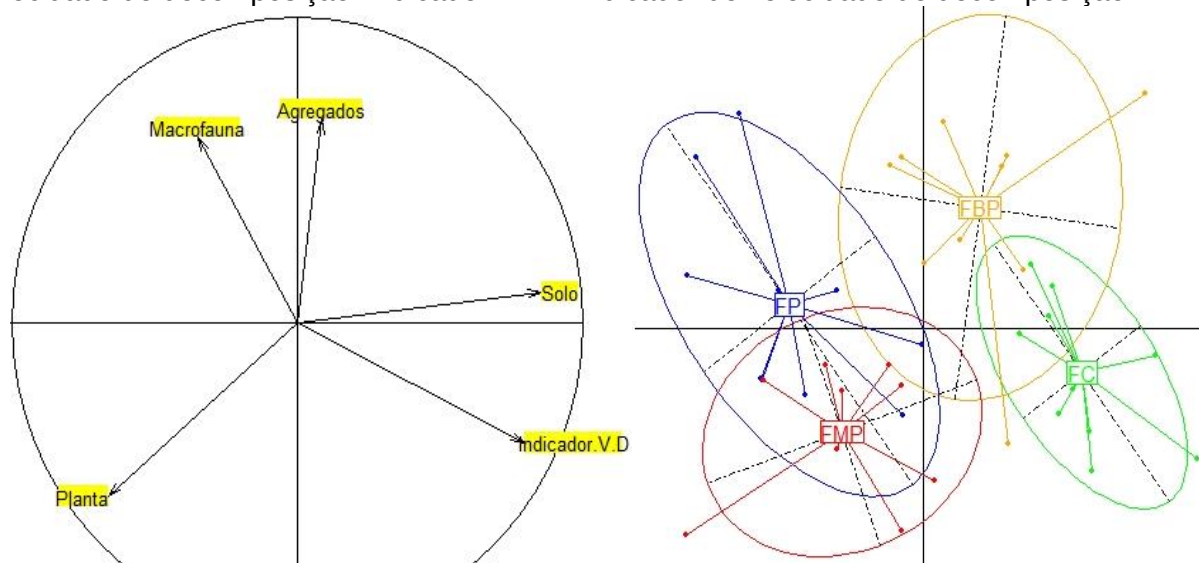
Co-inércia	Solo	Planta	Serapilheira	Agregados
<i>Planta</i>	0.43***			
<i>Serapilheira</i>	0.38***	0.41 **		
<i>Agregados</i>	0.20*	0.20	0.11	
<i>Macrofauna</i>	0.22*	0.31*	0.29**	0.12

O primeiro eixo da ACP (38,4% da variação observada) indica que a velocidade de decomposição da serapilheira é rápida em locais: com boas condições físico-químicas do solo, alto teor de carbono orgânico e fósforo disponível e alta capacidade de troca de cátions (CTC), como íons de magnésio e potássio; com presença de espécies de plantas com folhas médias e pequenas (mesophyll e microphyll), em floresta não perturbadas; e com abundância de minhocas. Estas características foram observadas principalmente nos pontos amostrais da floresta conservada (FC). O oposto ocorre nos locais: com baixo teor de nutrientes, $\text{pH} < 4$, baixa CTC; com abundância de espécies de plantas com folhas grandes e médias (macrophyll e mesophyll) e; com macrofauna composta principalmente de táxons transformadores de serapilheira. Estas características foram observadas na floresta perturbada (FP).

O segundo eixo da ACP, mostrou que 25,9% da variação observada ocorre pela formação de macroagregados no horizonte A pela interação com a qualidade do solo (20% de variância explicada, $p < 0,05$), embora esta agregação não tenha demonstrado interferência na velocidade de decomposição da serapilheira. A formação de macroagregados de tamanho grande e médio (biogênicos e de raízes) tem fraca relação com o tamanho e composição das folhas do horizonte OL, sendo a maior massa seca destes agregados, tomada nos pontos amostrais com maior desenvolvimento de raízes finas ($< 2 \text{ mm}$) no horizonte OF, como nos grupos de todos os níveis de perturbação (FBP, FMP e FP). Mesmo não havendo uma interação significativa com a macrofauna, a maioria dos macroagregados (grandes e médios) se formaram principalmente nos grupos florestais onde havia abundância de fauna, tanto transformadora de serapilheira, quanto de minhocas. Nos locais com maior velocidade de decomposição da serapilheira,

observou-se alta macroagregação (biogênica e de raízes) de tamanho pequeno e solo de granulometria < 2mm (FIGURA 6).

Figura 6 - Interação solo-macrofauna-plantas como indicadores da velocidade de decomposição da serapilheira entre os pontos de amostragem nos quatro grupos florísticos, distribuídos nos: eixo 1 (38,4%) e eixo 2 (25,9%) de uma ACP; Variância explicada: 46%; $p < 0,001$; cada elipse à direita representa um grupo florístico: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul). À esquerda, distribuição das variáveis representadas pelos indicadores de velocidade de decomposição. Indicador. V.D.: Indicador de velocidade de decomposição.



Entre os grupos florísticos, o indicador de decomposição de serapilheira e o indicador de qualidade de solo diminuíram progressivamente de acordo com o grau de perturbação (Figuras 7 e 8). Este resultado pode estar associado a diminuição da qualidade do solo, que ocorreu ao longo de sucessivos eventos de morte e queda de árvores (capítulo I). A abertura de clareiras possibilitou a germinação e o crescimento de plantas resistentes aos novos ambientes e a intensidade da perturbação, levou à invasão da floresta por plantas de folhas grandes e de decomposição lenta, como observado na maioria dos pontos amostrais de FP, FMP e alguns pontos de FBP. Locais que mantiveram a qualidade de solo, como FC, provavelmente resistiram à invasão destas espécies e mantiveram sistemas mais eficientes de decomposição da serapilheira.

Figura 7 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos, de acordo com o intervalo de indicação de velocidade de decomposição (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam serapilheira espessa, com horizontes muito estruturados. Valores próximos de 1, indicam horizontes relativamente mais finos, com rápida decomposição da serapilheira. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).

