



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**

**RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE ARBÓREA E
ASPECTOS DO CICLO BIOGEOQUÍMICO DE UMA
FLORESTA MONODOMINANTE DE *Brosimum rubescens*
Taub. E UMA FLORESTA MISTA NO LESTE
MATO-GROSSENSE**



BEN HUR MARIMON JUNIOR

**BRASÍLIA/DF
ABRIL/2007**

Ben Hur Marimon Junior

Relação entre diversidade arbórea e aspectos do ciclo biogeoquímico de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e uma floresta mista no Leste Matogrossense

Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Banca Examinadora:

Dr. John Du Vall Hay
Orientador - UnB

Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante
Membro Titular – UnB

Dr. Manoel Cláudio da Silva Júnior
Membro Titular – UnB

Dr. José Roberto Rodrigues Pinto
Membro Titular – UnB
Departamento de Engenharia Florestal – EFL

Dra. Dora Maria Villela
Membro Titular - UENF

Brasília, Abril de 2007

**Aos meus filhos,
Rodrigo e Alessandra.**

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela saúde e força na longa trajetória desta tese.

À Universidade de Brasília e ao Departamento de Ecologia, pela oportunidade.

À Universidade do Estado de Mato Grosso, pela autorização para qualificação e confiança.

À CAPES-PQI, pelo importante suporte da bolsa de estudo.

Ao Prof. Orientador, Dr. John Du Vall Hay, pela orientação serena e correta, pela confiança e amizade, agradeço de coração.

À minha querida esposa, Beatriz Schwantes Marimon, pelo auxílio na coleta de dados, pelas sugestões, por ter me ensinado a pilotar o SYSTAT, pelo carinho e paciência nesta complicada etapa da minha vida. Mas principalmente por que sou louco por ela.

Aos meus queridos filhos, Rodrigo e Alessandra, que durante estes últimos quatro anos deixaram de ser crianças e se transformaram em jovens crescidos, tendo que lidar com seu pai preso dentro de um computador ou desaparecido pelas matas de Pau-Brasil do sertão Matogrossense. Obrigado à eles por todo amor e compreensão.

Ao meu falecido pai Ben Hur Marimon, fundador de escolas agrícolas no Rio Grande do Sul e semeador da educação no interior do Brasil, que não pôde presenciar este momento. À minha mãe, Zita Schirmer Marimon, a professora que me ensinou a mergulhar nos livros. Aos dois, agradeço por terem investido em minha educação e ao amor dedicado.

À minha irmã mais velha Leonora, que me criou como filho, aquecia minha cama nos invernos gelados do Rio Grande do Sul e me inspirou a fazer Engenharia Florestal. À ela meu agradecimento especial pelas mais carinhosas lembranças da minha infância.

Às minhas outras irmãs, Beatriz, Denise, Anna Amélia e Isis por compartilharem comigo seus sonhos e seus grandes universos interiores em nossas longas conversas na juventude.

Aos meus sogros Edit e Édio por serem meus segundos pais.

À minha tia Gertrudes pela acolhida sempre carinhosa em sua casa.

Aos meus cunhados Marco e Marília, pela convivência maravilhosa.

Ao Sr. Jairo Machado, por autorizar a realização deste estudo na Fazenda Vera Cruz.

Aos amigos, Romeu e Ciça, Guilherme e Luciana e Edson e Regina, pela amizade sincera.

Aos colegas da turma de 2003 e a todas as amigadas e trocas de experiências na UnB, em especial ao Eddie Lenza pelas sugestões na tese.

Ao meu cachorro Draco, grande companheiro. Deus o levou pouco antes de terminar esta tese.

Ao Dr. James Alexander Ratter pela amizade e inspiração nas matas do Brasil Central.

Aos professores e alunos do curso de Ciências Biológicas do Campus Universitário de Nova Xavantina, pelo auxílio na coleta de dados, apoio e confiança.

À todos os que colaboraram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho e hoje festejam comigo esta importante vitória em minha vida.

ÍNDICE

LISTA DE TABELAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	xii
RESUMO.....	xvii
ABSTRACT.....	xix
CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL	
1.1 INTRODUÇÃO.....	1
1.2 HIPÓTESES E OBJETIVOS.....	4
CAPÍTULO 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	
2.1 BIODIVERSIDADE E ASPECTOS FUNCIONAIS DO ECOSSISTEMA.....	7
2.2 BIODIVERSIDADE E FLORESTAS MONODOMINANTES.....	9
2.3 FLORESTAS TROPICAIS MONDOMINANTES.....	10
2.4 PRODUÇÃO ANUAL DE SERAPILHEIRA E DEMANDA DE NUTRIENTES	15
2.5 CAMADA DE SERAPILHEIRA, TAXA DE DECOMPOSIÇÃO E LIBERAÇÃO DE NUTRIENTES	17
2.6 RETRANSLOCAÇÃO INTERNA E EFICIÊNCIA DE USO DOS NUTRIENTES.....	19
2.7 DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO	22
CAPÍTULO 3. ÁREA DE ESTUDO	
3.1 LOCALIZAÇÃO.....	26
3.2 CLIMA.....	26
3.3 GEOMORFOLOGIA, SOLOS, USO DA TERRA E HISTÓRICO.....	29
3.4 VEGETAÇÃO.....	32
3.4.1 TIPO VEGETACIONAL	32
3.4.2 ESTRUTURA, COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E FITOSSOCIOLOGIA	33
CAPÍTULO 4. INFLUÊNCIA DA BAIXA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA E DEMANDA DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE <i>BROSIMUM RUBESCENS</i>	
4.1 INTRODUÇÃO.....	36
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	39
4.2.1 Área de Estudo.....	39
4.2.2 Delineamento experimental.....	40
4.2.3 Produção de serapilheira.....	40
4.2.4 Aporte de nutrientes e produtividade.....	42
4.2.5 Análises químicas da serapilheira.....	43
4.2.6 Análises estatísticas.....	43
4.3 RESULTADOS.....	44
4.3.1 Produção de serapilheira.....	44
4.3.2 Concentração de nutrientes na serapilheira.....	53
4.3.3 Aporte de nutrientes	56
4.4 DISCUSSÃO.....	67
4.4.1 Considerações gerais.....	67
4.4.2 Produção de serapilheira.....	67
4.4.2.1 Serapilheira total, frações foliares e sazonalidade.....	67
4.4.2.2 Outras frações	74
4.4.3 Aporte de nutrientes.....	75
4.4.3.1 Concentração de nutrientes na serapilheira.....	75

4.4.3.2 Aporte anual de nutrientes	77
4.4.4 Biodiversidade e produção de serapilheira.....	79
4.4.5 Por que <i>Brosimum rubescens</i> não afetou a produção de biomassa e nutrientes da serapilheira?.....	82
4.5 CONCLUSÕES.....	85

CAPÍTULO 5. RETRANSLOCAÇÃO E EFICIÊNCIA DE USO DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE.

5.1 INTRODUÇÃO.....	87
5.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	89
5.2.1 Área de Estudo	89
5.2.2 Coleta de material em campo.....	89
5.2.3 Análises químicas.....	91
5.2.4 Cálculos de retranslocação e EUN.....	91
5.2.5 Análises estatísticas.....	93
5.3 RESULTADOS.....	93
5.3.1 Sazonalidade entre espécies.....	93
5.3.2 Sazonalidade entre áreas.....	95
5.3.3 Retranslocação.....	97
5.3.4 Eficiência de uso dos nutrientes das espécies (EUN).....	101
5.3.5 Eficiência de uso dos nutrientes (EUN) da comunidade.....	102
5.4 DISCUSSÃO.....	103
5.4.1 Concentração de nutrientes.....	103
5.4.2 Retranslocação de nutrientes.....	107
5.4.3 A espécie monodominante afeta a eficiência de uso dos nutrientes na comunidade?.....	108
5.4.4 Conclusões.....	109

CAPÍTULO 6. EFEITOS DA DIVERSIDADE ARBÓREA NA DECOMPOSIÇÃO FOLIAR E LIBERAÇÃO DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE.

6.1 INTRODUÇÃO.....	110
6.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	114
6.2.1 Área de Estudo	114
6.2.2 Vegetação.....	114
6.2.3 Método experimental.....	115
6.2.3.1 Delineamento experimental.....	116
6.2.3.2 Preparo das amostras para campo.....	118
6.2.3.3 Coleta das sacolas em campo.....	119
6.2.3.4 Preparação das amostras e análises químicas.....	120
6.2.3.5 Cálculos de liberação de nutrientes e taxa de decomposição	120
6.2.4 Análises estatísticas.....	122
6.3 RESULTADOS.....	123
6.3.1 Constante de decomposição e perda de massa.....	123
6.3.2 Concentração de nutrientes e relação Mg/Ca.....	127
6.3.2.1 Concentração inicial.....	127
6.3.2.2 Concentração final.....	128
6.3.3 Liberação de nutrientes	130

6.4 DISCUSSÃO.....	144
6.4.1 Padrões gerais de decomposição.....	144
6.4.2 Curvas de decomposição e tendências de decaimento.....	148
6.4.3 Qualidade foliar e efeito não aditivo.....	151
6.4.4 A dominância arbórea se reflete no ciclo biogeoquímico?.....	153
6.4.4.1 Taxa de decomposição.....	153
6.4.4.2 Acumulação e liberação de nutrientes.....	158
6.4.4.3 Manganês como elemento tóxico.....	169
6.5 CONCLUSÕES.....	173
6.5.1 Taxas de decomposição.....	173
6.5.2 Liberação de nutrientes.....	173
6.5.3 Possíveis conseqüências da dominância de <i>Brosimum rubescens</i>	174

CAPÍTULO 7. CARACTERIZAÇÃO DA CAMADA DE SERAPILHEIRA DE UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE.

7.1 INTRODUÇÃO.....	176
7.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	178
7.2.1 Área de estudo.....	178
7.2.2 Coleta e preparação das amostras	179
7.2.3 Determinação dos parâmetros físicos.....	182
7.2.4 Determinação dos parâmetros químicos.....	183
7.2.5 Análises estatísticas.....	184
7.3 RESULTADOS.....	185
7.3.1 Concentração de nutrientes.....	182
7.3.2 Biomassa, decomposição e quantidade de nutrientes.....	186
7.3.3 Parâmetros físicos.....	189
7.4 DISCUSSÃO.....	194
7.4.1 Parâmetros químicos da camada.....	194
7.4.1.1. Concentração e estoque de nutrientes.....	194
7.4.1.2. Funcionalidade química da camada e dominância de <i>Brosimum rubescens</i>	196
7.4.2 Parâmetros físicos	200
7.4.2.1. Espessura e estrutura da camada.....	200
7.4.2.2 Desempenho do coletor M-H.....	202
7.4.2.3. Funcionalidade física da camada de serapilheira e efeitos da dominância de <i>Brosimum rubescens</i>	205
7.5 CONCLUSÃO.....	209

CAPÍTULO 8. VARIAÇÕES HÍDRICAS NO SOLO DE UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE.

8.1 INTRODUÇÃO.....	210
8.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	212
8.2.1 Área de estudo.....	212
8.2.2 Medição da umidade do solo em campo.....	213
8.2.3 Calibração do aparelho de medição de umidade do solo.....	214
8.2.4 Ensaios físicos em laboratório.....	215
8.2.5 Análises Estatísticas.....	217
8.3 RESULTADOS.....	217

8.3.1 Variação anual no conteúdo de água no solo (medições de campo).....	217
8.3.2 Ensaio hidráulico em laboratório.....	221
8.4 DISCUSSÃO.....	223
8.4.1 Variação anual na umidade do solo em condições de campo.....	223
8.4.2 Curva de retenção de água e parâmetros hidráulicos.....	225
8.4.3 Padrão anual de variação na umidade	227
8.4.4 Distribuição da umidade conforme a profundidade do solo.....	227
8.4.5 Umidade do solo x vegetação: influência recíproca ou unilateral?...	228
8.5 CONCLUSÃO.....	230
CAPÍTULO 9. CONSIDERAÇÕES FINAIS	231
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	233

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 3

Tabela 3.1. Percentual de cascalho e propriedades químicas dos solos (0 a 10cm) da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM), em Nova Xavantina-MT. Comparações entre as florestas através do Teste *t*. Os valores são as médias e o desvio padrão (DP). Adaptado de Marimon (2005)..... 31

CAPÍTULO 4

Tabela 4.1. Produção de serapilheira total anual e por frações na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são a média de 24 meses (12 por estação). FM=Folhas mistas; FB=Folhas de *Brosimum*; FT=Folhas totais; FFM=Flores e frutos mistos; FFB=Flores e frutos de *Brosimum*; FFT=Flores e frutos total; RF=Ramos finos; R=Resto. Desvio padrão entre parênteses (\pm D.P.). Demais valores, teste *t* pareado..... 45

Tabela 4.2. Coeficiente de correlação de Spearman (*r*) comparando as médias mensais de produção de serapilheira (frações e total) entre a mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e a mata mista adjacente (MM) e entre matas e média mensal de precipitação pluviométrica (PRE) ao longo de dois anos em Nova Xavantina-MT. FM=Folhas mistas; FB=Folhas de *Brosimum*; FT=Folhas totais; FFM=Flores e frutos mistos; FFB=Flores e frutos de *Brosimum*; FFT=Flores e frutos total; RF=Ramos finos; R=Resto..... 51

Tabela 4.3. Resultados da análise de variância com medidas repetidas no tempo testando o padrão de produção de serapilheira total entre a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e a floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT..... 52

Tabela 4.4. Índice de Sazonalidade (IS) em algumas florestas tropicais da América do Sul. Adaptado de Morelatto (1992)..... 53

Tabela 4.5. Concentração média de macronutrientes e manganês por período do ano em cinco frações da serapilheira na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Estação chuvosa de outubro a março e seca de abril a setembro. Desvio padrão entre parênteses (\pm D.P.) e demais valores são do teste *t* pareado..... 55

Tabela 4.6. Retorno percentual de biomassa (Bm) e nutrientes por fração da serapilheira em relação ao total produzido na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM). Por ordem, as primeiras frações (1, 2 e 3) são as mais importantes em quantidade e somam 100% do total. As demais (itálico) correspondem ao desdobramento das primeiras. A porcentagem de participação de cada fração no total de nutrientes produzido anualmente (N+P+K+Ca+Mg+Mn) está na última coluna (TN)..... 57

Tabela 4.7- Retorno de nutrientes por estação do ano e total anual na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são a média bimestral de amostras compostas de seis tempos a cada cinco coletores por mata entre novembro de 2004 a outubro de 2005. Teste *t* pareado significativo a 5% de probabilidade na comparação entre as matas no período anual (ns = não significativo; s = significativo)..... 58

Tabela 4.8. Coeficiente de correlação de Spearman (*r*) comparando as médias mensais de retorno de nutrientes entre a mata monodominante de *Brosimum rubescens* e a mata mista adjacente em Nova Xavantina-MT..... 60

Tabela 4.9. Produção de serapilheira, concentração anual e retorno de nutrientes na <i>serapilheira total</i> em algumas florestas brasileiras.....	69
Tabela 4.10. Produção de serapilheira, concentração de nutrientes na serapilheira foliar e retorno na total em algumas florestas tropicais.....	70

CAPÍTULO 5

Tabela 5.1. Espécies representativas da mata de <i>Brosimum</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) selecionadas dentre as 11 de maior Índice de Valor de Importância (IVI) para as coletas de amostra de folhas verdes e folhas senescentes.....	90
Tabela 5.2. Comparação dos parâmetros nutricionais entre estações do ano para as espécies co-ocorrentes e o total da comunidade na mata de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM). Os códigos definem se a eficiência de reabsorção de nutrientes (a); a concentração nas folhas frescas (b) e a concentração nas folhas senescentes (c) foram maiores (S>) ou menores (S<) na estação seca.....	94
Tabela 5.3. Concentração de nutrientes nas folhas verdes (g.kg^{-1}) e relação N/P de seis espécies co-ocorrentes na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente de cada espécie (teste-t; $p < 0,05$; $n=5$ por espécie em cada estação). Desvio padrão entre parênteses.....	96
Tabela 5.4. Concentração de nutrientes (g.kg^{-1}) sem correção (a) e corrigido por unidade de cálcio (b) nas folhas senescentes de seis espécies co-ocorrentes na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente de cada espécie (teste-t; $p < 0,05$; $n=5$ por espécie em cada estação). Desvio padrão entre parênteses (referente à concentração não corrigida).....	98
Tabela 5.5. Medida de eficiência de reabsorção de nutrientes (MER;%) sem correção (a) e corrigida com base na unidade de cálcio (b) para seis espécies co-ocorrentes na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente e cada espécie (teste-t com $p < 0,05$; $n=5$ por espécie).....	99
Tabela 5.6. Eficiência de uso dos nutrientes (EUN) sem correção (a) e corrigida com base na unidade de cálcio (b) para seis espécies co-ocorrentes na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. As diferenças estatísticas entre as matas são as mesmas para concentração de nutrientes nas folhas senescentes.....	101
Tabela 5.7. Eficiência de uso de nutrientes (EUN) na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) para a média total da comunidade (MC), média das seis espécies co-ocorrentes (M6) e média de <i>Brosimum rubescens</i> (Br) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas dentro de cada mata em cada estação do ano (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$)...	103

CAPÍTULO 6

Tabela 6.1. Comparações para testar a influência da diversidade arbórea (dominância de <i>Brosimum rubescens</i>) em aspectos do ciclo biogeoquímico ligados à decomposição da serapilheira foliar. Experimento com sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	116
--	-----