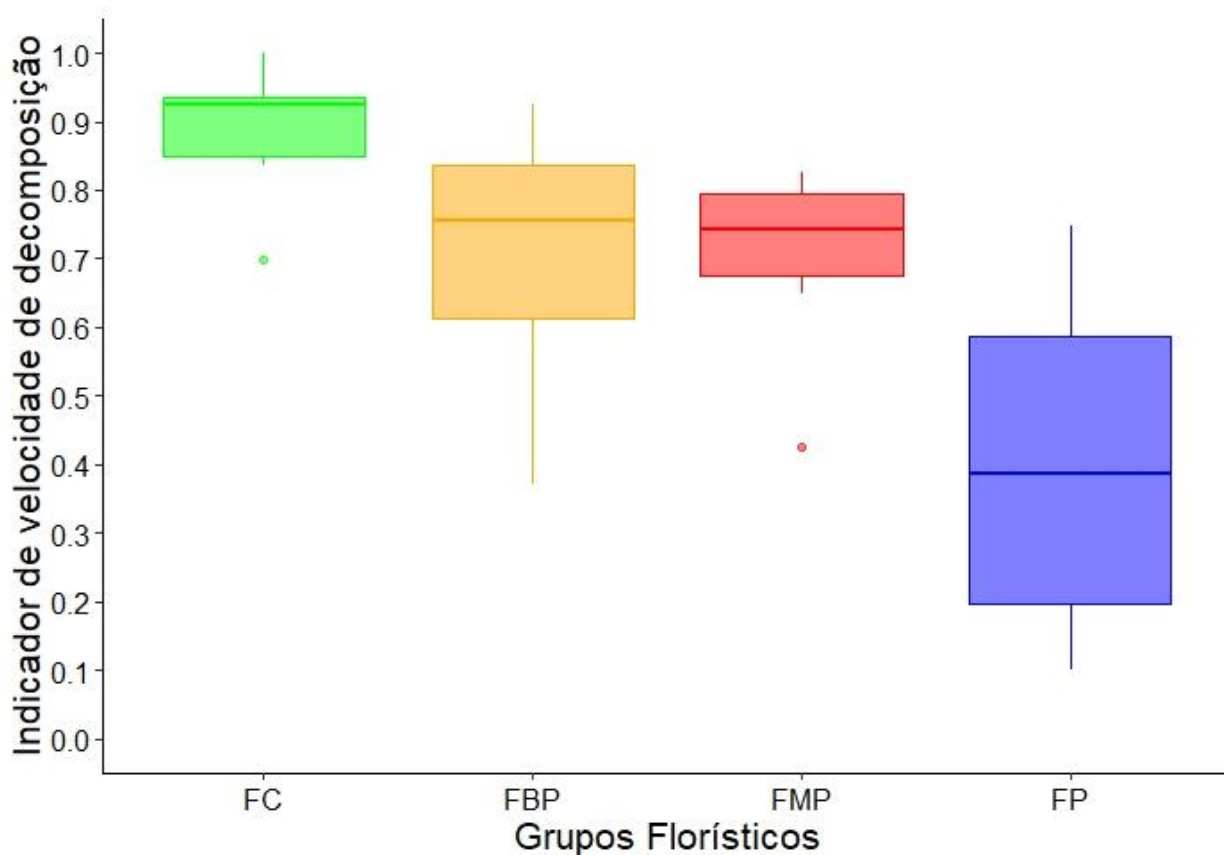
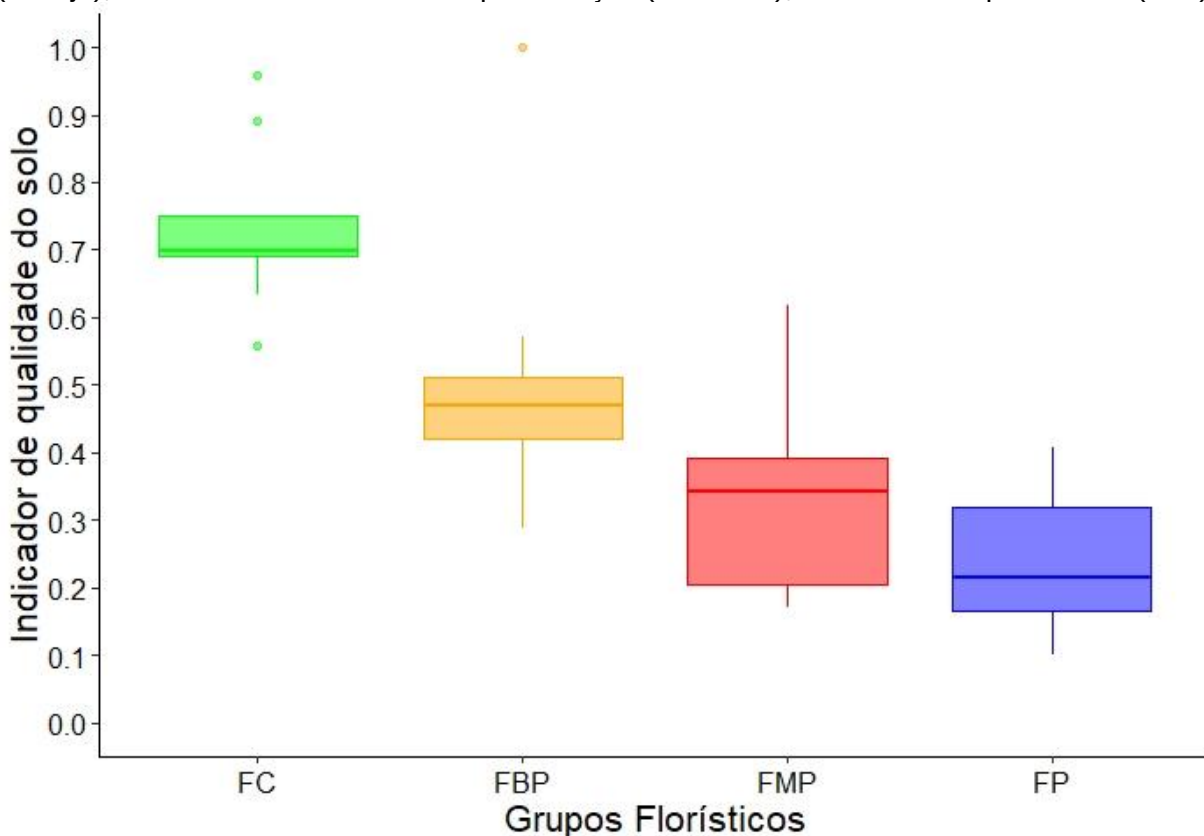
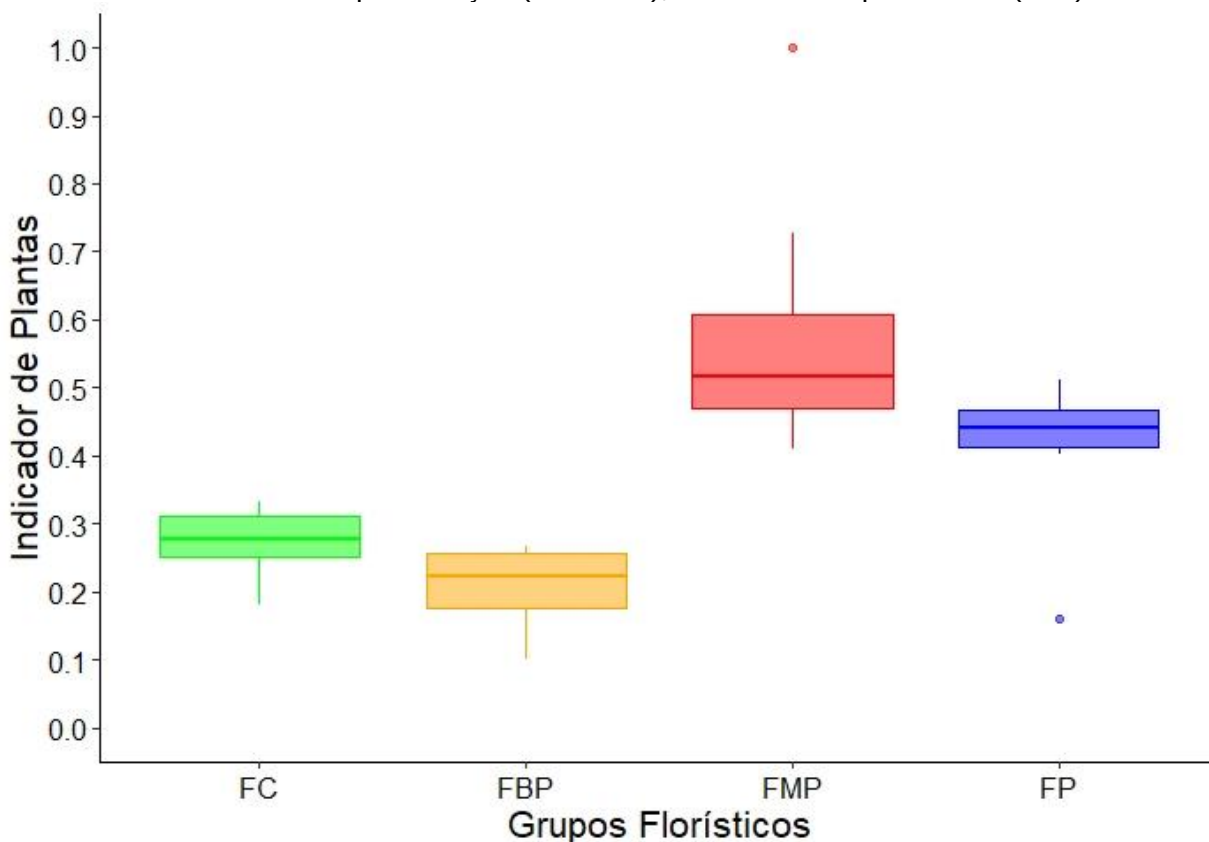


Figura 8 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos, de acordo com o intervalo de indicação de qualidade do solo (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam solos com baixo teor de nutrientes, pH < 4, baixa CTC, com folhas grandes e/ou de lenta decomposição. Valores próximos de 1, indicam solos com alto teor de carbono orgânico e fósforo disponível e alta capacidade de troca de cátions (CTC), como íons de magnésio e potássio. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).



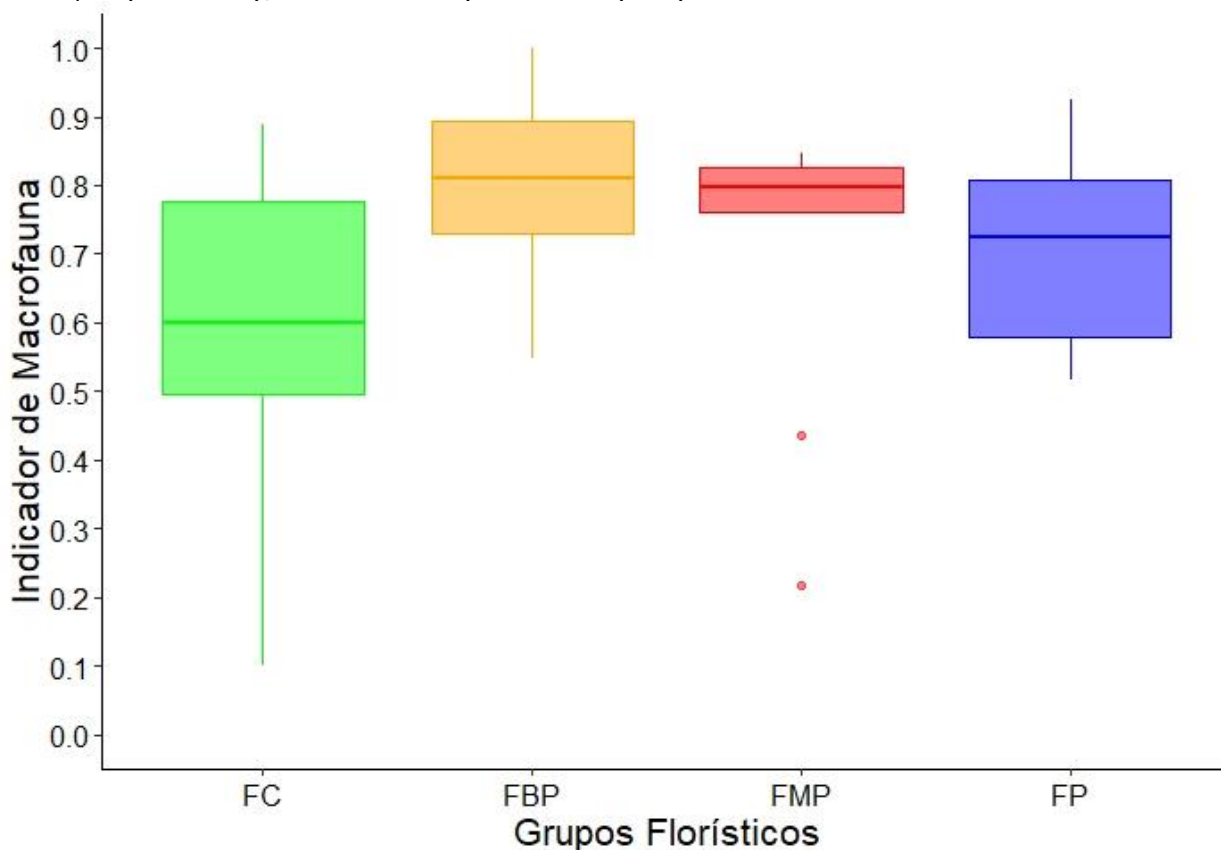
O indicador de plantas mostrou que o grau de perturbação por abertura de clareiras, seleciona plantas com folhas maiores (macrophyll), como as pioneiras, assim como permite que plantas de crescimento secundário tardio, mais abundantes e com facilidade de dispersão, aumentem sua frequência e densidade, com folhas (mesophyll) quase sempre de textura coriácea, resistentes à radiação, perda de água e consequentemente, de lenta decomposição. Nos grupos FMP e FP, estas características são mais perceptíveis, com grande massa de folhas das espécies de maior valor de importância (ver capítulo I, para mais detalhes). Grupos com folhas menores, com espécies de plantas com folhas mesophyll, equilibradas entre espécies com folhas microphyll e nanophyll, como as comunidades dos grupos FC e FBP são mais prováveis de manter sistemas com decomposição mais rápida da serapilheira (Figura 9).

Figura 9 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação de dominância de espécies de plantas pioneiras e de sucessão tardia (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com baixa massa de folhas, de tamanhos médios a pequenos. Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com maior quantidade de folhas grandes, mais pesadas e resistentes à decomposição. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).



O indicador de macrofauna mostrou que os animais se distribuem de acordo com a qualidade do material, com maior abundância de táxons de engenheiros do solo, como cupins e minhocas, em locais com maior qualidade de solo, onde a serapilheira é mais fina e os horizontes são menos estruturados, como em FC e alguns pontos amostrais de FMP (Figura 10), nos quais podem explorar a matéria orgânica do solo. Nas florestas perturbadas, muitas folhas provavelmente dispõem de nutrientes de baixa energia, embora a arquitetura formada pela estruturação dos horizontes orgânicos forneça abrigo para uma grande diversidade de táxons de predadores e de transformadores de serapilheira, como observado em FBP e FP.

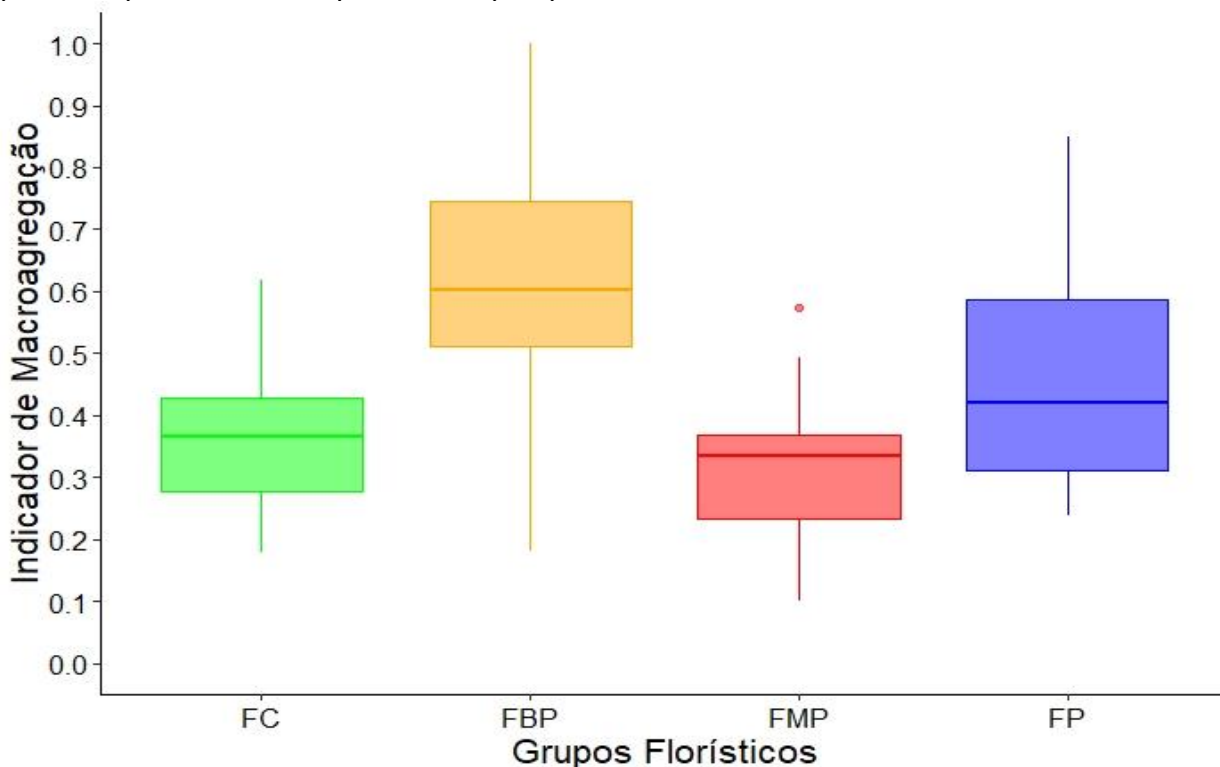
Figura 10 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação de diversidade e abundância da macrofauna (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com baixa diversidade de táxons e abundância de engenheiros de solo. Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com alta diversidade e abundância de táxons de predadores, transformadores de serapilheira e baixa abundância de engenheiros do solo, exceto formigas. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).