Tabela 6.2 – Taxa anual de decomposição (k), meia vida da serapilheira foliar ($t_{50\%}$) e parâmetros de regressão usando modelo exponencial para perda de massa de folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	123
Tabela 6.3. Valores de p (teste de Tukey) para biomassa seca (estufa a 75-80°C) e quantidade de nutrientes remanescentes do original (%) ao final do experimento (366 dias), nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Valores em negrito, p significativo a 5% de probabilidade.....	125
Tabela 6.4 - Concentração inicial e final de nutrientes e relação Mg/Ca nas sacolas de decomposição com folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são médias (N = 15 inicial e N = 5 final), com desvio padrão entre parênteses. Letras iguais no primeiro ou segundo par indicam não haver diferença significativa entre as concentrações do nutriente entre tratamentos, dentro da coluna (Tukey, $P \leq 0,05$).....	129
Tabela 6.5 – Quantidade remanescente da original em porcentagem de biomassa seca e nutrientes em três tempos (início, meio e final) no experimento das sacolas de decomposição com folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	132
Tabela 6.6.– Taxas anuais de decomposição (k) e meia vida ($1/k$) da serapilheira e os respectivos modelos de estimativa (Fk) em diferentes substratos em alguns ecossistemas tropicais. ES=exponencial simples; L=linear; κ_L =medida direta na camada ($k=L/X$, Olson 1963).....	147
CAPÍTULO 7	
Tabela 7.1. Concentração de nutrientes na camada de serapilheira nas duas estações do ano na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Teste-t para comparação entre matas dentro de cada estação e teste-t pareado para a comparação entre estações do ano dentro de cada mata ($p<0,05$; ns = não significativo; s = significativo). Desvio padrão entre parênteses.....	185
Tabela 7.2. Quantidade de nutrientes e biomassa na camada de serapilheira nas duas estações do ano na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	187
Tabela 7.3. Média anual de carbono orgânico ($t.ha^{-1}$) e nutrientes ($kg.ha^{-1}$) produzidos na queda de serapilheira e acumulados na camada (estoque), com os respectivos valores do quociente a/b na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Teste-t para comparação entre matas ($p<0,05$). Desvio padrão entre parênteses.....	185
Tabela 7.4. Média da biomassa acumulada na camada de serapilheira e biomassa produzida na queda de serapilheira durante o ano de 2006 ($t.ha^{-1}$) na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM), com respectivos valores da taxa de decomposição total (k_L); tempo médio de renovação ($1/k$); tempo necessário para decompor 50% ($T_{0,5}$) e 95% ($T_{0,05}$) da serapilheira total. Teste-t para verificar diferenças entre as matas ($p<0,05$). Desvio padrão entre parênteses.....	188

Tabela 7.5. Quantidade total de nutrientes liberada da serapilheira foliar (Q_l) em $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ no ano de 2005 na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores do aporte de nutrientes (A_p) ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) e da decomposição (D_e) (% decomposta do total inicial), são do Capítulo 4 e 6 do presente trabalho, respectivamente.....	189
Tabela 7.6. Parâmetros físicos e químicos da camada de serapilheira de algumas florestas tropicais. B_m =biomassa ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$); E_s =espessura (cm); k_L =coeficiente de decomposição; $1/k_L$ =tempo médio de renovação (anos); C_o =concentração ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$) e Q_d =quantidade ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) de nutrientes.....	195
CAPÍTULO 8	
Tabela 8.1. Ciclos para a determinação do ponto de murcha permanente e capacidade de campo pelo método da centrífuga em amostras indeformadas do solo em três profundidades na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> e floresta mista adjacente em Nova xavantina-MT.....	216
Tabela 8.2. Parâmetros físicos do solo na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. DA = Densidade Aparente; CC = Capacidade de Campo; PMP = Ponto de Murcha Permanente; MiP = microporosidade; MP = macroporosidade; MiP/MP = relação entre micro e macroporosidade; PT = Porosidade Total; Cas = percentual de cascalho >2mm de diâmetro; Agr = percentual de agregados >2mm <0,84mm de diâmetro.....	222
Tabela 8.3. Níveis de disponibilidade de água para solos do Bioma Cerrado com base no conteúdo de água disponível (porcentagem volumétrica). Adaptado de Lopes (1984).....	224

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 3

- Figura 3.1. Localização da área de estudo a partir da imagem do satélite Landsat 5: (A) América do Sul e Brasil; (B) Estado de Mato Grosso e (C) parte do município de Nova Xavantina-MT. Fonte: Terrametrics/Google Earth 2006, escala aproximada de (C) 1:250.000..... 27
- Figura 3.2. Localização da área de estudos na região do Médio Araguaia Mato-grossense. Fonte: PRODIAT (1984)..... 28
- Figura 3.3. Variação anual média da temperatura (°C) e precipitação pluviométrica (mm) em Nova Xavantina-MT (médias de 15 anos), Estação Meteorológica de Nova Xavantina (Ministério da Agricultura, 9º Distrito de Meteorologia), Campus Universitário de Nova Xavantina, cerca de 20 km (linha reta) da área de estudos..... 29
- Figura 3.4. Campo de murundu típico do Vale do Araguaia (A), com ocorrência no município de Nova Xavantina-MT. Parte do perfil do plintossolo (B) sob a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e a floresta mista adjacente (C). A camada de concreções é resultado da ação da água em intervalos cíclicos de afloramento e rebaixamento de lençol freático, o que pode ter ocorrido sob as condições pretéritas de um antigo campo de murundu no local das matas. As concreções do tipo laminar (D) e granular (E) são encontradas nas duas áreas..... 30
- Figura 3.5. Floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) (A) e floresta mista adjacente (MM) (B) em Nova Xavantina-MT. Estrutura atípica da MB, com abundância da espécie monodominante, pouca vegetação rasteira e ocorrência muito rara de cipós e lianas. Estrutura da MM típica das florestas de transição no Leste Mato-grossense, com maior quantidade de cipós e lianas e maior densidade de vegetação rasteira em relação a MB. No detalhe, cipós na MM (C)..... 34
- ### CAPÍTULO 4
- Figura 4.1. Diagrama da floresta monodominante (A) em comparação com a matriz de floresta mista adjacente (B) em Nova Xavantina-MT. As árvores maiores em (A) são indivíduos de *Brosimum rubescens*, evidenciando a forte participação da espécie monodominante na estrutura desta mata. Adaptado de Marimon (2005)..... 38
- Figura 4.2. Coletor de serapilheira fixado em estacas de madeira cravadas no solo (A) e distribuição aleatória dos 30 coletores no gradil de 60 parcelas permanentes de 10 x 10m em cada área (B). A altura do coletor (1m) é medida da superfície do solo ao topo do aro metálico. A fixação em estacas é para evitar tombamento causado por animais..... 41
- Figura 4.3. Principais frações da serapilheira produzida na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente em nova Xavantina-MT. Folhas mistas sem *Brosimum* (A), folhas de *Brosimum* (B), flores e frutos mistos sem *Brosimum* (C), ramos finos e resto (D)..... 42
- Figura 4.4. Produção quinzenal de biomassa da serapilheira total e precipitação pluviométrica na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006 (24 meses). Dados da estação meteorológica do INMET/Campus Universitário de Nova Xavantina/UNEMAT..... 46

Figura 4.5. Produção quinzenal de biomassa da serapilheira foliar total (folhas mistas + folhas de <i>Brosimum</i>) e precipitação pluviométrica na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006 (24 meses). Dados da estação meteorológica do INMET/Campus Universitário de Nova Xavantina/UNEMAT.....	47
Figura 4.6. Produção quinzenal da biomassa da serapilheira (folhas mistas e folhas de <i>Brosimum</i>) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.....	48
Figura 4.7. Produção quinzenal da biomassa da serapilheira (flores e frutos mistos e flores e frutos de <i>Brosimum</i>) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.....	49
Figura 4.8. Produção quinzenal da biomassa da serapilheira (ramos finos e restos) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.....	50
Figura 4.9. Resultados da análise circular para a distribuição da produção de mensal de serapilheira total na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT no primeiro e segundo ano....	52
Figura 4.10. Retorno anual de nutrientes da fração folhas mistas (FM) na serapilheira da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	61
Figura 4.11. Retorno anual de nutrientes da fração folhas de <i>Brosimum</i> (FB) na serapilheira da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	62
Figura 4.12. Retorno anual de nutrientes da fração flores e frutos mistos sem <i>Brosimum</i> (FFM) na serapilheira da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	63
Figura 4.13. Retorno anual de nutrientes da fração flores e frutos de <i>Brosimum</i> (FFB) na serapilheira da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM), Nova Xavantina-MT.....	64
Figura 4.14. Retorno anual de nutrientes da fração ramos finos (< 2cm de diâmetro) e restos (RF+R) na serapilheira da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	65
Figura 4.15. Retorno anual de nutrientes na serapilheira total da mata monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, Período entre novembro de 2004 e novembro de 2005.....	66
CAPÍTULO 5	
Figura 5.1. Relação da eficiência de reabsorção foliar (%) entre N e P em seis espécies co-ocorrentes (correlação de Spearman $p < 0,05$) na mata de <i>Brosimum</i> (MB) e na Mata mista adjacente (MM) em duas estações do ano. Am= <i>Amaioiua intermedia</i> ; Br= <i>Brosimum rubescens</i> ; Ch= <i>Cheiloclinium cognatum</i> ; E= <i>Ephederanthus parviflorus</i> ; Pr= <i>Protium pilosissimum</i>	100
CAPÍTULO 6	
Figura 6.1- Modelo de ciclagem de nutrientes em um ecossistema florestal. (A) retranslocação interna de nutrientes; (B) decomposição da serapilheira e (C) liberação e retorno dos nutrientes. Adaptado de www.ambicenter.com	111

Figura 6.2 – A camada superior de serapilheira foi parcialmente retirada (A) para serem introduzidas as sacolas de decomposição (B) nos experimentos FB e FM na Mata de <i>Brosimum</i> e na Mata Mista adjacente. A camada foi cuidadosamente recolocada na sua posição original.....	117
Figura 6.3 – FB e FM na Mata de <i>Brosimum</i> e na Mata Mista adjacente em Nova Xavantina-MT. Esquema da distribuição das sacolas de decomposição contendo folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) e folhas mistas sem <i>Brosimum</i> (FM) na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> e na floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.....	118
Figura 6.4 – Regressão exponencial simples para perda de massa ao longo do experimento (366 dias) nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	124
Figura 6.5. Biomassa seca remanescente da original (%) ao longo do experimento nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, evidenciando um padrão anual semelhante de decomposição.....	126
Figura 6.6. Porcentagem do peso remanescente e concentração de manganês (Mn) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. A linha tracejada (A) mostra o ponto de inversão da tendência de acúmulo do elemento nas FM/MB, aos 242 dias.....	131
Figura 6.7. Concentração e porcentagem do peso remanescente de cálcio (Ca) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	133
Figura 6.8. Concentração e porcentagem do peso remanescente de enxofre (S) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	134
Figura 6.9. Porcentagem do peso remanescente e a concentração de magnésio ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	135
Figura 6.10. Porcentagem do peso remanescente e a concentração de potássio (K) e fósforo (P) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	136
Figura 6.11. Porcentagem do peso remanescente e a concentração de nitrogênio (N) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.....	137
Figura 6.12 – Concentração de nitrogênio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples nos quatro casos. Valores de <i>p</i> significativos a 1% de probabilidade.....	138

Figura 6.13 – Concentração de fósforo como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão logarítmica em FBMB e FBMM e exponencial em FMMB e FMMM. Valores de p não significativos a 1% de probabilidade.....	139
Figura 6.14 – Concentração de potássio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples em todos os casos. Valores de p significativos a 1% de probabilidade.....	140
Figura 6.15 – Concentração de Cálcio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples nos quatro casos. Valores de p não significativos a 5% de probabilidade.....	141
Figura 6.16 – Concentração de magnésio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão exponencial simples em todos os casos. Valores de p significativos a 1% de probabilidade.....	142
Figura 6.17 – Concentração de enxofre como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão exponencial significativa a 1% de probabilidade apenas para FB/MB. Demais casos regressão linear simples não significativa a 5% de probabilidade.....	143
Figura 6.18 – Concentração de manganês como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de <i>Brosimum rubescens</i> (FB) na mata monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear significativa a 5% de probabilidade somente para FM/MB.....	144
Figura 6.19 – (A) Malha de raízes na mata de <i>Brosimum</i> aos 90 dias e (B) parte da camada de serapilheira retirada do piso florestal com as raízes aderidas ao solo. (C) Sacolas de decomposição com material externo agregado e (D) material externo retirado da mesma sacola. (E) Fotografia em lupa estereoscópica (20 x) de folhas de <i>Brosimum</i> retiradas das sacolas, notando-se a profusão de raízes finas aderidas à superfície e (F) as mesmas folhas depois de limpas	155

CAPÍTULO 7

Figura 7.1 – Figura 7.1. Perfil de um solo florestal com os horizontes superficiais segundo Hoover & Lunt (1952). A camada de serapilheira é a principal fonte de nutrientes e importante regulador bioquímico e hídrico: inter-relações en-tre fração orgânica e mineral mantidas pela ciclagem. Esquema adaptado de Tarbuck & Lutgens (1997).....	177
Figura 7.2 – Figura 7.2. Coletor-medidor de serapilheira M-H (Patente INPM nº PI-0505830-9) desenvolvido para as coletas do presente trabalho: (1) base de lanças múltiplas utilizada para tomar as amostras da camada diretamente do piso florestal; (2) garfo de medição da amostra e no detalhe (3) esquema mostrando o sentido de encaixe durante a manipulação da ferramenta.....	180

Figura 7.3. Esquema do funcionamento do Coletor-medidor M-H durante a operação de tomada de amostras da camada de serapilheira: a base de lanças múltiplas é introduzida diretamente na camada (1); a amostra é sacada para fora do piso (2), o garfo é introduzido e deslocado até a amostra encostar na base do delimitador guia (3), onde procede-se à leitura (a), evitando-se pressão excessiva para não compactar. Após a leitura, a alíquota é coletada para a determinação dos outros parâmetros, caso necessário. O processo, se conduzido com o devido cuidado, não deforma a amostra..	181
Figura 7.4. Variação anual na espessura (cm) e umidade (%) da camada de serapilheira e estações do ano na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. O asterisco (*) indica diferença significativa entre as áreas (teste-t $p < 0,05$).....	190
Figura 7.5. Correlação da espessura (cm) e umidade (%) da camada de serapilheira entre as duas matas: MB, floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> e MM, floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.....	191
Figura 7.6. Variação anual na densidade ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) e biomassa seca ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$) da camada de serapilheira e estações do ano na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. O asterisco (*) indica diferença significativa entre as áreas (teste-t $p < 0,05$).....	192
Figura 7.7. Correlação da densidade ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) e biomassa seca ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$) da camada de serapilheira entre as duas matas: MB, floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> e MM, floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.....	193
Figura 7.8. Regressão linear simples demonstrando a relação entre biomassa vegetal total viva e produção de serapilheira em florestas tropicais ($n=21$, $r^2=0,55$; $p=0,05$), segundo Brown & Lugo (1982).....	198
Figura 7.9. Estrutura da camada de serapilheira coletada na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> . O estrato L (folhas inteiras) foi retirado para expor o estrato F e o H (A), que se apresenta parcialmente incorporado ao horizonte A_1 do solo (B). No detalhe (C), a malha de raízes aderida ao substrato.....	204
CAPÍTULO 8	
Figura 8.1. Conteúdo gravimétrico de água ao longo do ano em três profundidades do solo na floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. As setas indicam a diferença entre a umidade e o ponto de murcha permanente (PMP) da MB (A) e da MM (B). O conteúdo percentual foi calculado à base de massa de água por massa de solo seco ($\text{g}_{\text{H}_2\text{O}}\cdot\text{g}_{\text{Solo}}^{-1}$).....	218
Figura 8.2. Teste de correlação de Spearman verificando a relação da variação anual de umidade no solo em três profundidades entre a floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e a floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Conteúdo percentual de água calculado à base de massa.....	220
Figura 8.3. Curva de retenção de água determinada pelo método da centrífuga em anéis volumétricos de amostras coletadas em três profundidade do solo da floresta monodominante de <i>Brosimum rubescens</i> (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores de ATM foram simulados com diferentes velocidades de rotação da centrífuga a cada 30 minutos.....	221
Figura 8.4. Balanço hídrico para a região de Nova Xavantina-MT no ano de 2005. Adaptado de www.inmet.gov.br (2006).....	225