A morfologia de agregados apresentou uma amplitude de variações entre os grupos florísticos, provavelmente devido a necessidade de associação de diversos fatores (físicos, químicos e biológicos) agindo em pequena escala para sua formação nas camadas iniciais do solo. Nos pontos amostrais onde a serapilheira estava mais estruturada, como aqueles de FBP e FP, a quantidade de macroagregados grandes e médios foi maior (Figura 11). Este resultado pode ter associação com a diversidade da macrofauna e especialmente, das minhocas nestas florestas, que indiretamente estão atuando nesta formação. Além disso, atividade das raízes é intensa e sua associação com a comunidade de fungos pode exercer forte efeito na morfologia dos agregados nestes locais. Nos grupos FC e FMP, os agregados apresentaram tamanhos menores,

embora estes sítios tenham apresentado abundância de minhocas e cupins. Uma análise realizada (cálculos não apresentados) apenas com os táxons coletados nas profundidades 0-10 e 10 a 20 cm do solo e com a comunidade fúngica saprotrófica (descrita no capítulo II) para todos os grupos florísticos, mostrou relação significativa tanto entre a interação macrofauna x macroagregação do solo, quanto na interação fungo x macroagregação do solo. Isso significa, que além da interação positiva com as propriedades do solo, principalmente o conteúdo de argilas, a formação de agregados também é dependente da atividade destes organismos.

Figura 11 - Distribuição dos pontos de amostragem entre os quatro grupos florísticos de acordo com o intervalo de indicação da morfologia de agregados (0,1 a 1). Valores próximos de 0,1 indicam sistemas de serapilheira com macroagregados de tamanho pequeno ou sem agregação (granulometria do solo < 2mm). Valores próximos de 1, indicam sistemas de serapilheira com macroagregação de tamanhos médio a grande. Grupos florísticos: FC – Floresta conservada (verde); FBP – Floresta com baixa perturbação (laranja); FMP – Floresta com média perturbação (vermelho); FP – Floresta perturbada (azul).



6 DISCUSSÃO

6.1 O Solo como agente regulador da decomposição.

As interações descritas entre as propriedades do solo, plantas e macrofauna, que resultam na formação do sistema serapilheira, podem ser explicadas a partir do modelo hierárquico para decomposição da matéria orgânica, proposto por Lavelle et al., (1993). Neste modelo, ambientes em que os determinantes climáticos, como umidade e temperatura, variam pouco ao longo do ano, apresentam o solo como agente superior e de efeito predominante sobre os demais níveis de decomposição, como a diversidade de plantas e de organismos decompositores. Na reserva Mocambo, as propriedades físico-químicas do solo explicaram, respectivamente, 53%, 38%, 22% e 20% da variância entre a composição de plantas, estrutura da serapilheira, composição da macrofauna e macroagregação de solo, nos pontos amostrais dos quatro grupos florísticos. Esses resultados mostram que, nesta reserva, a complexidade destas interações agiu sobre a formação do sistema serapilheira, confirmando a primeira hipótese de que nas florestas tropicais, o solo é um agente de regulação da decomposição.

Nos grupos florísticos com diferentes níveis de perturbação (FP, FMP e FBP), que dispunham de menor CTC, maior acidez (Alumínio e Hidrogênio) e $\text{pH} \leq 4$, foram registrados grande acúmulo de serapilheira. Este acúmulo pode estar associado ao baixo pH, que é um fator limitante da disponibilidade de vários nutrientes (LAVELLE; SPAIN, 2001), além das relações estequiométricas de C: N: P, principalmente quando a proporção difere daquelas necessárias à manutenção de organismos decompositores (MARICHAL et al., 2011). Ambos os fatores atuam sobre a atividade biológica de micro e macro-organismos (WINBOURNE; BREWER; HOULTON, 2017) o que pode explicar parcialmente a redução no teor de matéria orgânica no solo destes grupos florísticos.

O inverso foi observado na floresta conservada (FC), onde os maiores teores de carbono orgânico disponível, matéria orgânica e fósforo foram registrados. Além disso, os horizontes orgânicos acumularam menos serapilheira, confirmando a eficiência da reciclagem orgânica (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). De acordo com Lavelle e Spain (2001), as maiores reservas de nutrientes perto da superfície do solo, ocorrem como consequência da entrada de detritos orgânicos de rápida decomposição. Neste grupo florístico houve a maior abundância de minhocas, que são responsáveis por grande parte

da ciclagem de carbono nos ecossistemas (LAVELLE, 1988). Estes animais são sensíveis às alterações no solo, como por exemplo, a variações de pH (NANGANO et al., 2019), nitrogênio (KARMEGAM, [s.d.]) e argila (VALENÇA et al., 2017).

6.2 Influência das plantas na formação do sistema serapilheira

A composição de folhas no horizonte OL foi responsável por 27,9% da variação observada no sistema serapilheira entre os quatro grupos florísticos. No entanto, seu efeito sobre a decomposição é dependente das propriedades físico-químicas do solo, resultado que sustenta parcialmente a segunda hipótese. A complexidade do sistema serapilheira surgiu provavelmente, a partir das alterações causadas pela fragmentação da floresta, que levaram a uma seleção de espécies arbóreas resistentes aos microambientes formados (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Favorecendo o aumento da população interna de espécies de crescimento secundário e fácil dispersão, com folhas médias, como *Eschweilera coriacea* e *Lecythis idatimon*, de espécies resistentes de sombra, mas com folhas grandes e perenes, como *Theobroma subincanum* e *Tovomita choysiana* (TER STEEGE et al., 2006), assim como o surgimento de espécies pioneiras, com folhas grandes, como *Pourouma mollis* e *Cecropia sciadophylla* (NASCIMENTO; LAURANCE, 2004).

Estas características foliares são comuns em plantas tropicais que acumulam compostos secundários de defesa contra herbívoros enquanto vivas (COLEY; BARONE, 1996) ou que crescem sob condições de baixa disponibilidade de nutrientes (RUSSO; KITAJIMA, 2016). Normalmente, este tipo de folha demora mais tempo para se decompor, devido à baixa palatabilidade para a fauna decompositora (CÁRDENAS et al., 2014), necessitando do ataque inicial da comunidade de microorganismos capazes de quebrar tais compostos recalcitrantes (BARBERÁN et al., 2015). Na floresta perturbada, o sistema serapilheira foi caracterizado por alto acúmulo de folhas, principalmente de folhas grandes, e exibiu a maior altura de horizontes orgânicos. Neste local, as plantas investiram na formação de uma espessa camada de raízes finas superficiais, provavelmente devido à textura arenosa que não permitiu reter nutrientes no solo (ADDONDANSO et al., 2020).

O desenvolvimento destas raízes é um efeito direto das propriedades físico-químicas do solo (ADDO-DANSO et al., 2020; CORDEIRO et al., 2020), uma vez que aumenta a área de alcance da planta (BERGMANN et al., 2020; HOGAN et al., 2020). Herrera (1978), mostrou que quando os nutrientes do solo são removidos por lixiviação em florestas tropicais, as plantas investem na produção de raízes finas, estabelecendo associações com fungos, que podem dispor os nutrientes diretamente dos detritos vegetais, reestabelecendo um mecanismo de conservação de nutrientes. Sanford (1990) descobriu que o investimento em raízes finas na Amazônia, tem relação com a comunidade vegetal vizinha a uma clareira aberta por morte ou queda de árvores, com maior acúmulo em massa de raízes de absorção em locais com grandes aberturas no dossel. Hogan et al., (2020) afirmaram que raízes finas são indicativas de plantas com taxa de crescimento rápido e que sua biomassa e a competição pelos nutrientes do solo aumentam com a sucessão da floresta.

Estes autores observaram que em escala local, há um aumento na taxa de prolongamento de raízes finas de absorção em direção às fontes de nutrientes, principalmente saturação de bases, em florestas perturbadas, formando um tapete logo abaixo da camada OL do sistema serapilheira. Inversamente, nas florestas primárias, a disponibilidade de espaço favorece o investimento em raízes mais grossas, maximizando sua vida útil e estabelecendo a espécie no ambiente (HOGAN et al., 2020). Na Amazônia central, Cordeiro et al., (2020) observaram que o desenvolvimento das raízes finas foi uma resposta às condições nutricionais do solo e a produtividade do sistema.

6.3 Influência da macrofauna sobre o sistema serapilheira

A composição da comunidade da macrofauna é afetada pela composição de folhas do horizonte OL (34% de correlação, $p < 0,01$) e pelas propriedades físico-químicas do solo (22% de correlação, $p < 0,05$), consequentemente tem ação sobre a formação da serapilheira (29% de correlação, $p < 0,01$), confirmando a terceira hipótese. Entre os grupos florísticos de todos os graus de perturbação (FP, FMP e FC), a maior abundância de invertebrados foi observada no horizonte OF do sistema serapilheira. Este resultado pode estar relacionado à qualidade e quantidade distintas dos detritos que

afetam a estrutura trófica e a dinâmica destas comunidades (HÄTTENSCHWILER et al., 2008).

Em florestas tropicais, a serapilheira disponibiliza uma variedade de habitats (LU; TURKINGTON; ZHOU, 2016; VALENÇA et al., 2017) e quando acumulada, tem efeito positivo no número de táxons (YANG; WARREN; ZOU, 2007), com variações nas comunidades (SAYER et al., 2010). Suzuki et al., (2013) atribuíram a preferência de espécies nativas de milípedes em Madagascar à maior altura dos horizontes orgânicos. Outros registros verificaram que a cobertura do dossel e não a massa de serapilheira, foi determinante sobre a estrutura da comunidade de invertebrados no solo (AMAZONAS et al., 2018). Estas pesquisas corroboram com a hipótese de que o aumento da abundância de organismos do solo em camadas espessas de serapilheira tem relação com a oferta e qualidade do habitat, estimulando a especificidade com que os organismos percebem o ambiente, ou seja, uma heterogeneidade funcional (AUBERT et al., 2003).

Na floresta conservada, a maior abundância de invertebrados foi representada pelos táxons de engenheiros ecossistêmicos: Oligochaeta (Minhocas), Isoptera (Térmitas) e Formicidae. A atividade das minhocas afeta tanto a dinâmica da matéria orgânica, quanto a estrutura física do solo e assim, aceleram a mineralização em curto prazo, conservando nutrientes em longo prazo (LAVELLE et al., 1993b). Minhocas também são consideradas excelentes agentes de biocontrole contra patógenos de plantas (CHELKHA et al., 2020; LAVELLE et al., 2004) e são responsáveis pela modulação da expressão de genes responsivos ao estresse vegetal (PUGA-FREITAS; BLOUIN, 2015).

Os processos digestivos dos cupins podem ajudar a reiniciar os processos de ciclagem de nutrientes em ecossistemas, por meio de mecanismos de concentração de nutrientes em agregados biogênicos e decomposição da matéria orgânica, em escalas de tempo que podem durar semanas, meses ou anos (LAVELLE; SPAIN, 2001). Formigas tem a capacidade de explorar recursos vegetais, sendo os primeiros insetos eusociais predadores a viver e forragear no solo e nas camadas de serapilheira, afetando processos de desenvolvimento e fertilidade do solo e, assim, a distribuição da vegetação (LUKE et al., 2014). Isto ocorre provavelmente pelo grande número de grupos funcionais

existentes neste táxon que o torna dominante em ambientes com diferentes níveis de perturbação (LUKE et al., 2014).

Na serapilheira, as raízes finas estabelecem relações antagônicas e mutualistas com os organismos do solo funcionando como um propulsor desta dinâmica e favorecendo uma troca adequada de nutrientes (ETTEMA; WARDLE, 2002). As plantas obtêm informações sobre seu ambiente biótico percebendo os sinais bioquímicos emitidos pela fauna de invertebrados e respondendo por meio da via de sinalização por hormônios vegetais (PUGA-FREITAS; BLOUIN, 2015). Desta forma, o distinto comportamento de crescimento de raízes de absorção das espécies arbóreas provavelmente tem efeito sobre a heterogeneidade dos horizontes orgânicos e assim, a composição da comunidade de invertebrados de solo (BURGHOUTS et al., 1992; CHELKHA et al., 2020). As modificações que estes consumidores causam nos detritos orgânicos, permitem a co-existência de táxons com diferentes hábitos alimentares, viabilizando redes tróficas resilientes (MOORE et al., 2004). Assim, a fauna de invertebrados no solo é um agente importante da formação de mosaicos no sistema serapilheira.

6.4 Indicadores da velocidade de decomposição da serapilheira

A velocidade com que a serapilheira é decomposta entre os grupos florísticos pode ser determinada pelas variáveis de solo, plantas e macrofauna. A alta correlação estabelecida entre as propriedades físico-químicas do solo e a composição da comunidade de plantas (53% de correlação, $p < 0,001$), mostrou que nos locais onde a maioria das folhas que compõem o horizonte OL é de tamanho médio a pequeno, com solo adjacente de boa qualidade nutricional, a serapilheira é decomposta mais rapidamente.

O investimento em folhas menores ocorre principalmente em espécies de crescimento lento, mas que precisam alcançar o dossel para expor suas folhas à luz direta (MALHADO et al., 2009). Estas plantas apresentam outras características associadas, como a formação de caules rígidos e madeira de alta densidade (GAMA et al., 2005) e os indivíduos jovens (plântulas), podem crescer sob à sombra da floresta e aguardar muito tempo até que uma pequena clareira se forme e impulse seu

crescimento (DENSLOW, 1980). Esta estratégia exige que as plantas tenham mecanismos para avançar sobre nutrientes no solo e por este motivo, são obrigadas a estabelecer interações que favoreçam sua sobrevivência (BERGMANN et al., 2020). Em solos pouco limitados, como os observados na floresta conservada, as interações solo-planta-macrofauna são mais eficientes e as plantas podem investir mais em crescimento de área basal e produção de folhas, caracterizando sistemas altamente produtivos (LAVELLE; SPAIN, 2001).

Inversamente, folhas grandes são características de plantas que podem germinar e crescer durante toda a sua vida na sombra, necessitando da luz difusa para a fotossíntese (CHAPIN et al., 1987) ou de plantas pioneiras, que precisam de muita luz e calor para germinar e crescer, com luz direta sobre grande abertura de clareiras (MALHADO et al., 2009). Por estarem mais expostas à luz, estas plantas tendem a maior abscisão foliar, acumulando folhas no solo (DENSLOW, 1980). Quando a presença destas plantas é associada a solos limitados (BAZZAZ; PICKETT, 1980), como observado nas florestas de média e baixa perturbação e florestas perturbadas, as plantas precisam estabelecer interações solo-planta-macrofauna para melhorar o acesso aos nutrientes (AUBERT et al., 2003).

A atividade dos invertebrados transformadores de solo e serapilheira é essencial na estimulação de microrganismos e melhorias na disponibilização de nutrientes (BERNIER; PONGE, 1994), ajudando a manter a sobrevivência destas plantas. No entanto, a ausência ou baixa densidade de táxons sensíveis a variações nas condições de solo, poderá comprometer o funcionamento destes ecossistemas e prolongar o tempo de decomposição de folhas na floresta (BERNIER; PONGE, 1994).