RESUMO

As florestas tropicais monodominantes são vegetações raras, onde uma única espécie responde por mais de 50% da biomassa arbórea total. No leste mato-grossense ocorrem porções de floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae), uma espécie arbórea de grande porte que responde por mais de 80% da biomassa arbórea total na comunidade. Esta situação é adequada para testar a influência da alta dominância e baixa diversidade de espécies arbóreas em funções-chave do ecossistema, como ciclagem de nutrientes. Atualmente, um dos assuntos mais debatidos no meio científico é a participação da biodiversidade em aspectos funcionais do ecossistema, incluindo o ciclo biogeoquímico e as conseqüências de suas alterações. Para verificar se a alta dominância de *Brosimum rubescens* afeta o ciclo biogeoquímico, alguns aspectos da ciclagem de nutrientes de uma floresta monodominante (MB) (14°50'47'' S e 52°08'37'' W) foram investigados e comparados com uma floresta mista adjacente (MM) (14°49'32'' S e 52°06'20'' W), de baixa dominância de *Brosimum rubescens* e alta diversidade de espécies arbóreas. Hipotetizou-se que *B. rubescens* influencia as taxas de produção de serapilheira, decomposição foliar e liberação de nutrientes, com conseqüências na serapilheira, como relação Mg/Ca alta (desfavorável), liberação de Mn em quantidades possivelmente tóxicas e baixa concentração de macronutrientes em função da suposta maior eficiência de uso dos nutrientes (EUN). Para tanto, verificou-se: a) produção de serapilheira (seis frações + total) e retorno de nutrientes (N, P, K, Ca, Mg e Mn) durante dois anos; b) taxa de retranslocação e EUN de seis espécies mais comuns e co-ocorrentes e a EUN total da comunidade nas duas matas nos períodos de seca e chuva; c) taxa de decomposição da serapilheira foliar e liberação de nutrientes (macronutrientes + Mn) ao longo de um ano nas frações de folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum* (FB); d) aspectos químicos (macronutrientes + Mn) e físicos (densidade, umidade e espessura) da camada de serapilheira em duas épocas do ano e f) dinâmica da água no solo ao longo de um ano e parâmetros hidráulicos do solo em laboratório. Encontramos diferenças entre as matas na produção de serapilheira, concentrações e quantidade de diferentes nutrientes em diversas frações, mas não no padrão da serapilheira total produzida em cada ano, na média dos dois anos (7,41 t.ha⁻¹ na MB e 7,94 t.ha⁻¹ na MM) e na quantidade total retornada de cada nutrientes no ano, à exceção de Ca, que reflete os níveis mais elevados deste nutriente no solo da MM. O total anual de nutrientes retornado pela queda da serapilheira foi 201.45 kg.ha⁻¹ (MB) e 245,54

kg.ha⁻¹ (MM, incluindo Ca). Situação semelhante foi encontrada para retranslocação e EUN, com várias diferenças entre as espécies nas duas matas para folhas verdes e senescentes, mas não em relação à EUN total das duas áreas. O padrão se repetiu também nas taxas de decomposição, que não diferiram entre as áreas aos 366 dias após o começo do experimento. A constante de decomposição das folhas mistas (k_e) foi 0,99 na MB e 0,98 na MM. Da mesma forma, a espécie monodominante não apresentou evidências de interferência nas condições físico-químicas da camada de serapilheira em relação à MM adjacente. As diferenças mais evidentes entre as duas áreas se referem à retenção de Ca e P nas primeiras fases da decomposição na MB seguido de forte liberação final (58,3% e 62,1% do total inicial). O mesmo foi verificado para Mn, condição consistente com a hipótese de liberação do elemento em quantidades possivelmente tóxicas. A dominância de *Brosimum* parece não estar relacionada à fatores hídricos do solo, uma vez que a curva de retenção de água apresenta o mesmo padrão nas duas áreas. Para explicar porque a excessiva dominância de *Brosimum* influenciou pouco no ciclo biogeoquímico, sugerimos a ocorrência de uma combinação casual de espécies, resultando em um arranjo funcional da MB similar ao da MM, processo que denominamos de *encaixe mínimo*, uma combinação provavelmente rara na natureza. Sugerimos novos estudos para verificar qual arranjo de grupos funcionais poderia estar ocorrendo nesta combinação.

Palavras-chave: biodiversidade, funções do ecossistema, nutrientes, toxicidade de Mn, Amazônia, cerrado, decomposição, produção de serapilheira, efeito não aditivo.

ABSTRACT

Tropical monodominant forests in which one species represents more than 50% of the above ground biomass are a rare vegetation type. One of these forests is found in the eastern region of the State of Mato Grosso where the tree species *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae), accounts for more than 80% of the above ground biomass of the forest community. This situation presents the possibility of testing the influence of high dominance and low species diversity on key functions of the ecosystem, such as nutrient cycling. A currently debated topic is the role of biodiversity in functional aspects of the ecosystem, including biogeochemical cycling and the consequences of alterations. To verify if the high dominance of *Brosimum rubescens* affected the biogeochemical cycle, several aspects of nutrient cycling were investigated and compared between the monodominant forest (MB) (14°50'47'' S e 52°08'37'' W) and an adjacent mixed species forest (MM) (14°49'32'' S e 52°06'20'' W), with low dominance of *Brosimum rubescens* and high tree species diversity. The following hypotheses were raised: *B. rubescens* influenced the rates of litter production and decomposition and nutrient liberation, with the following consequences, unfavorable Mg/Ca ratio, liberation of Mn in possibly toxic concentration and low concentration of macronutrients as a consequence of a higher nutrient use efficiency (NUE). The following data were collected: a) litter production (six fractions and total) and nutrient demand (N, P, K, Ca, Mg e Mn) during two years; b) translocation rate and NUE for the six commonest tree species that occurred in both forests and the total NUE of the community in both areas and during in dry and wet seasons; c) decomposition rate of leaf litter and liberation of nutrients (macronutrients and Mn) through the year in mixed leaf samples (FM) and leaves of *Brosimum* (FM); d) biochemical aspects (macronutrients and Mn) and physical aspects (density, humidity and thickness) of the litter layer in dry and wet seasons and e) water dynamics in the soil over one year and hydraulic properties of the soil in the laboratory. Differences in litter production between forests, concentration and nutrient demand were verified in several fractions but not for the total litterfall pattern of each year, two year average (7,41 t.ha⁻¹ for MB and 7,94 t.ha⁻¹ for MM) and total annual amount of nutrients returned, with the exception of Ca that reflects the higher levels of this nutrient in the soil in the MM forest. The total annual nutrient returned by litterfall (demand) was 201.45 kg.ha⁻¹ (MB) and 245,54 kg.ha⁻¹ (MM, including Ca). A similar pattern was found for retranslocation and NUE with various differences among

species in the two forests for green and senescent leaves, but not in relation to the total NUE in both areas. This pattern was repeated in the decomposition rates, that were not different between areas in the year following the start of the experiment. The mixed leaves decomposition constant (k_e) was 0,99 (MB) and 0,98 (MM). The monodominant species did not present evidence of interference in the physical chemical conditions of the litter layer in relation to the adjacent MM. The most important differences between the areas were in the retention of Ca and P in the initial stages of mixed leaf litter decomposition in the MB followed by a strong release of these elements (58,3% and 62,1% of the initial amounts). The same trend was observed for Mn, consistent with the hypothesis of liberation of large amounts of this element in possibly toxic concentrations. The dominance of *Brosimum* did not seem to be related to soil water conditions, since the water retention curve in the soil had the same pattern in both forests. To explain why the high dominance of *Brosimum* had so low an influence on the biogeochemical cycle the occurrence of a combination of causal factors of functional groups was suggested resulting in a functional arrangement in the MB similar to that of the MM, a process called a “minimum fit”, probably a rare combination in nature.

Key words: biodiversity, ecosystem functions, nutrients, Mn toxicity, Amazonia, cerrado, decomposition, litter production.

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1 INTRODUÇÃO

A biodiversidade global vem sofrendo mudanças negativas sem precedentes (Pimm *et al.* 1995), a maioria causada por atividades antrópicas ligadas principalmente ao uso intensivo da terra, emissão de CO₂ e deposição de nitrogênio em todos os principais biomas terrestres (Sala *et al.* 2000). Como a diversidade de espécies está fortemente relacionada às funções e processos ecológicos nas comunidades bióticas (Tilman *et al.* 1997), a perda de biodiversidade pode provocar alterações na estabilidade dos ecossistemas (Hughes & Roughgarden 2000), com implicações na produção de serapilheira e estoque de nutrientes (Villela *et al.* 2006), produtividade, eficiência de uso e aquisição de nutrientes (Nijs & Roy 2000), dinâmica geral de nutrientes (Eviner *et al.* 2006), quantidade de biomassa (Hughes & Roughgarden 2000), taxas de retorno de carbono e nutrientes (Hättenschwiler *et al.* 2005) e fertilidade do solo (Tilman 2000).

O estabelecimento da relação entre funções do ecossistema e biodiversidade é um substancial desafio da ciência, especialmente quando se refere às relações ecológicas no solo (Fitter *et al.* 2005). Muitos autores têm debatido intensamente na última década sobre os efeitos potenciais da biodiversidade nos processos funcionais dos ecossistemas (Orians *et al.* 1996; Silver *et al.* 1996a; Wright 1996; Schwartz *et al.* 2000; Tilman 2000; Giller & O'Donovan 2002; Hooper *et al.* 2005; Fitter *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006; Yamamura 2006), especialmente aqueles ligados ao ciclo biogeoquímico em florestas tropicais (Silver *et al.* 1996a, Hooper & Vitousek 1997).

Diversos trabalhos foram desenvolvidos através de experimentos, teorias e observações de campo com o objetivo de demonstrar conexões entre diversidade, estabilidade, produtividade e dinâmica de nutrientes em ecossistemas (Tilman *et al.* 1997; Loreau 1998; Hector *et al.* 1999; Mulder *et al.* 2001; Tilman *et al.* 2001). Em geral, as comunidades naturais apresentam estreita relação entre diversidade de espécies ou grupos funcionais de espécies e processos do ecossistema, como produtividade primária (Hooper & Vitousek 1997). Nas florestas tropicais, onde os diversos mecanismos para evitar perdas de nutrientes são bastante complexos e envolvem muitos aspectos funcionais, a biodiversidade tende a afetar mais intensamente determinadas funções importantes do ecossistema, como produtividade primária e ciclo

biogeoquímico, especialmente em sítios distróficos (Silver *et al.* 1996). De um modo geral, pode haver um aumento das taxas de perdas de nutrientes limitantes através da lixiviação, com conseqüente queda na fertilidade e produtividade em qualquer comunidade natural onde ocorreu redução no número de espécies vegetais, independentemente da causa (Tilman 2000).

Por outro lado, apesar das diversas hipóteses que prevêm os mais variados efeitos da biodiversidade sobre funções do ecossistema, como aquelas ligadas ao ciclo biogeoquímico, existem algumas divergências. Schwartz *et al.* (2000), afirmam que a questão ainda não está totalmente esclarecida, permanecendo como um intenso objeto de investigação cujos resultados não podem ser considerados conclusivos. Os autores analisaram 19 estudos experimentais sobre o tema e encontraram evidências apenas fracas para suportar a hipótese de que existe uma forte interdependência entre funções de estabilidade dos ecossistemas e a máxima quantidade de espécies provável para uma determinada comunidade. Como conclusão, eles verificaram relações apenas fracas entre biodiversidade e processos do ecossistema, apesar de registradas em 95% dos casos analisados.

Outros autores sustentam que alterações na composição de espécies de comunidades naturais resultam em alterações significativas na estrutura e função do ecossistema (Orians *et al.* 1996; Mikola & Setälä 1998; Wright 1996; Tilman 2000; Giller & O'Donovan 2002). Nesse sentido, duas questões básicas ainda permanecem surpreendentemente não respondidas pela biologia: 1) até que ponto a biodiversidade é importante nos processos funcionais do ecossistema e 2) o quanto da biodiversidade é necessária para manter as funções do ecossistema (Hättenschwiler *et al.* 2005).

Uma maneira viável para verificar os efeitos da baixa diversidade arbórea em funções importantes do ecossistema, como ciclagem de nutrientes, pode ser através de estudos de florestas tropicais monodominantes. Estas florestas apresentam naturalmente uma baixa diversidade arbórea, onde 50 a 100% do dossel é formado por indivíduos de uma única espécie, caracterizando uma comunidade de padrão incomum para os trópicos (Hart *et al.* 1989; Connell & Lowman 1989). A maneira como as principais funções do ecossistema são modificadas em conseqüência da baixa diversidade dessas florestas pode estar ligada aos ciclos biogeoquímicos, o que pode ser evidenciado em comparações com florestas mistas adjacentes (e.g. Villela & Proctor 1999, 2002).

Florestas naturais que apresentam baixa diversidade arbórea e alta dominância de uma única espécie obviamente também apresentam baixa diversidade da serapilheira,

com implicações nos ciclos biogeoquímicos (e.g. Villela & Proctor 1999). Uma espécie dominante, por exemplo, tende a apresentar alta eficiência de uso dos nutrientes na comunidade (Koutroubas *et al.* 2000), com serapilheira de baixa qualidade nutricional (Vitousek 1982) e menores quantidades de nutrientes liberados durante a decomposição (Vitousek & Sanford 1986). Por outro lado, se as folhas senescentes da espécie monodominante apresentarem baixa eficiência de um determinado elemento, como o manganês, a decomposição da serapilheira poderá liberar esse elemento em quantidades acima do normal, podendo ser tóxico às plantas não adaptadas a esta situação extrema (Villela & Proctor 2002).

A forma com que a baixa diversidade e a alta dominância arbórea em florestas tropicais nativas afeta as principais funções do ecossistema ainda não está totalmente esclarecida, sendo reduzido o número de trabalhos nesta área (e.g. Villela & Proctor 1999, 2002; Torti *et al.* 2001). Como a espécie dominante do presente estudo responde por cerca de 80% da biomassa arbórea aérea da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) (Marimon 2005), as diferenças em alguns aspectos importantes do ciclo biogeoquímico poderão ser bastante acentuadas em comparação com a mata mista adjacente (MM), onde a espécie de maior IVI responde por apenas cerca de 3% da biomassa arbórea aérea (Marimon 2005). Outra característica importante é que o solo sob a MB apresenta relação Mg/Ca igual a três (Marimon 2001b), sendo que o normal para a maioria dos solos é em torno de 0,34. Além do mais, *Brosimum* acumula grandes quantidades de Mn nas folhas (Marimon *et al.* 2001b). Portanto, espera-se que estas duas características sejam refletidas na serapilheira na MB.

Dessa forma, a menor diversidade arbórea e a elevada dominância de *Brosimum* na MB podem estar produzindo diferenças significativas em alguns aspectos funcionais nos ciclos biogeoquímicos em relação à MM adjacente, de maior biodiversidade e menor dominância de espécies. No caso, a dominância extrema de *Brosimum* estaria exercendo influência significativa na produção anual de serapilheira, taxas de decomposição e eficiência de uso e liberação de nutrientes, dentre outros parâmetros biogeoquímicos, afetando, assim, funções-chave no ecossistema, com reflexos na produtividade primária. A quantificação dessas funções e a comparação das duas matas podem gerar respostas sobre o quanto a biodiversidade exerce influência em alguns dos mais importantes processos funcionais do ecossistema e o quanto desta diversidade seria necessário para manter tais funções no mesmo nível da comunidade com a maior diversidade arbórea.

1.2 HIPÓTESES

A menor diversidade arbórea e a elevada dominância de *Brosimum rubescens* na MB conduzem à diferenças em alguns aspectos nos ciclos biogeoquímicos em relação à MM adjacente, de maior biodiversidade e menor dominância de espécies.

Deste modo, a MB deve apresentar as seguintes características em relação à MM:

- 1- Maior taxa de retranslocação interna e eficiência de uso dos nutrientes, o que implica em menor demanda de nutrientes e maior vantagem competitiva à espécie dominante.
- 2- Maior taxa de produção de serapilheira.
- 3- Menor taxa de decomposição e liberação de nutrientes, resultando em uma camada de serapilheira mais pronunciada, tal como verificado por Torti *et al.* (2001) em outra mata monodominante.
- 4- Em função da alta concentração foliar de Mn elemento nos indivíduos adultos de *Brosimum rubescens* (Marimon *et al.* 2001), deve ocorrer a Liberação de grandes quantidades deste elemento durante a decomposição da serapilheira.
- 5- Em função da alta relação Mg/Ca no solo (Marimon *et al.* 2001), espera-se que a serapilheira também apresente alta relação destes elementos.

1.3 OBJETIVOS

No presente estudo, procuramos verificar se existe relação entre baixa diversidade e funções do ecossistema por meio de comparações de aspectos do ciclo biogeoquímico da Mata Monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) em relação à Mata Mista adjacente (MM). Foram determinados os seguintes objetivos específicos:

- 1- Verificar se a taxa de retranslocação e a eficiência de uso de nutrientes (EUN) em seis espécies comuns às duas matas (entre as 13 de maior IVI) e se a EUN total das duas comunidades apresentam diferenças significativas entre si.

- 2- Medir a produção anual de serapilheira durante dois anos e estimar o aporte de nutrientes nas duas matas.
- 3- Determinar a taxa de decomposição da serapilheira foliar durante um ano e verificar se a quantidade de nutrientes liberada durante o processo difere entre as matas.
- 4- Verificar ao longo de um ano se as áreas apresentam diferenças na dinâmica de água no solo possam se refletir na camada de serapilheira.
- 5- Medir a profundidade e a densidade da camada de serapilheira nas duas matas, determinando as variações espaciais e sazonais ao longo de um ano.
- 6- Determinar se a alta concentração de Mn nas folhas frescas dos indivíduos de *Brosimum rubescens* se reflete na serapilheira, resultando na liberação deste elemento em quantidades significativamente mais elevadas deste elemento na MB.