A descrição da dinâmica do sistema serapilheira na reserva Mocambo, mostrou que o desenvolvimento do perfil de horizontes orgânicos em florestas tropicais, não é tão diferente daquele observado em florestas temperadas. Bernier e Ponge (1994) hipotetizaram que o perfil de serapilheira, comumente conhecido em ambientes temperados como “perfil de humus” ou “sistema humus”, pode informar sobre o funcionamento da serapilheira e o estado de desenvolvimento ou degradação da matéria orgânica. Estes autores descreveram diferentes eco-unidades, de acordo com características distintas de vegetação e descobriram que a atividade de organismos

escavadores, principalmente minhocas, podem formar diferentes sistemas de serapilheira e garantir formas de habitat e nutrientes para a uma grande diversidade de outros táxons no solo.

Semelhante ao observado por Bernier e Ponge (1994), aberturas do dossel por quedas de árvores criam ambientes ricos em material fresco que estimulam a atividade de decompositores e rapidamente, disponibilizam nutrientes para o crescimento de plantas resistentes à insolação. A dominância por poucas espécies de crescimento rápido, aos poucos fecham o dossel e a matéria morta ainda amorfa, aprofunda-se no solo, sob a qual a nova floresta cresce. À medida que poucas espécies de árvores se tornam abundantes e liberam folhas de baixa qualidade, devido ao crescimento em um solo que se esgotou rapidamente, este material tende a se acumular na superfície, pois o número de animais decompositores no solo, como as minhocas, diminui inversamente ao crescimento destas plantas. Neste momento, há uma maior atividade de animais epigeicos sobre a serapilheira e a quantidade de agregados abaixo deste material é o resultado da atividade de minhocas que ocorreu durante a regeneração.

Sistemas de serapilheira que rapidamente desaparecem na superfície de florestas não perturbadas ou de crescimento antigo, são chamados de sistemas Mull, uma vez que não existem restrições climáticas ou de solo, nutricionalmente impeditivas da atividade de fauna (BERNIER; PONGE, 1994; LAVELLE; SPAIN, 2001; ZANELLA et al., 2018a). Dependendo da estrutura do sistema, pode ter sua classificação determinada como: Eumull, com formação de horizonte OL feito apenas de folhas novas; Mesomull, com ausência de Horizontes OF e OH, com presença de um horizonte OL contínuo e descontínuas porções de folhas mais velhas; Oligomull, com presença de um horizonte OF contínuo sobreposto a um horizonte A, biomacroestruturado e; Dysmull, em locais de baixa disponibilidade de nutrientes, presença de um horizonte OF contínuo sobreposto a um horizonte A, biomacroestruturado (ZANELLA et al., 2018a).

De acordo com esta classificação, os pontos amostrais do grupo Floresta conservada teriam sistema serapilheira parcialmente Mesomull a Oligomull, os da Floresta de baixa perturbação Oligomull e os demais de média perturbação (FMP) e perturbados (FP) teriam sistema serapilheira Dysmull. A importância de se classificar os sistemas de serapilheira nas diferentes formações florestais, torna possível a

comparação do estado funcional da floresta, da sua eficiência na ciclagem de nutrientes e na capacidade de resistir a distúrbios de curto e de longo prazo.

7 CONCLUSÃO

O aumento da fragmentação de florestas tropicais tem gerado a formação de manchas na vegetação que amplificam a heterogeneidade ambiental, principalmente nos estratos que tem efeito direto das espécies arbóreas, como o sistema serapilheira. Regionalmente, o solo é o agente superior no controle da decomposição e perturbações em seus horizontes estabelecem filtros seletivos sobre as comunidades bióticas. Localmente, determinadas espécies de plantas respondem a estes filtros agrupando os indivíduos resistentes ou se tornando suscetíveis a co-existência com espécies invasoras.

Os constantes eventos de morte e queda de árvores têm efeitos diretos na disponibilização de nutrientes no solo, inicialmente pela competição do recurso recém-aberto, em seguida pelo empobrecimento do solo causado pela lenta decomposição e abundância de folhas, que se acumulam na serapilheira no chão da floresta, induzindo o investimento por parte das plantas em associações mutualísticas para a produção de raízes superficiais de absorção. Este comportamento da vegetação tem efeito sobre a fauna de invertebrados, uma vez que sistemas recém abertos, oferecem novas fontes de nutrientes para os vizinhos próximos e a estruturação paulatina da serapilheira cria oferta de habitats e recursos que podem sustentar inúmeras redes tróficas, embora possam se tornar nutricionalmente limitantes com o tempo.

Inversamente, florestas pouco ou não perturbadas, que mantêm espécies dominantes de remanescentes florestais antigos, conservam relações bióticas e propriedades físico-químicas do solo suficientes para sustentar a flora e assim, evitar que a planta invista energia na sustentação de tecidos radiculares excessivos. Desta forma, podem investir em tecidos de qualidade, como folhas, que irão perpetuar o estado necessário de sustentação do sistema por inteiro.

Avaliar as camadas de serapilheira em diferentes florestas é uma possibilidade de diagnóstico presente e de projeção para o futuro. Inserir modelos de avaliação da relação espacial planta-macrofauna-solo torna-se essencial para o estabelecimento de

estratégias em programas de restauração e conservação de remanescentes florestais, uma vez que a restauração depende da estrutura e composição botânica que se instala após o distúrbio, da espacialização, especialização e proporção de árvores remanescentes, que mantêm as relações originais da floresta. O sucesso destes programas depende do gerenciamento de ações que promovam o melhor funcionamento dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ADDO-DANSO, S. D. *et al.* Fine-root morphological trait variation in tropical forest ecosystems: an evidence synthesis. **Plant Ecology**, v. 221, n. 1, p. 1–13, 1 jan. 2020.
- ALMEIDA, E. J. *et al.* Litterfall production in intact and selectively logged forests in southern of Amazonia as a function of basal area of vegetation and plant density. **Acta Amazonica**, v. 45, n. 2, p. 157–166, jun. 2015.
- AMARO FILHO, J.; ASSIS JÚNIOR, R. N.; MOTA, J. C. **Física do solo: conceitos e aplicações**. Imprensa Universitária ed. Fortaleza: [s.n.].
- AMAZONAS, N. T. *et al.* Soil macrofauna density and diversity across a chronosequence of tropical forest restoration in Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 78, n. 3, p. 449–456, dez. 2018.
- AUBERT, M. *et al.* Effects of tree canopy composition on earthworms and other macro-invertebrates in beech forests of Upper Normandy (France): The 7th international symposium on earthworm ecology · Cardiff · Wales · 2002. **Pedobiologia**, v. 47, n. 5, p. 904–912, 1 jan. 2003.
- BARBERÁN, A. *et al.* Relating belowground microbial composition to the taxonomic, phylogenetic, and functional trait distributions of trees in a tropical forest. **Ecology Letters**, v. 18, n. 12, p. 1397–1405, dez. 2015.
- BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological Ecology of Tropical Succession: A Comparative Review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 287–310, 1980.
- BERGMANN, J. *et al.* The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. **Science Advances**, v. 6, n. 27, p. eaba3756, 1 jul. 2020.
- BERNIER, N.; PONGE, J. F. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 26, n. 2, p. 183–220, 1 fev. 1994.

BURGHOUTS, T. *et al.* Litterfall, leaf litter decomposition and litter invertebrates in primary and selectively logged dipterocarp forest in Sabah, Malaysia. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, n. B, p. 407–416, 1992.

CÁRDENAS, R. *et al.* Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rainforest tree community. **Journal of Ecology**, v. 102, 1 abr. 2014.

CHAPIN, F. S. *et al.* Plant Responses to Multiple Environmental Factors. **BioScience**, v. 37, n. 1, p. 49–57, jan. 1987.

CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.