Neste contexto, procurou-se responder às seguintes perguntas:

- 1- A produção anual de serapilheira, o aporte de nutrientes e a conseqüente produtividade diferem entre as matas?
- 2- *Brosimum rubescens* apresenta maior taxa de retranslocação interna e eficiência de uso dos nutrientes (EUN), o que implicaria em menor aporte de nutrientes e maior vantagem competitiva? Estas características se refletem na serapilheira, com maior EUN total na MB?
- 3- A alta relação Mg/Ca verificada no solo da MB também se reflete nas folhas senescentes, com possíveis implicações na camada de serapilheira?
- 4- Em função da alta concentração foliar de Mn nos indivíduos adultos de *Brosimum rubescens*, ocorre a Liberação de grandes quantidades deste elemento durante a decomposição da serapilheira?
- 5- A MB apresenta menor taxa de decomposição e liberação de nutrientes, resultando em uma camada de serapilheira mais pronunciada, tal como verificado por Torti *et al.* (2001) em outra floresta monodominante?

- 6- Algumas características da camada de serapilheira, como densidade, umidade, espessura ou variações sazonais são as mesmas nas duas matas?
- 7- Poderiam existir diferenças na disponibilidade de água no solo ao longo do ano nas duas matas (talvez em função de diferenças florísticas e estruturais da vegetação), com influência na camada de serapilheira?

A questão número 1 foi verificada no capítulo 4, a questão 2 no capítulo 5 e as questões 3 e 4 foram abordadas no capítulo 6. A questão 5 levou em conta uma grande quantidade de fatores e foi examinada nos capítulos 6 e 7. As questões 6 e 7 foram abordadas nos capítulos 7 e 8, respectivamente.

CAPÍTULO 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 BIODIVERSIDADE E ASPECTOS FUNCIONAIS DOS ECOSISTEMAS

As investigações que procuram estabelecer ligações entre riqueza de espécies e função dos ecossistemas têm sido intensificadas apenas recentemente. Este fato fica evidente ao se verificar que nenhuma ocorrência das palavras conjugadas “*biodiversity*” e “*ecosystem function*” foi registrada em pesquisa no *Current Contents* (Institute for Scientific Information Inc.), *Biosis* (Biological Abstract Inc.) e *Bio85* (Biological Abstract Inc.) entre 1985 e 1990, sendo apenas 18 citações entre 1991 e 1994 (Schwartz *et al.* 2000). Atualmente, diversos trabalhos dentre experimentais, teóricos e de revisão tentam demonstrar a ligação entre biodiversidade e funções do ecossistema (Orians *et al.* 1996; Wright 1996; Mikola & Setälä 1998; Schwartz *et al.* 2000; Tilman 2000; Giller & O’Donovan 2002; Hooper *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006). Outros estudos com aspectos funcionais de comunidades vegetais também fornecem informações importantes que podem ser utilizadas nos estudos sobre biodiversidade, como produção e decomposição da serapilheira (Schulze & Mooney 1993), fixação do carbono (Aerts 1997) e do nitrogênio (Bustamante *et al.* 2004, 2006).

As espécies que compõem uma comunidade estão arranjadas em grupos funcionais que exercem algum tipo específico de influência nos processos do ecossistema (Wright 1996). Nesses grupos, pode haver coexistência de espécies, através de diferenciação do nicho, que realizam funções semelhantes, podendo uma substituir a outra em tal função, caso ocorra diminuição, natural ou não, da biodiversidade (Tilman 2000). Este mecanismo é a base do processo descrito como ‘hipótese da redundância’, onde a função de uma espécie dentro do seu grupo funcional pode ser assumida por outra, desde que a comunidade esteja próxima de seu ‘ponto de saturação de espécies’ (Giller & O’Donovan 2002). De forma semelhante, Tilman (2000) descreve a ‘hipótese portfólio’, para a qual um ecossistema rico em espécies reage melhor às perturbações do que um ecossistema pobre em espécies, à semelhança de uma economia com grande número de corporações, reagindo melhor às oscilações de mercado que uma economia com poucas empresas corporativas.

Como a maior parte dos ciclos biogeoquímicos em florestas tropicais ocorre na interface biótica (e.g. queda da serapilheira) e na interface planta-solo, onde os nutrientes são adquiridos diretamente da fase mineral do solo e da mineralização

resultante da decomposição da serapilheira (Silver *et al.* 1996), as diferenças biogeoquímicas entre sítios com diferenças na diversidade de espécies podem ser significativas (Wright 1996). Uma baixa diversidade de plantas, por exemplo, pode levar ao aumento das taxas de perdas de nutrientes limitantes através da lixiviação, com conseqüente queda na fertilidade e produtividade do sítio (Tilman 2000).

Em um trabalho minucioso de revisão, Giller & O'Donovan (2002) sintetizaram as principais hipóteses que tratam da existência ou não de ligação entre biodiversidade e função do ecossistema e quais seriam os níveis desta ligação. Tais hipóteses resumem a maioria das principais idéias correntes na atualidade:

(1) Hipótese Nula. Sugere que não há relação como um todo entre diversidade e função do ecossistema.

(2) Hipótese Rebite. As espécies desenvolvem um papel na função do ecossistema, sendo que todas têm um efeito igual e aditivo em tal função. Conseqüentemente, todas as espécies são igualmente importantes.

(3) Hipótese Rebite Modificada. Prevê que, como os recursos são finitos, em algum ponto as relações saturam-se. Conseqüentemente, a curva de influência da diversidade de espécies na função do ecossistema mostra-se assintótica.

(4) Hipótese da Espécie Redundante ou Hipótese da Redundância. Prevê uma forte relação entre biodiversidade e função. No ponto de saturação, as espécies podem ser perdidas sem efeito significativo na função do ecossistema. Ou seja, nem todas as espécies são importantes, sendo algumas redundantes. Isto implica em que determinadas espécies podem compensar a perda de outras dentro de um grupo funcional. Assim, somente a perda de um grupo funcional inteiro poderia acarretar prejuízos ao ecossistema.

(5) Hipótese das Espécies-Chave. Assegura que as espécies-chave, por definição, não são redundantes. Estas são definidas como espécies cujos efeitos na comunidade ou no ecossistema são muito maiores do que os esperados com base na abundância. Como as interações fortes são menores em número do que as interações fracas, a biodiversidade, por si, pode não ser crítica na função, mas sim a presença ou falta do estoque de espécies.

(6) Hipótese *Uniqueness*. Quando uma espécie é perdida, uma função particular do ecossistema também é amplamente eliminada. Esta hipótese é mais aceita entre os engenheiros ambientais.

(7) Hipótese da Idiosincrasia. Alterando-se o número de espécies, ocorre algum tipo de alteração nos processos do ecossistema, mas sem um padrão evidente. Consequentemente, o papel da biodiversidade é imprevisível e caótico.

(8) Hipótese do Rebite Inversa. Um aumento na biodiversidade leva a um decréscimo proporcional na função do ecossistema. Como exemplo, pode ser citado o efeito da vegetação no rendimento de absorção de água pelas raízes.

(9) Hipótese da Curva do Declínio Gradual Parabólico. Descreve uma relação pela qual um incremento na biodiversidade gradualmente reduz alguns processos do ecossistema. Por exemplo, o aumento da diversidade de microorganismos reduz a quantidade total de matéria orgânica no solo.

Em muitos casos, estas hipóteses são divergentes quanto aos efeitos da biodiversidade no funcionamento do ecossistema, demonstrando a indefinição do tema frente às evidências científicas levantadas. Para Tilman (2000) e Tilman *et al.* (2006), por exemplo, a biodiversidade desempenha papel inquestionável no equilíbrio dos ecossistemas, de forma geral. Por outro lado, Schwartz *et al.* (2000) sustentam que ainda não existem dados suficientes para assumir posições definitivas a respeito da questão. Hooper & Vitousek (1997), revisados por Gurevitch *et al.* (2002), propõem uma relação direta entre diversidade de espécie ou grupos funcionais de espécies com interações positivas em relação à produtividade primária. Mulder *et al.* (2001) explicam o papel dessas interações na compensação de limitações ambientais. Já outros autores, como Huston *et al.* (2000), contestam alguns estudos que propõem a existência da relação entre riqueza de espécies e produtividade primária. Deste modo, a questão ainda permanece em aberto, necessitando de mais investigações.

2.2 BIODIVERSIDADE E FLORESTAS MONODOMINANTES

Em algumas situações particulares é possível coexistirem cerca de 400 espécies de plantas lenhosas em apenas um hectare de floresta tropical (Longman & Jeník 1974). Esta elevada biodiversidade arbórea é quase vinte vezes maior do que a observada nas florestas das zonas temperadas, onde ocorrem entre 18 a 30 espécies arbóreas em área similar (Torti *et al.* 2001). A grande riqueza de espécies das florestas tropicais, que não fica restrita apenas às plantas lenhosas, é superada somente por algumas poucas comunidades de recifes de coral (Longman e Jeník 1974).

Uma das chaves para a compreensão dos mecanismos envolvidos na manutenção e possivelmente na causa da diversidade tropical pode estar nas florestas tropicais monodominantes. Para Connell e Lowman (1989), pode-se inverter a ordem da questão na tentativa de se responder por que não existe alta diversidade arbórea, como seria esperado para essas florestas, que também são comunidades tropicais. Este é provavelmente um dos principais motivos pelos quais as florestas monodominantes têm sido mais frequentemente estudadas a partir da década de 1980 (e.g. Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989). O fato é que a maioria das explicações sobre os determinantes da alta diversidade biológica que ocorre nos trópicos são incompletas e os mecanismos envolvidos na sua manutenção ainda não estão totalmente esclarecidos, o que torna esta questão outro grande desafio dentro do contexto relacionado à estrutura e função do ecossistema (Janzen 1970; McArthur 1972; Connell 1971; Connell 1976; Futuyma 1996; Orians 1997).

Desta forma, as florestas monodominantes podem funcionar como laboratórios naturais para os estudos de biodiversidade, tanto no sentido de se compreender os mecanismos que determinam e mantêm os altos níveis de diversidade de espécies observados nos trópicos, como também para se investigar os possíveis efeitos diferenciais no funcionamento do ecossistema que a baixa ou a alta diversidade podem ou não provocar, especialmente em relação ao ciclo biogeoquímico.

2.3. FLORESTAS TROPICAIS MONODOMINANTES

Os primeiros estudos com florestas monodominantes foram de Davis & Richards (1933, 1934), que descreveram um tipo de fitofisionomia dominado por *Mora excelsa* e outro dominado *Mora gonggrijpii* na Guiana Inglesa. Beard (1946) realizou estudos pioneiros com floresta monodominante de *Mora excelsa* na ilha de Trinidad. Trabalhando com floresta tropical em Uganda, Eggeling (1947) também descreveu um tipo fitofisionômico dominados por uma única espécie de dossel. Estas florestas chamaram a atenção não só pela estrutura e composição florística bastante atípicas, mas também pelo fato de não ter ficado evidente qualquer explicação lógica para casos em que a monodominância podia chegar até 95,5% do dossel, considerando os indivíduos das classes de maior diâmetro (Beard 1946).

As florestas tropicais monodominantes sobre solos bem drenados são fitofisionomias atípicas, onde 50 a 100% do dossel é formado por indivíduos de uma

única espécie arbórea, caracterizando uma comunidade de padrão incomum para os trópicos, onde normalmente seria esperada alta diversidade do estrato arbóreo (Hart *et al.* 1989; Connell & Lowman 1989). Essas florestas ocorrem nos mais diversos locais de vários continentes (Beard 1946; Eggeling 1947; Felfili *et al.* 1988; Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989; Read *et al.* 1995; Isaacs *et al.* 1996; Nascimento *et al.* 1997; Marimon *et al.* 2001a, b; Mayor & Henkel 2006; Read *et al.* 2006).

No Brasil, os primeiros registros de florestas monodominantes em solos bem drenados foram feitos em 1986 por Felfili *et al.* (1988) com base em um inventário florestal exploratório realizado no Leste Mato-grossense, onde foi descrita uma fitofisionomia florestal com baixa diversidade de árvores e ampla dominância de indivíduos adultos de *Brosimum rubescens*. Rizzini (1979) e Nascimento & Villela (1986) também fizeram referências a fitofisionomias monodominantes de *Vochysia divergens* (Cambarazal), mas em áreas alagáveis do Pantanal Mato-grossense. Outro trabalho pioneiro no Brasil foi de Milliken & Ratter (1989), que descreveram um tipo de floresta de terra firme na Ilha de Maracá-RR caracterizada pela monodominância de *Peltogyne gracilipes* em solos com lençol freático próximo à superfície do solo. Esta floresta foi estudada posteriormente por Villela & Proctor (1999, 2002).

Estudos ecológicos bastante detalhados e criteriosos vêm sendo realizados na Mata Monodominante de *Brosimum rubescens* no Leste Mato-grossense desde 1996 por Marimon (1998) e Marimon *et al.* (2001a,b), onde diversos aspectos importantes da comunidade já foram investigados, como situação nutricional das principais espécies em IVI, composição florística e fitossociologia, fertilidade e textura do solo e composição do estrato de regeneração. Vários outros trabalhos na MB visando encontrar explicações para a monodominância de *Brosimum rubescens* ainda estão em andamento, onde a hipótese de que a monodominância ocorre em função de algumas vantagens competitivas de adultos e plântulas pode ou não ser corroborada (Marimon com. pessoal). Para tanto, foram realizados nas duas matas (MM e MB) estudos sobre luminosidade, tolerância de plântulas ao sombreamento, herbivoria e doenças foliares, comparação da proporção Mg/Ca, efeitos alelopáticos, chuva de sementes e associação radicular com ectomicorrizas (Marimon 2005).

Em alguns estudos, um ou mais fatores abióticos e/ou bióticos, têm sido apontados como responsáveis pela origem e manutenção dessas florestas (Boucher 1981; Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989; Hart 1990; Burkey 1994; Hart 1995; Richards 1996, Nascimento *et al.* 1997). Estudos mais recentes sugerem que as causas e

conseqüências da monodominância não estejam ligadas apenas a um fator abiótico (Martijena 1998; Gross *et al.* 2000; Marimon *et al.* 2001a,b) ou biótico (Torti *et al.* 2001; Vilela & Proctor 2002; Mayor & Henkel 2006; Read *et al.* 2006). Diversas evidências indicam que a monodominância deve estar sendo dirigida por uma conjugação de fatores que conduzem a uma feição florestal fortemente influenciada pelos indivíduos adultos da espécie monodominante, os quais tornam o ambiente amplamente desfavorável para o recrutamento das outras espécies (Torti *et al.* 2001). Neste caso, a dominância pode ser caracterizada como um processo de forte exclusão competitiva (Tilman 1982; Richards 1996), onde a espécie monodominante envolve-se em um círculo virtuoso e auto-sustentável, iniciado por algum fator no passado. Em outras palavras, a espécie torna-se prisioneira de sua própria ação modificadora da comunidade, como efeito da possível superioridade competitiva e da conseqüente baixa diversidade produzida.

Em alguns casos, solos com altas concentrações de elementos tóxicos (e.g. Ni, Mn), são considerados ambientes extremos que podem dificultar em muito o desenvolvimento vegetal (Brady & Weil 1996) e conduzir à monodominância em determinadas situações (Martijena 1998; Read *et al.* 1995; Nascimento & Proctor 1997). O mesmo pode acontecer com solos sujeitos ao encharcamento periódico (Janzen 1977 *apud* Hart *et al.* 1989), como é o caso das matas de Cambará no Pantanal Matogrossense (Nascimento & Cunha 1989) ou de outras espécies em diferentes regiões (Martijena 1998).

Ainda não é possível obter conclusões definitivas a respeito dos fatores determinantes das florestas tropicais monodominantes que ocorrem em solos sem evidência de encharcamento (Hart *et al.* 1989) ou presença de elementos em concentrações consideradas tóxicas (Martijena 1998; Read *et al.* 1995). Os mecanismos envolvidos na manutenção da baixa diversidade de espécies arbóreas nessas florestas continuam sendo investigados em diferentes continentes (Connell & Lowman 1989, Hart *et al.* 1989, Hart 1990), ainda permanecendo sem definição completa, da mesma forma que os possíveis mecanismos que controlam a alta diversidade nos trópicos também permanecem indeterminados. Connell & Lowman (1989), propõem que os mesmos mecanismos envolvidos na manutenção da baixa diversidade das florestas tropicais monodominantes podem ter relação direta com a alta diversidade, podendo, com isso, fornecer importantes pistas à questão. Talvez por esse motivo é que a

abrangência das investigações sobre os elementos responsáveis pela manutenção da monodominância envolva uma grande quantidade de fatores.

Dentre os fatores citados como responsáveis pela monodominância estão: (1) a maior proximidade do lençol freático à superfície do solo (Davis & Richards 1934; Beard 1946); (2) menor herbivoria foliar e predação de sementes das espécies monodominantes (Boucher 1981; Gross *et al.* 2000); (3) falta dos mecanismos compensatórios responsáveis pela estabilidade no recrutamento, crescimento e mortalidade da espécie monodominante (Hart *et al.* 1989); (4) alelopatia produzida pela espécie monodominante (Hart 1990); (5) associações da espécie monodominante com ectomicorrizas, (Connell & Lowman 1989); (6) excesso de sombreamento e camada muito espessa de serapilheira sob o dossel formado pelos adultos da espécie dominante (Torti *et al.* 2001); (7) liberação de “pulsos” de elementos tóxicos durante a decomposição da serapilheira (Villela & Proctor 2002) e (8) presença de elementos em quantidades fitotóxicas no solo (Read *et al.* 2006).