CHELKHA, M. *et al.* Cutaneous excreta of the earthworm *Eisenia fetida* (Haplotaxida: Lumbricidae) might hinder the biological control performance of entomopathogenic nematodes. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 141, p. 107691, 1 fev. 2020.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 305–335, 1996.

CORDEIRO, A. L. *et al.* Fine-root dynamics vary with soil depth and precipitation in a low-nutrient tropical forest in the Central Amazonia. **Plant-Environment Interactions**, v. 1, n. 1, p. 3–16, 2020.

CUEVAS, E.; MEDINA, E. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. **Oecologia**, v. 68, n. 3, p. 466–472, 1 set. 1986.

DAVIES, R. G. Feeding group responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. **Oecologia**, v. 133, n. 2, p. 233–242, 1 out. 2002.

DECAËNS, T. Macroecological patterns in soil communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 3, p. 287–302, 2010.

DENSLOW, J. S. Gap Partitioning among Tropical Rainforest Trees. **Biotropica**, v. 12, n. 2, p. 47–55, 1980.

DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. **Freshwater Biology**, v. 31, n. 3, p. 277–294, 1994.

EMBRAPA. CENTRO NACIONAL DE PESQUISA DE SOLOS. **Manual de metodos de análise de solo**. Rio de Janeiro: Embrapa, 1997.

ETTEMA, C. H.; WARDLE, D. A. Spatial soil ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 4, p. 177–183, 1 abr. 2002.

FRAGOSO, C.; LAVELLE, P. Are Earthworms Important in the Decomposition of Tropical Litter? **Soil Organisms and Litter Decomposition in the Tropics**, p. 103–112, 1995.

GAMA, J. R. V. *et al.* Comparação entre florestas de várzea e de terra firme do Estado do Pará. **Revista Árvore**, v. 29, n. 4, p. 607–616, ago. 2005.

HANSEN, M. C. *et al.* The fate of tropical forest fragments. **Science Advances**, v. 6, n. 11, p. eaax8574, mar. 2020.

HOGAN, J. A. *et al.* Morphological variation of fine root systems and leaves in primary and secondary tropical forests of Hainan Island, China. **Annals of Forest Science**, v. 77, n. 3, p. 79, 13 ago. 2020.

ISO. Soil quality — Sampling of soil invertebrates — Part 5: Sampling and extraction of soil macroinvertebrates. **ISO 23611-5**, n. Primeira, p. 1–5, 2011.

KARMEGAM, N. Effect of physico-chemical parameters on earthworm abundance: a quantitative approach. **Journal of Applied Sciences Research**, [s.d.].

LAVELLE, P. Earthworm activities and the soil system. **Biology and Fertility of Soils**, v. 6, n. 3, p. 237–251, 1 maio 1988.

LAVELLE, P. *et al.* A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130, jun. 1993.

LAVELLE, P. *et al.* Soil aggregation, ecosystem engineers and the C cycle. **Acta Oecologica**, v. 105, p. 103561, 1 maio 2020.

LAVELLE, P.; SPAIN, A. V. **Soil Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2001.

LUKE, S. H. *et al.* Functional structure of ant and termite assemblages in old growth forest, logged forest and oil palm plantation in Malaysian Borneo. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 11, p. 2817–2832, 1 out. 2014.

MALHADO, A. C. M. *et al.* Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees. **Biogeosciences**, v. 6, n. 8, p. 1563–1576, 10 ago. 2009.

MARICHAL, R. *et al.* Earthworm and microbe response to litter and soils of tropical forest plantations with contrasting C:N:P stoichiometric ratios. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 7, p. 1528–1535, 1 jul. 2011.

MOORE, J. C. *et al.* Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 584–600, 2004.

NANGANOA, L. T. *et al.* **Impact of Different Land-Use Systems on Soil Physicochemical Properties and Macrofauna Abundance in the Humid Tropics of Cameroon.** Research Article. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/aess/2019/5701278/>. Acesso em: 10 set. 2020.

NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Biomass Dynamics in Amazonian Forest Fragments. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 127–138, 2004.

PUGA-FREITAS, R.; BLOUIN, M. A review of the effects of soil organisms on plant hormone signalling pathways. **Environmental and Experimental Botany**, Plant signalling mechanisms in response to the environment. v. 114, p. 104–116, 1 jun. 2015.

RODRIGUES, E. **Ecologia da Restauração**. Disponível em: <https://pt.scribd.com/document/169631931/Ecologia-da-Restauracao-Efraim-Rodrigues>. Acesso em: 16 ago. 2020.

RONQUIM, C. C. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. v. 8, p. 26, 2010.

RUSSO, S. E.; KITAJIMA, K. The Ecophysiology of Leaf Lifespan in Tropical Forests: Adaptive and Plastic Responses to Environmental Heterogeneity. In: GOLDSTEIN, G.; SANTIAGO, L. S. (ed.). **Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment**. Tree Physiology. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 357–383.

SAKAI, S.; KITAJIMA, K. Tropical phenology: Recent advances and perspectives. **Ecological Research**, v. 34, n. 1, p. 50–54, jan. 2019.

SAYER, E. J. *et al.* Arthropod Abundance and Diversity in a Lowland Tropical Forest Floor in Panama: The Role of Habitat Space vs. Nutrient Concentrations. **Biotropica**, v. 42, n. 2, p. 194–200, 2010.

SCHULDT, A. *et al.* Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 2989, dez. 2018.

SPELZHAUSEN, L. R.; WESENER, T.; SCHÜTTE, K. Vegetation thresholds for the occurrence of millipedes (Diplopoda) in different tropical forest types in Andasibe, Madagascar. **Madagascar Conservation & Development**, v. VOLUME 15, n. 01, p. xx–xx, 2020.

TER STEEGE, H. *et al.* Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. **Nature**, v. 443, n. 7110, p. 444–447, set. 2006.

THIOULOUSE, J. *et al.* ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. **Statistics and Computing**, v. 7, n. 1, p. 75–83, 1 mar. 1997.

VALENÇA, A. W. DE *et al.* Land use as a driver of soil fertility and biodiversity across an agricultural landscape in the Central Peruvian Andes. **Ecological Applications**, v. 27, n. 4, p. 1138–1154, 2017.

VELASQUEZ, E.; LAVELLE, P.; ANDRADE, M. GISQ, a multifunctional indicator of soil quality. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 12, p. 3066–3080, 1 dez. 2007.

WINBOURNE, J. B.; BREWER, S. W.; HOULTON, B. Z. Iron controls over di-nitrogen fixation in karst tropical forest. **Ecology**, v. 98, n. 3, p. 773–781, mar. 2017.

WU, P.; WANG, C. Differences in spatiotemporal dynamics between soil macrofauna and mesofauna communities in forest ecosystems: The significance for soil fauna diversity monitoring. **Geoderma**, v. 337, p. 266–272, 1 mar. 2019.

YANG, X.; WARREN, M.; ZOU, X. Fertilization responses of soil litter fauna and litter quantity, quality, and turnover in low and high elevation forests of Puerto Rico. **Applied Soil Ecology**, v. 37, n. 1, p. 63–71, 1 out. 2007.

ZANELLA, A. *et al.* Humusica 1, article 2: Essential bases—Functional considerations. **Applied Soil Ecology**, v. 122, p. 22–41, jan. 2018b.

CAPÍTULO 4 DISCUSSÃO GERAL

4.1 Resultados chave

As interações observadas entre os fatores bióticos e abióticos que operam na decomposição da serapilheira esclareceram como alterações em níveis hierárquicos podem mudar o funcionamento dinâmico destes sistemas. Estes resultados sustentam a hipótese de que a decomposição da serapilheira é mediada por uma sequência hierárquica de processos em que cada nível superior da interação pode exercer efeito majoritário sobre o nível logo abaixo. Observou-se que na reserva Mocambo, as características físico-químicas do solo exercem um efeito superior ao da composição de plantas sobre a velocidade de decomposição da serapilheira, uma vez que solos mais férteis favoreceram árvores com folhas menores e de mais fácil decomposição, associadas à uma maior quantidade de minhocas que tornam a camada de serapilheira mais fina. Nestes locais, as plantas não precisam investir em grande biomassa de raízes de absorção e podem investir sua energia em crescimento do caule e produção de folhas de melhor qualidade. Este sistema de funcionamento da serapilheira é classificado como Mesomull ou Oligomull e é caracterizado por manter solos com alto teor de carbono disponível e boa capacidade de troca catiônica.