Segundo Connell & Lowman (1989), as associações das espécies monodominantes com fungos micorrizas estariam entre as causas mais importantes da monodominância. Os autores descrevem detalhadamente os mecanismos teóricos de como estaria ocorrendo a invasão de uma floresta mista por uma espécie monodominante a partir das vantagens adicionais, em termos competitivos, conferidas pelas associações com ectomicorrizas em sítios de solos distróficos e/ou sujeito a déficits hídricos sazonais. Neste caso, a espécie tenderia a prevalecer com forte dominância no dossel por mais de uma geração, caracterizando, desta forma, uma floresta monodominante de longa duração. Os autores sugerem também a existência de dois tipos distintos de florestas monodominantes, com base no estado sucessional: Tipo I - a espécie dominante persiste por mais de uma geração, onde as plântulas sobrevivem sob o dossel em quantidade suficiente para sua sustentabilidade em longo prazo; Tipo II – a dominância é temporária, onde as plântulas da espécie dominante apresentam baixa taxa de sobrevivência sob condições de dossel fechado. Esta última situação ocorre em sucessões secundárias da floresta tropical, geralmente como produto de perturbações esporádicas. A floresta monodominante do presente estudo se enquadra no tipo I.

No Brasil, existem poucos registros de florestas monodominantes. Nascimento & Cunha (1989), estudaram a composição florística, a diversidade de espécies arbóreas e estrutura de uma floresta sazonal-inundável com predominância de *Vochysia divergens* Pohl no Pantanal Mato-grossense, denominada regionalmente de Cambarazal.

Os autores concluíram que a espécie dominante teria vantagens no estabelecimento de plântulas sob condições de inundação sazonal, uma vez que suas sementes resistem à deficiência de oxigênio e luz durante o período de vários meses em que permanecem sob a água.

Outros estudos mais detalhados com florestas monodominantes no Brasil, além dos de Marimon (1998) Marimon *et al.* (2001a,b) em Mata de *Brosimum rubescens*, são os de Nascimento (1994), Nascimento & Proctor (1997), Villela & Proctor (1999), Nascimento & Proctor (2001) e Villela & Proctor (2002). Esses autores investigaram a estrutura, a composição florística, as características edáficas e os ciclos biogeoquímicos em uma floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, RR, e em dois tipos de floresta mista adjacentes, concluindo pela ocorrência de fatores biogeoquímicos provavelmente ligados a manutenção da monodominância. Dentre esses, estão alguns aspectos abióticos, como a relação desproporcional de magnésio e cálcio no solo (excesso de Mg em relação ao Ca) e outros bióticos, como a acumulação de magnésio nas folhas da espécie dominante e a liberação deste elemento em níveis tóxicos durante a decomposição da serapilheira, bem como o escape das plântulas de *P. gracilipes* à herbivoria.

Marimon *et al.* (2001a,b) verificaram que os solos sob a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* no leste de Mato Grosso também apresentam elevada relação Mg/Ca (aproximadamente 3:1). Fato semelhante foi verificado por Read *et al.* (1995) em florestas monodominantes de *Nothofagus sp.* na Nova Caledônia sobre solos ultramáficos.

Segundo Torti *et al.* (2001), as associações com micorrizas ou a ocorrência de sítios com solos bem drenados e de baixa fertilidade não podem explicar, isoladamente, a monodominância, uma vez que nem todas as espécies monodominantes possuem associações com micorrizas (e.g. Nascimento & Proctor 1997; Torti *et al.* 1997; Torti *et al.* 1999) e muitos solos sob florestas mistas de áreas adjacentes às florestas monodominantes apresentam semelhantes condições de fertilidade (e.g. Hart *et al.* 1989; Nascimento & Proctor 1997; Read *et al.* 2006). Desde a publicação dos dois mais importantes trabalhos sobre os mecanismos responsáveis pela origem e manutenção das florestas tropicais monodominantes (Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989), as pesquisas ampliaram o conhecimento sobre a questão e levantaram algumas evidências de que a monodominância está relacionada com um conjunto de características intrínsecas de adultos e plântulas (Torti *et al.* 2001).

Recentemente, Read *et al.* (2006) verificaram que condições edáficas extremas não eram os determinantes dos limites de uma floresta monodominante na Nova Caledônia, como se havia hipotetizado anteriormente, mas sim fatores ligados às características da própria espécie, como produção de serapilheira com elevada acidez e baixa concentração de nutrientes. De acordo com esta concepção, a vegetação interfere mais em determinadas propriedades do solo do que vice-versa. De forma semelhante, Torti *et al.* (2001) sugeriram que os indivíduos adultos das espécies monodominantes apresentam traços particulares que lhes conferem a propriedade de alterar o ambiente, podendo torná-lo desfavorável para as plântulas de outras espécies. Processo semelhante da espécie dominante como controladora de parte do ambiente foi evidenciado por Villela & Proctor (1999, 2002). Portanto, a monodominância seria realizada e mantida através da ação dos indivíduos adultos, no conjunto conspécífico da comunidade arbórea das florestas tropicais.

2.4. PRODUÇÃO ANUAL DE SERAPILHEIRA E APORTE DE NUTRIENTES

Apesar de ser apenas um dos aspectos do ciclo biogeoquímico, a produção de serapilheira das florestas tropicais é uma das formas mais importantes de transferência de nutrientes da vegetação para o solo (Golley *et al.* 1975), constituindo-se parte fundamental do processo de manutenção das comunidades em sítios distróficos (Vitousek & Sanford 1986). As taxas relativas de perda de matéria orgânica via queda de serapilheira, bem como seu conteúdo de nutrientes, podem ser um índice confiável da medida de eficiência interna de uso dos nutrientes pela vegetação (Vitousek 1982). A produção de serapilheira e a sua concentração de nutrientes varia conforme o tipo de floresta, mas geralmente nas comunidades tropicais de solos mesotróficos tende a ser mais elevada do que nas comunidades de solos distróficos (Vitousek e Sanford 1986).

Villela & Proctor (1999), encontraram valores semelhantes de produção anual de serapilheira entre uma floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* e a floresta mista adjacente e outras florestas da Ilha de Maracá (Scott *et al.* 1992a), mas os valores foram maiores do que para as florestas semidecíduas da mesma região (Scott *et al.* 1992b). No caso, os autores encontraram diferenças apenas nos padrões de sazonalidade, onde a floresta monodominante de *Peltogyne* apresentou o pico de queda

de serapilheira no meio da estação seca, em contraste com as matas mistas adjacentes, as quais apresentam o pico no final da estação seca. Para os autores, o caráter decíduo da espécie monodominante é responsável por esta diferença e se apresenta como a principal via em que a composição florística, dominância e riqueza de espécies afetam o ciclo biogeoquímico. Torti *et al.* (2001), não encontraram diferenças significativas nas taxas de produção de serapilheira entre uma floresta monodominante de *Gilbertiodendron dewevreii* e uma floresta mista adjacente no Congo, sendo que ambas estavam sobre solos distróficos. Contudo, os autores não puderam concluir o trabalho devido a guerra civil daquele país, permanecendo a dúvida se os valores podem ser ou não assumidos como representativos.

A produção de serapilheira em florestas na Amazônia é variável, podendo ocorrer taxas anuais de queda de serapilheira fina na ordem de 10,3 Mg.ha⁻¹ (Cuevas & Medina 1986); 8,04 Mg.ha⁻¹ (Dantas & Phillipson 1989); 9,9 Mg.ha⁻¹ (Klinge 1977); 7,4 Mg.ha⁻¹ (Luizão 1989); 7,9 Mg.ha⁻¹ (Franken *et al.* 1979); 9,3 Mg.ha⁻¹ (Scott *et al.* 1992a) e 6,9 Mg.ha⁻¹ (Scott *et al.* 1992b). Da mesma forma, a quantidade de nutrientes que retorna ao solo através da queda da serapilheira varia entre diferentes florestas tropicais e entre diferentes épocas do ano (Vitousek & Sanford 1986). Em um estudo na Ilha de Maracá, Scott *et al.* (1992a) encontraram valores para o retorno de nutrientes via queda da serapilheira fina (kg/ha) de 118 (N); 6,7 (P); 48,5 (K); 63,7 (Ca) e 23,8 (Mg).

Assumindo-se que uma determinada comunidade florestal de solos distróficos se encontra em estado relativo de equilíbrio (Jordan 1982), a quantidade total de nutrientes liberada durante a decomposição da serapilheira ao longo do ano é equivalente ao aporte anual de nutrientes por parte desta comunidade (Vitousek & Sanford 1986; Scott *et al.* 1992a). Existem poucas informações sobre o retorno e o aporte de nutrientes em florestas monodominantes, destacando-se os trabalhos de Villela & Proctor (1999) em floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá. Os autores verificaram que a quantidade de nutrientes que retorna anualmente via queda da serapilheira (kg.ha⁻¹) é de 86,1 (N); 3,9 (P); 49,2 (K); 75,4 (Ca) e 28,1 (Mg), sendo que as diferenças entre a floresta mista adjacente sem *Peltogyne* foram significativas apenas para Ca e Mg, respectivamente 52,6 e 15,6 kg.ha⁻¹.ano⁻¹. Estes valores demonstram que para a floresta de *Peltogyne* existe aporte maior de Ca e Mg do que para a floresta mista.

No Bioma Cerrado, existem poucos trabalhos sobre ciclo biogeoquímico em comunidades florestais. Parrón (2004), investigou três comunidades (úmida,

intermediária e seca) de uma mesma Mata de Galeria no Distrito Federal, encontrando valores para o fluxo anual de nutrientes via queda de serapilheira foliar maiores que para cerrado denso (Nardoto 2000) e bastante inferiores que Mata Atlântica (Moraes *et al.* 1999). Segundo a autora, o retorno anual de nutrientes através da queda da serapilheira foliar na Mata de Galeria ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) foi de 36,73 (N); 1,46 (P); 8,95 (K); 18,17 (Ca); 9,72 (Mg) e 2,69 (S) para a comunidade úmida; 42,33 (N); 1,89 (P); 11,57 (K); 25,97 (Ca); 12,03 (Mg) e 3,42 (S) para a comunidade intermediária e 42,16 (N); 1,61 (P); 15,65 (K); 29,87 (Ca); 14,69 (Mg) e 3,37 (S) para a comunidade seca. Também foram verificadas poucas diferenças entre as três comunidades da Mata de Galeria nos valores de eficiência de uso dos nutrientes.

2.5. CAMADA DE SERAPILHEIRA, TAXA DE DECOMPOSIÇÃO FOLIAR E LIBERAÇÃO DE NUTRIENTES

As taxas de decomposição da serapilheira variam entre espécies e entre comunidades, onde algumas características bióticas e abióticas, como qualidade do substrato e a ação da fauna do solo, exercem grande influência no processo (Spain & Lê Feuvre 1987; Babbar & Ewel 1989). A quantidade de nutrientes transferida anualmente da serapilheira para o solo depende das taxas de decomposição (Vitousek & Sanford 1986) e da qualidade da serapilheira (Vitousek 1982, 1984). Desta forma, o aporte de nutrientes de uma floresta tropical sobre solos distróficos depende da quantidade anual dos nutrientes que são liberados pela decomposição da serapilheira (Scott *et al.* 1992a) e da diferença entre entradas (precipitação) e saídas (lixiviação) de nutrientes no sistema (Jordan 1982).

Na Amazônia, diversos estudos com florestas mistas demonstram relativa variabilidade nas taxas de decomposição, incluindo diferenças entre espécies e entre comunidades em diferentes regiões (Klinge 1977; Cuevas & Medina 1988; Cornu *et al.* 1997; Didhan 1998, Villela & Proctor 2002). Por outro lado, os trabalhos com decomposição em florestas tropicais monodominantes são bastante escassos. Villela & Proctor (2002) encontraram diferenças nas taxas de decomposição das principais espécies (IVI) da floresta monodominante e de duas florestas mistas adjacentes. As folhas de *P. gracilipes*, por exemplo, apresentaram concentrações maiores de P e Mg, resultando na liberação de Mg em quantidades consideradas tóxicas durante o processo

de decomposição. Segundo os autores, a monodominância na floresta de *Peltogyne* pode estar relacionada a este fato, dentre outros fatores possíveis.

Segundo Marimon *et al.* (2001a), a espécie monodominante *Brosimum rubescens* é acumuladora de manganês, com teores foliares acima de 300 mg.kg⁻¹. Normalmente, as plantas acumuladoras de manganês estão adaptadas a solos com altos teores deste elemento (Malavolta 1976), como acontece em florestas monodominantes na Nova Caledônia (Jafré 1977) ou em plantas nativas de sítios sujeitos ao encharcamento periódico do solo (Bush *et al.* 1999). Contudo, nos solos onde ocorre a floresta monodominante de *Brosimum rubescens*, os teores de manganês situam-se em torno de 16 mg.kg⁻¹, o que é considerado normal por Mello *et al.* (1985), ou até mesmo abaixo da média (Malavolta 1980), apesar do baixo pH daquele solo. Os solos brasileiros apresentam teores de Mn variando entre 10 e 4.000 mg.kg⁻¹ (Malavolta 1980). É possível que os altos teores de Mn nas folhas de *B. rubescens* (Marimon 2001a) estejam contribuindo para um aumento das concentrações do elemento na serapilheira em decomposição em teores que podem ser considerados tóxicos às plantas.

Scott *et al.* (1992a) estimaram em 4,63 t.ha⁻¹ a camada de serapilheira fina de uma floresta sobre solos arenosos na Ilha de Maracá. Segundo os autores, esta camada é a menor encontrada nas florestas da ilha e em outras florestas tropicais sobre solos distróficos, sendo a estimativa para a taxa de decomposição k_L (Olsen 1963) maior do que em outras florestas da Amazônia, fato que sugere alta velocidade do retorno e ausência de imobilização de nutrientes durante a decomposição.

Torti *et al.* (2001) verificaram que a camada de serapilheira de uma floresta monodominante de *Gilbertiodendron dewereii* no Congo era maior do que a da floresta mista adjacente e que parte significativa desta camada ainda não apresentava qualquer evidência de decomposição. Tanto a profundidade média da camada de serapilheira quanto a sua densidade foram quase três vezes maiores na floresta monodominante de *Gilbertiodendron* do que na floresta mista. Em relação à decomposição, os autores encontraram valores do quociente k_L muito mais baixos na floresta monodominante do que na mista adjacente, sendo que a taxa $1/k_L$ (retorno médio dos nutrientes ao solo) foi de 3,2 meses na floresta mista e mais do que o dobro na monodominante (7,1 meses). Valores semelhantes foram encontrados pelos autores usando a metodologia de sacolas de decomposição, onde a taxa de decomposição se apresentou de duas a três vezes mais rápida na floresta mista. Tais diferenças se refletiram na qualidade da serapilheira,

sendo que a floresta monodominante apresentou menor liberação de nutrientes em relação à mista. Os autores concluíram que a maior densidade e espessura da camada de serapilheira, bem como a menor velocidade e quantidade de nutrientes liberados durante o processo de decomposição, aliados ao maior sombreamento na floresta monodominante de *Gilbertiodendron*, estariam dificultando o estabelecimento de plântulas de outras espécies e, portanto, contribuindo para a manutenção da dominância da espécie principal.

2.6 RETRANSLOCAÇÃO INTERNA E EFICIÊNCIA DE USO DOS NUTRIENTES

Existem poucos estudos que enfocam aspectos do ciclo biogeoquímico em florestas monodominantes, como a eficiência de uso ou retranslocação de nutrientes (e.g. Villela & Proctor 1999; Torti *et al.* 2001). Em um estudo com floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, Villela & Proctor (1999) verificaram que os teores de N e P nas folhas maduras de *Peltogyne* foram similares aos encontrados das espécies arbóreas de solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986), mas que os teores de K, Ca e Mg foram mais similares aos encontrados em folhas das espécies de solos mesotróficos. Os autores encontraram uma relação P/N nas folhas maduras de *Peltogyne* (0.04) menor do que a média registrada para 38 espécies da Ilha de Maracá (Thompson *et al.* 1992). Como valores menores do que 0,05 na relação P/N indicam baixo suprimento de P no solo (Aerts & Chapin 2000), aquele sítio pode estar dentro deste limite de baixa disponibilidade. Os valores altos de Mg encontrados em *Peltogyne* por Villela & Proctor (1999) estão no limite para as acumuladoras deste elemento encontradas por Medina *et al.* (1994) em florestas sobre solos ultramáficos em Porto Rico.

Segundo Vitousek & Sanford (1986), a média de concentração de nutrientes nas folhas vivas das espécies de árvores de diversas florestas tropicais sobre solos distróficos é de 1,7% (N); 0,06% (P); 0,47% (K); 0,3% (Ca) e 0,18% (Mg), sendo que estes valores são substancialmente mais elevados em solos mesotróficos. Os autores sustentam que a média de retranslocação de N e P nestas áreas é 50% e 68%, respectivamente. Villela & Proctor (1999) encontraram valores de retranslocação de P e K para folhas vivas de *Peltogyne gracilipes* em florestas monodominantes na Ilha de Maracá similares aos de outras espécies da Ilha que ocorriam em florestas mistas. Os

valores de retranslocação de N encontrados pelos autores ficaram no intervalo mais alto para as outras espécies de Maracá (Scott *et al.* 1992a,b) e no limite máximo para outras florestas tropicais (Medina 1984, Vitousek & Sanford 1986), sendo que Mg ficou no intervalo inferior (Scott *et al.* 1992a). Tais valores demonstraram que a retranslocação de nutrientes em *P. gracilipes* não é atípica, não podendo, portanto, estar relacionada com a monodominância da espécie (Villela *et al.* 1999).