Os sistemas de serapilheira do tipo Mull são sensíveis a variações nos níveis hierárquicos superiores, como o solo em florestas tropicais. Limitações por nutrientes, causadas após a drástica redução da fertilidade em áreas de clareira, fizeram com que a dinâmica de decomposição mudasse para sistemas mais lentos. A escala temporal em que estas mudanças ocorrem são grandes, operando a escala de décadas ou séculos, dependendo da permanência do fator limitante sobre o solo. Espécies botânicas resistentes a solos limitados normalmente tem folhas grandes para compensar o crescimento nestas condições. A qualidade destas folhas é baixa e não muito atrativa para minhocas, que acabam reduzindo sua população nestes ambientes após consumir o material anterior ao fechamento da clareira. Entretanto, o acúmulo de folhas sobre o solo atrai uma riqueza de macrofauna de organismos transformadores de serapilheira, que aproveitam os microhabitats e recursos advindos das inúmeras interações. Na espessa camada de raízes finas de absorção que crescem para extrair nutrientes direto

das folhas, milhares de indivíduos de táxons variados coexistem, como formigas, colembolas, diplopodas, hemípteras, aranhas, quilópodas entre outros grupos, liberando fezes que se misturam ao tecido de raízes, hifas fúngicas e exsudatos, formando agregados biogênicos na raiz. O horizonte A destes locais é rico em macroagregados de tamanhos grandes e médios, que lentamente se formaram com a regeneração destas áreas. A mudança para o sistema serapilheira do tipo Dymull mostrou que há uma baixa disponibilidade de nutrientes, conforme se confirmou nos solos destes locais, embora um funcionamento lento possa indicar um estado conservativo de matéria orgânica.

Contrário ao observado para a macrofauna, fungos saprofíticos não são favorecidos pela diminuição na qualidade de solo. A grande variabilidade de composição de espécies é afetada pela diminuição da diversidade na oferta de folhas de boa qualidade na serapilheira e por pH muito ácido. A redução no número de espécies em sistemas do tipo Dymull é outro fator limitante da decomposição, conforme previsto no modelo hierárquico. Fungos são importantes decompositores de materiais rígidos e de compostos carbônicos de cadeia longa, o que pode explicar o acúmulo deste material quando as populações são reduzidas em um determinado local. Este antagonismo na preferência de composição de materiais de qualidade distintas, mostrou que nestas florestas fungos saprofíticos e a macrofauna não se correlacionam (dados não apresentados), o que não significa ausência de interação. Neste caso, dois níveis hierárquicos são limitantes sobre a composição da comunidade fúngica: a qualidade do solo e a diversidade de plantas.

4.1.1 Prioridades para pesquisas futuras

Este estudo nos permitiu observar que mudanças na morfologia de sistemas serapilheira são o resultado de interações que iniciam desde a abertura no dossel, com o aumento da oferta de luz e mudanças nas condições de solo que selecionam plantas resistentes aos novos ambientes. As interações estabelecidas entre estas plantas e a comunidade de decompositores, garantirá sua sobrevivência ou resiliência às perturbações. Em florestas temperadas, a classificação de sistemas de funcionamento de serapilheira e classificação de tipos de serapilheira são muito claros, mas estudos correlatos ainda são escassos em florestas tropicais. Estas investigações permitem

compreender o estado de funcionamento da floresta e assim, podem ser utilizadas para prever mudanças de diferentes escalas, como por exemplo sobre como perturbações no solo podem afetar a restauração de florestas.

Determinar o tempo e a frequência com que um fragmento florístico passa de um tipo de sistema serapilheira para outro e que fatores específicos atuaram nesta mudança, são importantes quando programas de regeneração assistida são necessários para a restauração. O refinamento destas descobertas poderá auxiliar no planejamento de ações estratégicas sobre os pontos mais vulneráveis de insucesso no restabelecimento de sistemas florestais.

A decomposição da serapilheira é um processo que ocorre em pulsos de tempos favoráveis e desfavoráveis ao processo. Selecionar espécies generalistas com diferentes velocidades de pulsos de decomposição em planos de manejo e de restauração, pode favorecer um crescimento mais rápido da vegetação regenerante. A identificação destas espécies em populações nativas doadoras (remanescentes florestais vizinhos às áreas onde se planeja restaurar) pode ser feita pelo estudo da qualidade do solo, morfologia da serapilheira, da comunidade de decompositores e morfologia de agregados, conforme metodologia proposta nesta pesquisa.

4.1.2 Considerações finais

A metodologia se mostrou favorável na avaliação de sistemas de serapilheira com diferentes dinâmicas de decomposição, embora a inclusão de traços químicos e físicos de folhas sejam eficientes para prever porque algumas espécies acumulam mais em locais de solo favorável e menos na situação inversa. Isso é particularmente importante para compreender o padrão nutricional exigido pela planta, principalmente das espécies hiperdominantes.

O refinamento na classificação da macrofauna também é um fator importante que permitiria associar a abundância do táxon a um determinado recurso, isto é importante para grupos funcionais com grande número de guildas, como Formicidae, que é abundante em todos os níveis de perturbação. O mesmo se aplica ao Filo Basidiomycota, que tem reconhecida importância na decomposição de material rígido,

principalmente madeira, mas não foi incluído nas análises pela ausência de refinamento taxonômico.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A. S.; VIEIRA, I. G. Centro de endemismo Belém: Status da vegetação remanescente e desafios para a conservação biológica e restauração ecológica. **Revista de Estudos Universitários**, v. 36, p. 95–111, 1 jan. 2010.
- BEER, C. *et al.* Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. **Science**, v. 329, n. 5993, p. 834–838, 13 ago. 2010.
- BRAZ, L. C. *et al.* A situação das áreas de endemismo da Amazônia com relação ao desmatamento e às áreas protegidas. **Boletim de Geografia**, v. 34, n. 3, p. 45–62, 2016.
- CHAPIN, F. S. *et al.* Plant Responses to Multiple Environmental Factors. **BioScience**, v. 37, n. 1, p. 49–57, jan. 1987.
- CRACRAFT, J. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. **Ornithological Monographs**, 1 fev. 1985.
- SILVA, J. M.; RYLANDS, A.; FONSECA, G. O destino das áreas de endemismo da Amazonia. **Megadiversidade**, v. 1, p. 124–131, 1 jul. 2005.
- GAMA, J. R. V. *et al.* Comparação entre florestas de várzea e de terra firme do Estado do Pará. **Revista Árvore**, v. 29, n. 4, p. 607–616, ago. 2005.
- GOMES, J. I. *et al.* (ed.). **Mocambo**: diversidade e dinâmica biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá--Apeg. Belém, PA: Museu Paraense Emílio Goeldi: Embrapa Amazônia Oriental, 2007.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Mapa da vegetação do Brasil**, Brasília - DF. Ministério do Planejamento, Orçamento e Gestão, 2004.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. **Manual técnico da vegetação brasileira**. 2. ed. Rio de Janeiro, 2017.
- LAVELLE, P. *et al.* A Hierarchical Model for Decomposition in Terrestrial Ecosystems: Application to Soils of the Humid Tropics. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 130, 1993.
- NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. Biomass Dynamics in Amazonian Forest Fragments. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 127–138, 2004.
- NOBRE, C. A.; NOBRE, A. D. O balanço de carbono da Amazônia brasileira. **Estudos Avançados**, v. 16, n. 45, p. 81–90, ago. 2002.
- ZANELLA, A. *et al.* Humusica 1, article 2: Essential bases—Functional considerations. **Applied Soil Ecology**, v. 122, p. 22–41, jan. 2018b.