Uma ampliação dos estudos referentes a nutrição mineral das plantas de comunidades florestais monodominantes pode revelar informações importantes acerca das estratégias utilizadas na economia de nutrientes. A concentração de nutrientes no tecido foliar maduro e nas folhas senescentes da planta pode não só revelar o seu estado nutricional, como também possibilitar a determinação da “eficiência de uso dos nutrientes” – EUN (Vitousek & Sanford 1984). Plantas de ambientes pobres em nutrientes tendem a ser mais hábeis na produção de matéria orgânica por unidade de nutriente adquirido do que plantas de ambientes ricos (Monk 1966, Turner 1977), revelando, assim, a maior eficiência (Vitousek 1984).

De acordo com Vitousek (1982), a maior capacidade de produção de matéria orgânica com a menor quantidade de nutrientes disponíveis no solo pode ser definida como alta “eficiência interna de uso dos nutrientes” (*Within-stand* EUN). O autor ressalta que a EUN das plantas perenes está ligada ao ciclo biogeoquímico, onde o inverso da concentração de nutrientes na serapilheira pode ser uma medida precisa da eficiência nutricional de um *stand* de floresta. Outra medida muito utilizada é obtida pela diferença entre a concentração de nutrientes nas folhas vivas e a concentração na serapilheira (Vitousek & Sanford 1986). Este parâmetro indica a quantidade retranslocada antes da abscisão foliar, revelando o *status* da economia de nutrientes de uma comunidade florestal (Scott *et al.* 1992a).

Como as florestas tropicais de solos distróficos tendem a apresentar maior eficiência de uso da maioria dos macronutrientes (van den Driessh 1974; Vitousek 1982, 1984; Vitousek & Sanford 1986), este padrão deve se repetir na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* do presente estudo. Em solos distróficos, a habilidade das plantas em reter nutrientes nos tecidos é mais importante para a performance competitiva do que a capacidade de adquiri-los (Berendse & Aerts 1987; Berendse 1994). Este fato está diretamente ligado ao ciclo biogeoquímico, onde as espécies arbóreas que são capazes de reter nutrientes em seus tecidos foliares por mais tempo podem produzir maiores quantidades de matéria orgânica por unidade de

nutriente adquirido (Monk 1966) e apresentar vantagem competitiva em solos de baixa fertilidade (Grime 1979).

A dominância de espécies arbóreas em comunidades vegetais pode ser considerada como produto da competição interespecífica (Tilman 1982; Berendse 1994), a qual é o determinante fundamental da estrutura e dinâmica das fitofisionomias (Aerts 1999). Em ambientes distróficos, as interações competitivas interespecíficas são controladas principalmente pela restrição de nutrientes no solo, enquanto que em ambientes eutróficos a competição é controlada por outros fatores, especialmente luz (Tilman 1982).

Segundo Aerts (1999), as espécies de crescimento lento tendem a ser favorecidas na competição por recursos em solos distróficos do que as espécies de rápido crescimento. Como *B. rubescens* apresenta crescimento muito lento (Marimon 2005), esta espécie pode estar sendo favorecida no âmbito da competição interespecífica. Além do mais, espécies de crescimento lento podem apresentar maior eficiência de uso dos nutrientes e maior longevidade das folhas (Vitousek 1992, Vitousek e Sanford 1984).

Um modelo matemático desenvolvido por Nijls & Roy (2000) demonstra que as plantas com maior EUN tendem a ser dominantes na comunidade. Koutroubas *et al.* (2000) demonstraram através de experimentos em condições controladas que gramíneas perenes de maior EUN tendem a dominar a comunidade em detrimento das de menor EUN. Os autores levantaram evidências fortes para corroborar a hipótese de que as plantas mais eficientes no uso dos nutrientes em comunidades distróficas tendem a ser dominantes.

A alta habilidade competitiva de plantas de ambientes distróficos se deve mais a alta EUN do que a alta capacidade de absorção de nutrientes do solo, indicando assim maior relação com os processos de ciclagem (Aerts 1999). Se a dominância de *B. rubescens* estiver relacionada à eficiência de uso dos nutrientes e à taxa de retranslocação, a floresta monodominante deve apresentar valores maiores destes parâmetros em relação a floresta mista adjacente.

A retranslocação de nutrientes está proporcionalmente relacionada a EUN, uma vez que indica a quantidade de nutrientes reutilizados pela planta para construir determinada quantidade de matéria orgânica (Vitousek & Sanford 1984). Altas taxas de retranslocação indicam alta EUN e baixa qualidade da serapilheira, uma vez que plantas de alta eficiência produzem serapilheira com baixos teores de nutrientes (Scott *et al.* 1992a). Esta limitação pode ser compensada se houver maior produção anual de

serapilheira e maior resistência do material à decomposição, o que contribui para a formação de uma camada orgânica mais pronunciada na superfície do solo e o conseqüente incremento nas taxas de ciclagem (Wilke & Lilienfein 2002).

Alta eficiência de determinado nutriente nas plantas pode indicar limitação do mesmo na comunidade e no solo (Vitousek 1982, 1984). Se a comunidade da MB apresentar maior limitação de P do que a MM, a relação P/N poderá diferir entre as duas matas. Segundo Aerts & Chapin (2000), quando a relação N/P for menor do que 16 a comunidade é limitada por N, quando for menor que 16 e maior do que 14 é co-limitada e quando for maior do que 16 a comunidade é limitada por P, como é o caso da floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* estudada por Vilella & Proctor (1999), tanto para folhas jovens quanto para folhas maduras da espécie dominante.

2.7. DISPONIBILIDADE DE ÁGUA NO SOLO

A água do solo nas comunidades vegetais é limitante em casos extremos, como inundação periódica em matas ciliares (Rodrigues 1992; Ivanauskas *et al.* 1997; Rodrigues & Shepherd 2000); matas de galeria no Bioma Cerrado (Felfili 1995a,b; 1998; Walter 1995, Silva-Júnior 1995; Van den Berg & Oliveira Filho 1999) ou florestas monodominantes, como *Vochysia divergens* no Pantanal de Mato Grosso (Nascimento & Cunha 1989) e *Mora excelsa* na Guiana (Davis & Richards 1934). Todavia, existem situações em que variações muito mais sutis na hidrologia ao longo do ano podem determinar a distribuição de fitofisionomias, como já foi observado em cerradão distrófico por Marimon-Júnior & Haridasan (2005) e relatado por Durigan *et al.* (2006). Em estudos recentes na transição Amazônia-Cerrado, Marimon *et al.* (2006) verificaram que um cerradão distrófico avançou sobre cerrado *sensu stricto* cerca de sete km em 35 anos, situação possivelmente relacionada com maior disponibilidade de água no solo provocada pelo aumento da precipitação a partir do final do Pleistoceno (Ab'Saber 1977).

Em florestas monodominantes existem poucas informações a respeito das variações hídricas na disponibilidade de água no solo ao longo do ano, excetuando-se as referências à flutuação do lençol freático em florestas monodominantes de *Mora excelsa* e *Mora gonggrijpii* na Guiana Inglesa (Davis & Richards 1934); floresta de *Mora excelsa* na ilha de Trinidad (Beard 1946); floresta de *Vochysia divergens* (Cambarazal) no Pantanal Mato-grossense (Nascimento & Cunha 1989) e floresta monodominante de

Peltogyne gracilipes na Ilha de Maracá, RR, (Nascimento *et al.* 1999). Em relação à floresta mista, a única investigação sobre disponibilidade hídrica no Leste Mato-grossense é a de Ivanauskas (2002).

A disponibilidade de água em sítios com precipitação sazonal depende de diversas condições físicas do solo, como estrutura, textura, profundidade efetiva, presença de concreções ou adensamento no perfil (Kramer 1974). Como a principal via de absorção de água das plantas superiores é o sistema radicular, a eficiência de cada espécie no uso da água depende da sua capacidade em realizar o balanço hídrico e manter um constante fluxo de água por meio do equilíbrio dinâmico no *continuum* solo-planta-atmosfera (Larcher 2000). A capacidade de retenção de água no solo, por sua vez, é inversamente proporcional ao seu conteúdo (Brady & Weil 1996), o que determina o ponto em que a planta pode ou não sofrer estresse hídrico (Lima 1979).

No Bioma Cerrado, o clima é caracterizado por uma estação seca bem definida que provoca acentuados déficits hídricos na atmosfera durante os meses mais secos (Nimer 1989). O déficit atmosférico sazonal de água no Bioma Cerrado provoca alta demanda evaporativa que pode se tornar uma limitação maior para as plantas nativas de cerrado do que o baixo conteúdo de água do solo (Jackson *et al.* 1999; Meizer *et al.* 1999). Por esse motivo, espécies arbóreas de florestas secas no Bioma Cerrado necessitam mecanismos de ajuste fisiológico hídrico eficiente para obter vantagens competitivas e realizar melhor seu nicho ecológico.

Uma das respostas das plantas de florestas tropicais ao déficit hídrico é o aumento da queda das folhas durante a estação seca, a fim de diminuir a demanda evaporativa através da diminuição da área de exposição foliar à atmosfera (Reich & Borchert 1984; Wrigth & Cornejo 1990, Larcher 2000). O aumento da queda das folhas durante a estação seca é um bom indicador de déficit hídrico no solo (Rizzini 1979; Ivanauskas & Rodrigues 2000) e foi utilizado por Veloso *et al.* (1991) na elaboração de um sistema fitogeográfico de classificação da vegetação brasileira.

Ivanauskas (2002), verificou que a quantidade de água no solo de uma floresta de transição, localizada em interflúvio no município de Gaúcha do Norte, no Leste Mato-grossense, diminui bruscamente com o fim da estação chuvosa, atingindo o mínimo na estação seca, com 12% de umidade média bimensal. Segundo a autora, as maiores variações ocorreram nas camadas mais superficiais do solo, mantendo-se poucas vezes abaixo do ponto de murcha permanente. No caso, as florestas de interflúvio de Gaúcha do Norte estariam sujeitas ao estresse hídrico, caso a zona

radicular superficial fosse a responsável pela maior parte do suprimento da demanda de água de transpiração no período seco. Com isso, pode-se supor que a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* objeto deste estudo também estaria sujeita à limitações hídricas do ecossistema, dada a semelhança climática e fisiográficas das duas áreas (Gaúcha do Norte e Nova xavantina).

Em florestas da Amazônia sujeitas a períodos prolongados de seca, como os que ocorrem no Bioma Cerrado, as árvores absorvem água de, no mínimo, seis metros de profundidade, com suas raízes podendo chegar até a 18 metros de profundidade (Nepstad *et al.* 1994). Em situações de seca severa, mais de 75% da demanda transpiratória pode ser suprida pelas camadas do solo abaixo de dois metros de profundidade (Nepstad *et al.* 1995), o que caracteriza a manutenção das taxas de transpiração sem estresse hídrico na vegetação (Carvalho & Nepstad 1996). Chauvel *et al.* (1992), encontraram mais raízes a seis metros de profundidade do que a três metros em florestas próximas a Manaus, concluindo que a vegetação estava extraindo água em grandes profundidades durante o período de seca.

Na condição ecotonal do Leste Mato-grossense, onde as fitofisionomias do Bioma Cerrado estão em contato com as da Amazônia (RADAMBRASIL 1981), as limitações hídricas parecem ser as mesmas, tanto para as fitofisionomias savânicas de cerrado quanto para as florestais da transição (Ivanauskas 2002), como é o caso da floresta monodominante de *Brosimum rubescens*. Dessa forma, as vantagens competitivas em termos hídricos em favor do cerrado *sensu stricto* (e.g. condições fisiográficas e edafo-climáticas do Planalto Central), passam a não existir (Ivanauskas 2002).

Como a biomassa das florestas é maior do que a das savanas, a tendência é ocorrer um avanço das fisionomias florestais sobre as savânicas no leste de Mato Grosso, conforme demonstraram Marimon *et al.* (2006). Do mesmo modo, a maior biomassa da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* pode estar sendo uma vantagem competitiva sobre a floresta mista, especialmente se forem observadas diferenças na disponibilidade de água no solo entre as duas comunidades.

Além de influenciar no comportamento da vegetação, as variações sazonais na distribuição das chuvas em regiões tropicais também influenciam diretamente nos processos ligados ao ciclo biogeoquímico. Flutuações na umidade do solo induzem oscilações nas populações de microorganismos do solo, resultando em pulsos de liberação de nutrientes (Orians *et al.* 1996). Esse processo pode exercer grande

influência nos ciclos biogeoquímicos sob condições de solos distróficos, onde a manutenção dos nutrientes é fundamental. Além disso, os ciclos sazonais na disponibilidade de nutrientes e água no solo podem incrementar a absorção de nutrientes essenciais pelas plantas (Lodge *et al.* 1994 *apud* Orians *et al.* 1996). Contudo, a influência exata desses ciclos de incremento populacional de microorganismos decompositores não apresenta padrões totalmente conhecidos em termos de produtividade do ecossistema e eficiência da ciclagem natural de nutrientes (Orians *et al.* 1996), especialmente em florestas monodominantes.

A temperatura também é um fator que influencia as taxas de decomposição da serapilheira, ao lado da umidade. Em regiões onde as temperaturas mais altas do ano não coincidem com as maiores médias de umidade, os processos de decomposição não estão sujeitos a pulsos muito pronunciados, como ocorre nas regiões tropicais onde a temperatura e a umidade se concentram em uma só época do ano (Jordan 1985), como é o presente caso. Ambientes onde ocorre associação entre alta temperatura e umidade são potencialmente sensível às perdas de nutrientes por lixiviação. Por esse motivo, as florestas tropicais desenvolvem mecanismos de conservação de nutrientes particularmente ligados ao ciclo biogeoquímico (Jordan & Herrera 1981), onde os pulsos resultantes da decomposição acelerada pela alta umidade do solo não resultarão em perdas ao longo do perfil.

CAPÍTULO 3. ÁREA DE ESTUDO

3.1 LOCALIZAÇÃO

Os trabalhos foram conduzidos na Fazenda Vera Cruz (proprietário Jairo Machado Resende), retiro Pau Brasil, município de Nova Xavantina-MT (Figura 3.1). A floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) situa-se a 14°50'47''S e 52°08'37''W e a floresta mista (MM) a 14°49'32''S e 52°06'20''W (Figura 3.2), 800 m distante uma da outra. Ambas fazem parte de uma área de aproximadamente 7.500 hectares de floresta de transição pré-amazônica, com *manchas de Pau-Brasil* (porções de floresta monodominante de *Brosimum rubescens*), que pertencem à reserva legal da fazenda. A altitude das áreas é de aproximadamente 250m.

Os estudos foram efetuados em 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m demarcadas na MB em 1996 (Marimon *et al.* 2001a) e 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m na MM adjacente, demarcadas em 2003 (Marimon 2005), onde *B. rubescens* é pouco freqüente. O local está em perfeito estado de conservação, sem sinais evidentes de degradação de qualquer natureza, incluindo trilhas, caça ilegal ou mesmo vestígios de extração de madeira e queimada. As áreas encontram-se cerca de 45 km a sudeste da cidade de Nova Xavantina, com acesso pelo km 120 da rodovia BR 158 e entrada pela rodovia vicinal (não pavimentada) de acesso à Fazenda Viena – Marca Agropecuária, MT (Figura 3.1).

3.2 CLIMA

Segundo dados da estação meteorológica do Campus Universitário de Nova Xavantina, o clima na região é do tipo Aw de Köppen, com estação seca e chuvosa bem definidas. A temperatura média anual é de 26° C, com pequenas variações entre a estação seca (junho, julho: 21° C) e a chuvosa (fevereiro: 28° C). A média anual de precipitação (1990 a 2004) é de 1.700 mm, sendo 1.550 mm na estação chuvosa, entre outubro e abril, e 150 mm na estação seca, entre maio e setembro. A temperatura média anual registrada no período de 1990 a 2004 foi de 24,8° C, a média mensal mínima 10° C e a máxima 37,4° C, sendo a média de precipitação 1.520,4 mm, com a maior precipitação em 1994 (1.868 mm) e a menor em 1990 (1.295 mm) (Figura 3.3). A estação meteorológica está a cerca de 20 km (linha reta) das áreas de estudo.



Figura 3.1- Localização da área de estudo a partir da imagem do satélite Landsat 5: (A) América do Sul e Brasil; (B) Estado de Mato Grosso e (C) parte do município de Nova Xavantina-MT. Fonte: Terrametrics/Google Earth 2006 www.earth.google.com/, escala aproximada de (C) 1:250.000.

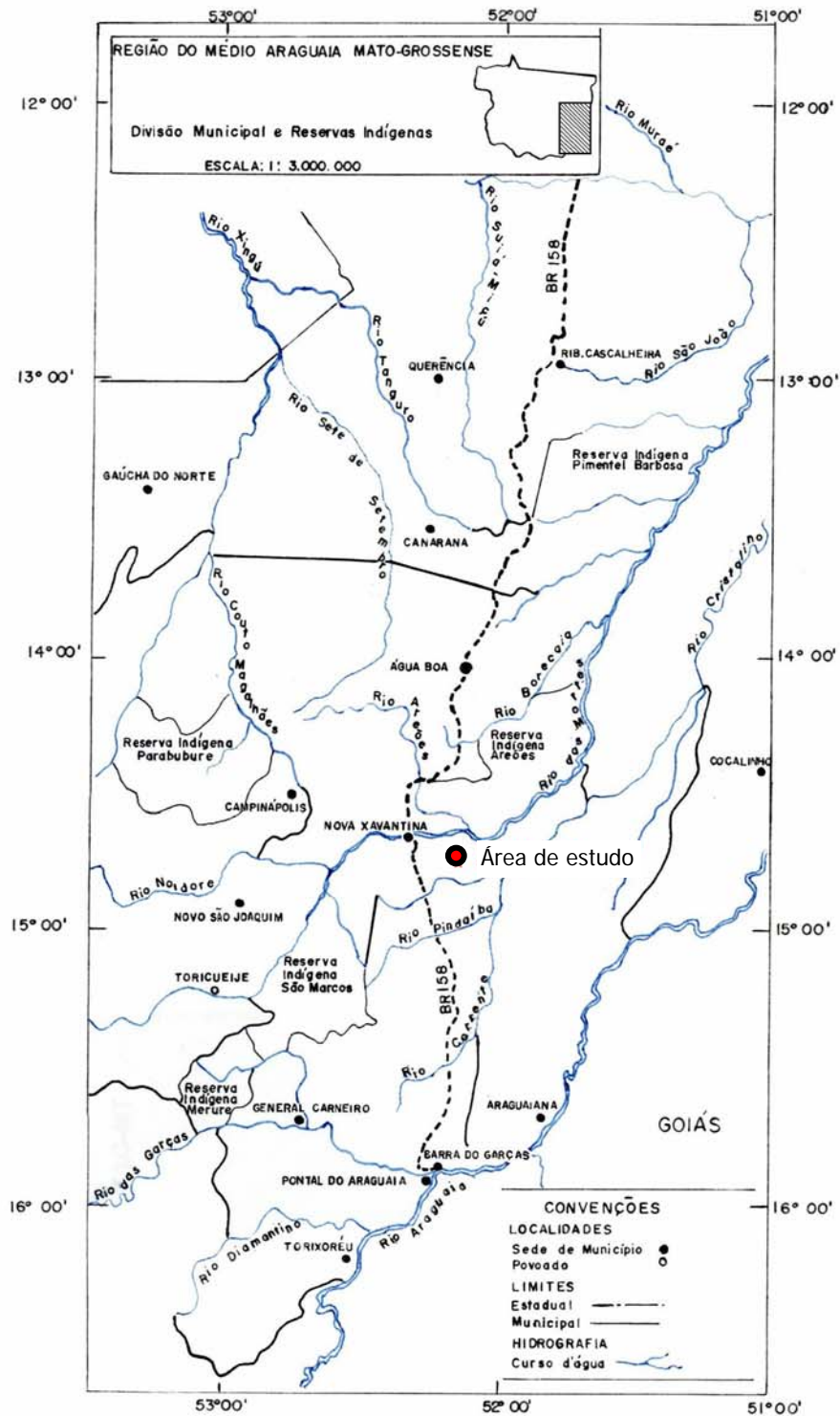


Figura 3.2 – Localização da área de estudo na região do Médio Araguaia Mato-grossense.
Fonte: PRODIAT (1984).

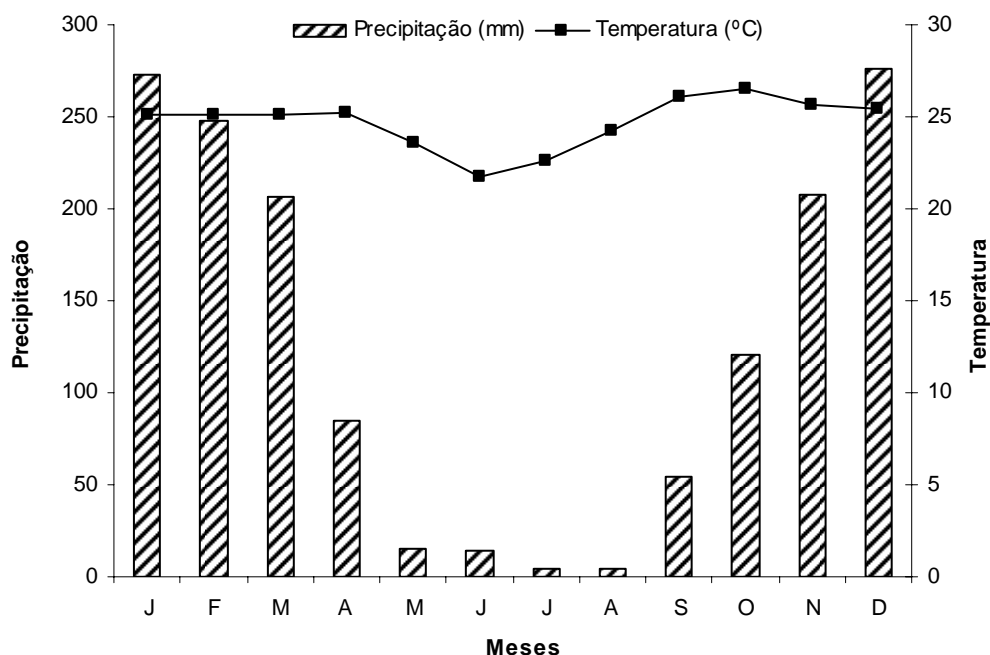


Figura 3.3- Variação anual média da temperatura (° C) e precipitação pluviométrica (mm) em Nova Xavantina-MT (médias de 1990 a 2004), Estação Meteorológica de Nova Xavantina (Ministério da Agricultura, 9º Distrito de Meteorologia), Campus Universitário de Nova Xavantina, cerca de 20 km (linha reta) da área de estudos.

3.3 GEOMORFOLOGIA, SOLOS, USO DA TERRA E HISTÓRICO

A área de estudos está localizada na Depressão do Araguaia, unidade geomorfológica entre o Planalto Central Goiano (Goiás) e o Planalto dos Parecis e dos Guimarães (Mato Grosso), onde predomina a drenagem do Rio Araguaia (Bacia do Tocantins) e formações rochosas Pré-Cambrianas (RADAMBRASIL 1981). Duas serras principais são os limites da depressão. A Serra do Roncador é a borda do Planalto dos Parecis e a Serra Azul é a borda do planalto dos Guimarães, ambas limitando a depressão do Araguaia a oeste (RADAMBRASIL 1981).

A altitude varia entre 190 e 280 m, com predominância de relevo suave ondulado de superfícies pediplanadas e fraco aprofundamento de drenagem. A planície da Depressão do Araguaia se estende ao norte, formando o Pantanal do Araguaia entre o rio das Mortes e o Rio Araguaia em Mato Grosso e Tocantins, onde predominam os Campos de Murundus (Figura 3.4-A). A área de estudos localiza-se nas proximidades de antigos campos de murundus, agora drenados para cultivo de soja e sorgo forrageiro.

O solo sob as duas matas do presente estudo são do tipo Plintossolo (Capítulo 8, presente estudo), conforme classificação do Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos (EMBRAPA 1999). As análises dos perfis nas duas áreas de estudos revelaram a presença de grande quantidade de elementos plínticos concrecionários, demonstrando que ambas foram submetidas a encharcamento periódico no passado (Figura 3.4-B).



Figura 3.4- Campo de murundu típico do Vale do Araguaia (A), com ocorrência no município de Nova Xavantina-MT. As concreções plínticas do tipo laminar (B) e granular (C) são encontradas no solo sob as duas matas, revelando o encharcamento sazonal ocorrido no passado, possivelmente em um antigo campo de murundu. Fonte de (A): Terrametrics/Google Earth 2006 www.earth.google.com/, escala aproximada de 1:10.000.

Os solos sob as duas matas são rasos e concrecionários, apresentando mais de 28% de fração cascalho nos primeiros 10 cm (Tabela 3.1). Este teor aumenta progressivamente até formar uma camada rochosa densa, quase contínua, de laterita hidromórfica por volta dos 90 cm de profundidade, constituindo impedimentos ao desenvolvimento radicular. Os solos são distróficos, álicos e de textura média (Marimon *et al.* 2001). Na MB, a Capacidade de Troca Catiônica (CTC), a Saturação de Bases (V%) e os níveis de Ca e Mg são baixos, a acidez elevada, os teores de K intermediários, os de Fe muito altos e a razão Mg/Ca excessivamente alta (3:1), a exemplo de outras florestas monodominantes (Marimon *et al.* 2001) (Tabela 3.1). Outra propriedade química desfavorável à nutrição mineral de plantas na MB é a alta saturação de alumínio, conforme indicado pela baixa V% (Tabela 3.1).

Tabela 3.1- Percentual de cascalho e propriedades químicas dos solos (0 a 10cm) da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM), em Nova Xavantina-MT. Comparações entre as florestas através do Teste *t*. Os valores são as médias e o desvio padrão (DP). Adaptado de Marimon (2005).

Floresta	^a CTC (cmol(+) kg ⁻¹)	^a V (%)	Casc (%)	pH H ₂ O	pH KCl	Al	Ca	Mg	K	Mg/ Ca	P	Fe	Mn
							(cmol (+) kg ⁻¹)				(mg kg ⁻¹)		
MB	2,7	18,5	38,6 (18,9)	4,26 (0,10)	3,68 (0,10)	2,20 (0,36)	0,07 (0,07)	0,21 (0,17)	0,22 (0,06)	3,50 (1,14)	2,88 (0,90)	240,6 (25,3)	16,9 (7,9)
MM	2,7	72,5	28,5 (19,0)	5,00 (0,18)	4,03 (0,14)	0,74 (0,25)	0,66 (0,35)	1,09 (0,47)	0,21 (0,05)	1,80 (0,90)	3,18 (0,92)	87,7 (25,6)	42,7 (20,1)
<i>P</i>	-	-	**	***	**	***	***	***	n.s.	***	n.s.	***	***

^aCTC (capacidade de troca catiônica) e V% (saturação de bases) foram estimadas no presente trabalho segundo Mello *et al.* (1985).- n.s.= diferença não significativa, **, P ≤ 0,01 e ***P ≤ 0,0001 – (a)

As terras da Depressão do Araguaia são utilizadas principalmente para pastagens em Mato Grosso e lavouras de arroz irrigado no Tocantins. A fazenda onde se localizam as áreas de estudo é utilizada para pecuária extensiva, com aproximadamente 30 mil cabeças de gado, e a fazenda vizinha, a Oeste, cultiva 13 mil hectares de soja em campo de murundu drenado. Devido ao grande avanço dos agronegócios durante toda a década de 1990, até final de 2004, as últimas florestas remanescentes da região já foram ou ainda estão sendo derrubadas para formação de pastagem e lavouras extensivas.

As matas de *Brosimum rubescens* estiveram presentes em diversas áreas, provavelmente sobre solos concrecionários, no Médio Araguaia Mato-grossense, região que se estende desde o município de Nova Xavantina até a fronteira sul do estado até a divisa com o Pará. As matas de Pau-Brasil, como são conhecidas popularmente as matas monodominantes de *Brosimum*, ocupavam áreas de até 10.000 hectares, segundo a população local. Os índios Xavante, que tradicionalmente utilizam a madeira de *Brosimum rubescens*, também fazem referência às extensas áreas destas matas, as quais foram utilizadas no passado como áreas de caça de suas tribos. O nome regional da espécie, Pau-Brasil, foi atribuído em função da coloração fortemente avermelhada da madeira (cerne) e a sua ampla utilização econômica, especialmente na confecção de móveis, postes e mourões de cerca, dada a durabilidade do cerne.

3.4 VEGETAÇÃO

3.4.1 Tipo vegetacional

A vegetação predominante na região é cerrado *sensu stricto* até o paralelo 13° S, nas proximidades da cidade de Querência, Gaúcha do Norte e Ribeirão Cascalheira, quando começam a dominar as florestas de transição pré-amazônicas, de caráter semidecidual, além de florestas aluviais e cerradão, com alguma ocorrência cerrado típico e campo cerrado (Ratter *et al.* 1973; Ivanauskas *et al.* 2004). Os campos de murundus ocorrem na região próxima da confluência do Rio das Mortes com o Araguaia, entre os paralelos 13° e 11° S, em áreas inundáveis da Planície Sedimentar do Bananal (Marimon *et al.* 2006).

Na área de estudos, a vegetação é de Floresta Estacional Semidecidual Submontana (RADAMBRASIL 1981; Veloso *et al.* 1991), que é a matriz predominante à leste da BR-158, desde o começo da Planície Inundável do Bananal, formada entre o Rio das Mortes e o Araguaia, até a divisa do Pará com Mato Grosso. Segundo Ivanauskas (2002), a origem desta flora ainda não está totalmente determinada, podendo estar relacionada com o processo de expansão e regressão do *continuum* florestal chamado Ponte Noroeste-Sudeste que ocorreu no Quaternário. Este tipo de floresta é típico de clima estacional e apresenta dossel alto com sub-bosque bem definido e elevado número de espécies amazônicas.

Em termos de classificação, a MM se enquadra no tipo “Floresta Tropical Estacional Semidecídua”, segundo Cochrane *et al.* (1985), ou “Mata Seca” segundo a denominação para as florestas que ocorrem na porção sul da Amazônia (Pires 1974) ou ainda “Florestas Mesofíticas Semidecíduas”, conforme Eiten (1972). Por outro lado, Ivanauskas (2002) propôs que a denominação mais correta fosse “Floresta Estacional Perenifólia”. A autora estudou as relações hídricas e florísticas de um trecho desta floresta e constatou que a maioria das espécies está mais ligada à flora Amazônia do que do sudeste do Brasil, apesar da conexão através das matas de galeria. Por isso, a maioria das espécies desta floresta têm sua origem ligada aos eventos de seca do passado, apresentando grande resistência à seca e pouca caducifolia. Por esse motivo, a autora concluiu que a floresta de transição do Leste Mato-grossense, apesar de localizada em clima mais estacional que o do Sudeste do Brasil, apresenta pequena sazonalidade de queda foliar, não podendo, portanto, ser denominada de semidecídua, conforme a classificação usual.

A ocorrência de floresta tropical monodominante no Leste Mato-grossense foi registrada pela primeira vez por Felfili *et al.* (1988). Até então, não havia qualquer registro de sua ocorrência em qualquer localidade do Brasil, mesmo dentre as bibliografias mais especializadas (RADAMBRASIL 1981, Cochrane *et al.* 1985, Veloso *et al.* 1991). A terminologia específica adotada no presente trabalho, Floresta Monodominante de *Brosimum rubescens*, foi proposta por Marimon (1998).

3.4.2 Estrutura, composição florística e fitossociologia

Os parâmetros fitossociológicos e a composição florística nas duas matas já foram levantados em trabalhos anteriores onde todos os indivíduos, vivos ou mortos-em-pé, com DAP \geq 5cm foram medidos em altura e diâmetro (Marimon *et al.* 2001a; Marimon 2005). O sistema de amostragem adotado foi o sistemático com 60 parcelas de 10 x 10m contíguas alocadas em um gradil de 40 x 150m na floresta monodominante e dois gradis na floresta mista, sendo um de 80 x 50m e o outro de 40 x 50m. As duas matas são distintas quanto a composição florística e fitossociológica (Figura 3.5). A MB e a MM apresentam grandes diferenças estruturais em termos de área basal e altura média, com conseqüentes diferenças na quantidade de biomassa aérea, quando estimada com base no volume dos troncos. A MM apresenta volume de fuste de 228 m³ por hectare, enquanto a MB apresenta mais que o dobro disso, 484 m³.



Figura 3.5- Floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) (A) e floresta mista adjacente (MM) (B) em Nova Xavantina-MT. Estrutura atípica da MB, com abundância da espécie monodominante, pouco vegetação rasteira e ocorrência muito rara de cipós e lianas. Estrutura da MM típica das florestas de transição no Leste Mato-grossense, com maior quantidade de cipós e lianas e maior densidade de vegetação rasteira em relação a MB. No detalhe, cipós na MM (C).

Segundo Marimon (2005), a MM apresentou 82 espécies, com índice de diversidade de Shannon (H') 3,34 e índice de diversidade de Simpson 0,067; O diâmetro médio foi de 13,35 cm, a altura média de 11,21 m e a área basal 23,84 m² por hectare. As espécies mais importantes em IVI foram *Cheiloclinium cognatum* (35,86); *Amaioua intermedia* (29,39); *Tetragastris altissima* (23,61); *Hymenaea courbaril* (16,97); *Nectandra hihua* (14,47); *Chaetocarpus echinocarpus* (13,64); *Mabea fistulifera* (13,14); *Mouriri apiranga* (10,39), *Protium pilosissimum* (9,63) e *Ephederanthus parviflorus* (7,69) (Marimon 2005).

A MB apresentou 45 espécies, com índice de diversidade de Shannon (H') 2,37 e índice de diversidade de Simpson 0,36, mas ao considerar somente as plantas com $DAP \geq 10$ cm o índice de diversidade de Shannon foi calculado em apenas 1,62, sendo *Brosimum rubescens* a espécie mais abundante, com 57,3% de todos os indivíduos com $DAP \geq 10$ cm e 80,4% dos indivíduos com $DAP \geq 20$ cm (Marimon 2005). A área basal foi de 37,46 m² por hectare, sendo 71% deste total representado por *Brosimum rubescens*. As principais espécies em IVI foram *Brosimum rubescens* (124,55); *Amaioua intermedia* (32,97); *Cheiloclinium cognatum* (22,41); *Tetragastris balsimifera* (19,58); *Protium pilosissimum* (16,64); *Hymenaea courbaril* (5,49); *Callichlamys sp.* (5,26); *Myrciaria floribunda* (3,98); *Anthodum decussatum* (3,8); *Nectandra cuspidata* (2,93); (Marimon 2001a).

CAPÍTULO 4. INFLUÊNCIA DA BAIXA DIVERSIDADE DE ESPÉCIES ARBÓREAS NA PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA E APORTE DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* NO LESTE MATO-GROSSENSE.

4.1 INTRODUÇÃO

A influência da biodiversidade nos processos funcionais do ecossistema tem sido intensamente estudada nos últimos dez anos (Wright 1996; Tilman *et al.* 1997; Loreau 1998; Hector *et al.* 1999; Schwartz *et al.* 2000; Giller & O'Donovan 2002; Hooper *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006). Esses esforços resultam do grande interesse nos serviços dos ecossistemas, que incluem aspectos funcionais biogeoquímicos, como produção de serapilheira e manutenção de nutrientes (Villela *et al.* 2006), fixação de carbono (Aerts 1997) e nitrogênio (Bustamante *et al.* 2006) ou produção primária (Didhan 1998), fundamentais na manutenção dos ecossistemas florestais, especialmente as florestas tropicais sobre solos distróficos (Jordan & Herrera 1981, Vitousek & Sanford 1986).

Contudo, a atenção tem sido direcionada aos estudos da produtividade de comunidades vegetais (Hooper & Vitousek 1997; Tilman *et al.* 2001; Tilman *et al.* 2006), normalmente medida pela biomassa aérea. Trabalhos como de Hector *et al.* (1999), envolvendo experimentos de grande escala, em vários países, encontraram estreita relação entre diversidade vegetal e produtividade. Por outro lado, poucos estudos procuram focar outros aspectos funcionais ligados à produtividade primária, como a produção anual de serapilheira. Dentre os escassos estudos sobre a influência da biodiversidade em componentes do ciclo biogeoquímico de florestas, o enfoque tem sido dirigido à decomposição da serapilheira no piso florestal (e.g. Hector *et al.* 2000, Villela & Proctor 2002; Hättenschwiler *et al.* 2005).

Nenhum trabalho foi encontrado sobre influência da biodiversidade na produção de serapilheira em ecossistemas florestais, ou mesmo de savanas, em consulta ao Science Citation Index (ISI, Web of Science) de 1945 até dezembro de 2006 utilizando-se as palavras-chave *litterfall and "species richness"*; *litterfall and richness*; *litterfall and diversity*; *litterfall and biodiversity* e *litterfall and "species diversity"*. Na maior base de dados nacional, o SciELO (The Scientific Electronic Library Online – FAPESP/ BIREME/ CNPq), utilizando-se os termos equivalentes em português, também não foi encontrado nenhum trabalho nesse sentido.

A produção da serapilheira representa um papel fundamental no balanço de nutrientes e na manutenção das florestas tropicais (Jordan & Herrera 1981; Vogt *et al.* 1986; Vitousek & Sanford 1986), uma vez que determina a qualidade da camada de material orgânico sobre o solo e o seu consequente padrão de decomposição (Swift *et al.* 1979; Wardle *et al.* 1999; Cadish & Giller 1997). A serapilheira produzida anualmente está relacionada à produtividade da floresta, à quantidade total de biomassa e nutrientes que retorna no período (Williams-Linera & Tolome 1996) e à condições como pH e fertilidade (Hay & Lacerda 1984). As taxas de produção de serapilheira são determinadas pela precipitação, fotoperíodo, latitude e altitude (Bray & Gorhan 1964) e a associação de fatores abióticos como temperatura, umidade x temperatura (e.g. balanço hídrico) e fatores bióticos (Jordan 1985), como posição e tamanho das copas no dossel (Songwe *et al.* 1988), área basal individual (Stohlgren 1988) e fenologia (Hooper & Vitousek 1997). Esses fatores bióticos, por sua vez, determinam como a diversidade de espécies e grupos funcionais de espécies influenciam em aspectos do ciclo biogeoquímico, como a decomposição da matéria orgânica (Wardle *et al.* 1997).

A serapilheira produzida anualmente possui as características físicas e químicas do conjunto de espécies que a produziu, com reflexos na quantidade e qualidade dos nutrientes que retornam à vegetação através da decomposição (Cornelissen *et al.* 1999, Hector *et al.* 2000), influenciando no ciclo da produtividade primária do ecossistema e nos mecanismos que impedem a sua degradação por perda nutricional (Jordan & Herrera 1981). Existe grande influência das espécies nos processos do ecossistema que envolvem fluxo de energia e ciclo de matéria, com consequências na eficiência e estabilidade funcional das comunidades (Orians *et al.* 1996). Segundo Jordan (1985), as comunidades tropicais estruturalmente mais diversas apresentam inúmeras vantagens sobre as menos diversas, incluindo maior performance na economia de nutrientes.

Hooper & Vitousek (1997) e Tilman *et al.* (1997), através de experimentos de campo complexos, chegaram a mesma conclusão: a maior diversidade de espécies resulta em maior estabilidade do ecossistema. Os autores ressaltaram, porém, que não é a diversidade em si que importa, mas sim o tipo de combinação de grupos funcionais de espécies. No caso de Hooper & Vitousek (1997), a melhor combinação resultou em um conjunto de espécies com acesso a uma proporção maior de nutrientes no solo, o que promove maior estabilidade da produção primária. Esse tipo de conjunto mais eficiente na realização do nicho nutricional, contudo, só deve prevalecer em solos distróficos, uma vez que não há vantagem competitiva em solos sem limitação de nutrientes.

Assim, a dominância excessiva da comunidade por uma só espécie pode estar sendo prevenida por características ambientais que atenuam os efeitos da exclusão competitiva (Tilman 1982), como a limitação de nutrientes (Taylor *et al.* 1990). Solos distróficos, portanto, tenderiam a controlar a exclusão competitiva, impedindo que uma única espécie domine o ecossistema, prevenindo o surgimento do que Tilman (1982) definiu como *superespécie*. Além disso, solos distróficos tendem a facilitar a diversidade arbórea por permitir maior densidade de caules (Stevens & Carson 1999).

Mas como explicar, então, a ocorrência de florestas tropicais monodominantes, que são raras e de diversidade arbórea muito baixa, em solos distróficos? Se Hooper & Vitousek (1997) e outros autores como Tilman *et al.* (1997) e Taylor *et al.* (1990) estiverem corretos, as florestas tropicais monodominantes teriam rompido com os mecanismos que previnem a dominância excessiva, violando o equilíbrio do ecossistema, com conseqüências significativas no ciclo biogeoquímico e um possível comprometimento da manutenção da fitofisionomia. A monodominância resultaria, então, na excessiva predominância das características da espécie monodominante em funções importantes, como produção de biomassa e nutrientes da serapilheira.

Algumas destas formações florestais monodominantes ocorrem em solos distróficos no leste de Mato Grosso, inseridas em uma matriz de floresta estacional semidecidual de transição Cerrado-Amazônia (Figura 4.1). O objetivo do presente trabalho foi verificar a influência da baixa biodiversidade e alta dominância arbórea de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae) na produção de serapilheira e aporte de nutrientes em uma floresta monodominante no leste de Mato Grosso, em comparação com uma floresta mista adjacente. Esperou-se encontrar maior produção de serapilheira na MB com menor concentração de nutrientes.

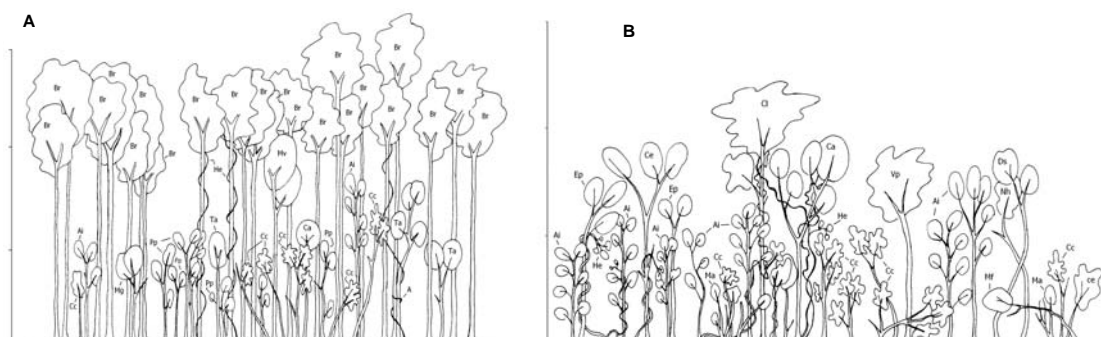


Figura 4.1- Diagrama do perfil da floresta monodominante (A) em comparação com a floresta mista adjacente (B) em Nova Xavantina-MT. As árvores maiores em (A) são indivíduos de *Brosimum rubescens*, evidenciando a forte participação da espécie na estrutura desta mata. Adaptado de Marimon (2005).

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Área de estudo

Os trabalhos foram realizados em duas porções de floresta de transição pré-amazônica pertencente à área de reserva legal da fazenda Vera Cruz (Jairo Machado Rezende–Agropecuária), retiro Pau-Brasil, município de Nova Xavantina-MT, proximidades do Córrego Zacharias. As matas estão a cerca de 800 m de distância uma da outra, fazendo parte de uma área de aproximadamente 7.500 hectares de floresta com *manchas de Pau-Brasil* (porções de mata monodominante). A floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (ou Mata de *Brosimum*, MB) situa-se a 14°50'47''S e 52°08'37''W e a floresta mista (Mata Mista, MM) a 14°49'32''S e 52°06'20''W. Os solos das duas matas são distróficos e álicos. Descrições detalhadas sobre a vegetação, solos, localização, clima e altitude estão disponíveis no Capítulo 3 da presente tese.

Os estudos foram efetuados em 60 parcelas permanentes de 10m x 10m demarcadas na MB em 1996 (Marimon *et al.* 2001a) e 60 parcelas permanentes de 10m x 10m na MM adjacente, demarcadas em 2003 (Marimon 2005), onde *B. rubescens* é pouco freqüente. Na MB, a espécie monodominante *B. rubescens* responde por 78,2% da área basal e cerca de 80% da biomassa arbórea aérea. Quando somadas as 10 espécies de maior Índice de Valor de Importância (IVI) na MB, estas representam quase 90% do total da comunidade, com alturas médias e diâmetros superiores às demais espécies (Marimon 2005). De todas as espécies, apenas *Hymenaea courbaril* (Jatobá-da-mata) apresenta altura e diâmetro superiores à espécie monodominante. Contudo, esta espécie é representada por muito poucos indivíduos, ao contrário de *Brosimum*.

Na MM, as 10 espécies de maior IVI representam 58% do total, sendo *Cheiloclinium cognatum* a mais importante. Ao contrário da MB, a espécie dominante na comunidade mista participa com apenas 7,6% da área basal total, número dez vezes inferior ao de *B. rubescens* na comunidade monodominante. Deste modo, nenhuma espécie pode estar exercendo participação tão grande na produção de serapilheira na MB quanto *B. rubescens*, salvo o caso desta espécie ser muito improdutiva.

4.2.2 Delineamento experimental

Para a amostragem da serapilheira foram instalados em cada área trinta coletores circulares com diâmetro de 62 cm (0,3 m²), confeccionados com barras circulares de ferro 5/16 polegadas e recipiente de tecido de nylon (malha de 2 mm) sustentado por três suportes de ferro 5/8 de polegadas a 1m de altura do solo (Figura 4.2-A). Os suportes foram fixados em estacas de madeira de lei de 2,5 x 2,5cm, procedimento feito para evitar o tombamento causado por animais, especialmente durante o período de frutificação de *Brosimum rubescens*, quando várias espécies de mamíferos de médio porte freqüentam a área para alimentar-se.

Foram selecionadas aleatoriamente 30 parcelas permanentes de 10m x 10m em cada área para a colocação de um coletor por parcela, com posicionamento também aleatório no interior da parcela. Este desenho experimental garantiu a cobertura segura de toda a área amostral (0,6 hectares) de cada porção de floresta estudada (Figura 4.2-B). Os coletores foram instalados no dia 19 de outubro de 2004, no início da estação chuvosa. As coletas foram quinzenais, sendo a primeira no dia 03 de novembro de 2004 e a última em 20 de outubro de 2006, completando um total de dois anos de amostragem e 2.880 amostras coletadas.

4.2.3. Produção de serapilheira

A serapilheira retirada de cada coletor foi embalada individualmente em sacos de papel por coletor, identificados e submetidos a secagem em estufa a 70-80 °C até peso constante no Laboratório de Biogeoquímica da Universidade do Estado de Mato Grosso de Nova Xavantina (UNEMAT-NX). Em seguida, com auxílio de bandejas de polietileno, pinça de relojoeiro e lupa de mesa com iluminação embutida, as amostras foram separadas nas frações folhas mistas sem *Brosimum* (FM), folhas de *Brosimum* (FB), flores e frutos mistos sem *Brosimum* (FFM), flores e frutos de *Brosimum* (FFB), ramos finos (RF \leq 2,5 cm) e resto (R) (Figura 4.3).

Foram realizadas ao todo 48 coletas, resultando em 2.880 amostras e 17.280 separações e pesagens. Após cada separação, o material foi re-secado em estufa a 70-80°C e as frações pesadas individualmente em balança de precisão. As pesagens foram realizadas logo após a retirada do material da estufa para que as amostras não

absorvessem umidade do ambiente. Ensaios preliminares com a secagem na estação chuvosa indicaram absorção de até 5% de umidade do ar pelo material em apenas duas horas após a retirada da estufa, especialmente de flores e frutos na MM.

A quantidade de serapilheira produzida anualmente foi calculada a partir da média aritmética de peso obtida nos coletores e extrapolada para um hectare conforme a fórmula: $SP=(PF/0,3)/100$, onde SP é a serapilheira produzida em $Mg.ha^{-1}$; PF é o peso da fração em g; 0,3 é a área do coletor em m^2 e 100 é a constante de conversão da unidade $g^{-1}.m^2$ para $Mg.ha^{-1}$. Também foi calculada a relação entre o período de maior e o de menor queda da serapilheira total, obtendo-se o índice indicador de variação anual e sazonalidade a partir da fórmula: $IS=AP/BP$, onde IS é o índice de sazonalidade, AP é a serapilheira total produzida durante os seis meses correspondentes à estação do ano de maior produção e BP é a serapilheira total produzida nos seis meses da estação de menor produção (adaptado de Morelato 1992). O índice será sempre maior ou igual a um, onde florestas com valores próximos do valor mínimo não apresentam sazonalidade.

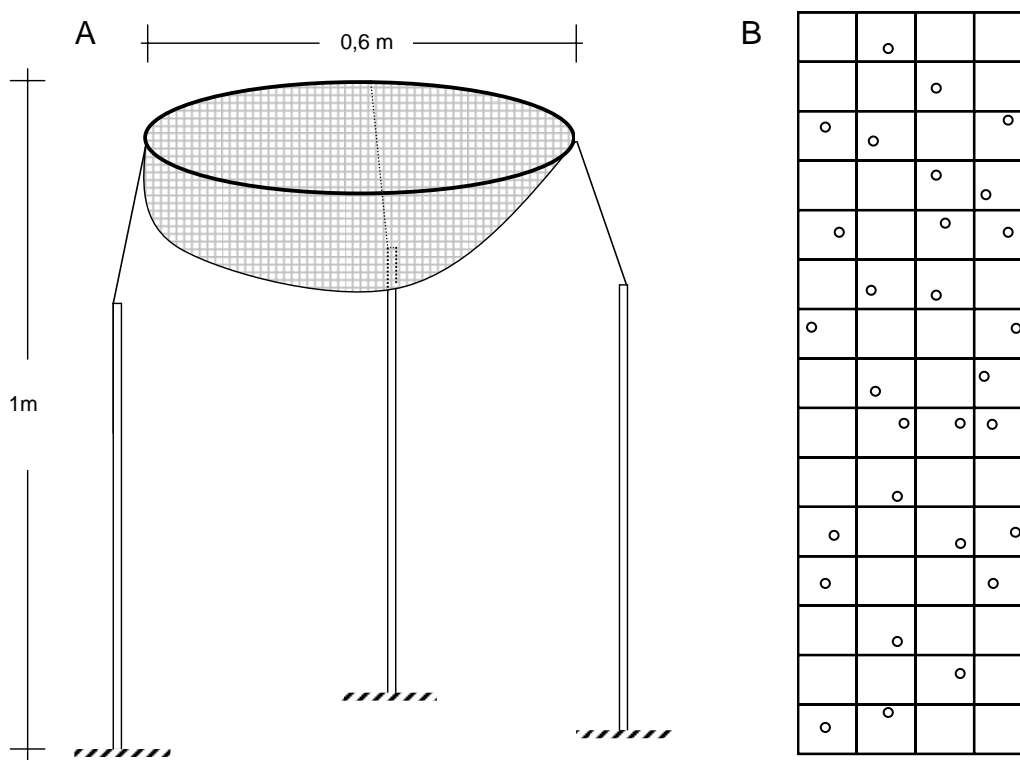


Figura 4.2- Coletor de serapilheira fixado em estacas de madeira cravadas no solo (A) e distribuição aleatória dos 30 coletores entre as 60 parcelas permanentes de 10 x 10 m nas duas matas (B). A altura do coletor (1m) é medida da superfície do solo ao topo do aro metálico. A fixação em estacas é para evitar tombamento causado por animais.

4.2.4 Aporte de nutrientes e produtividade

O aporte de nutrientes das duas comunidades foi estimado com base no conteúdo de nutrientes da serapilheira. A quantidade de cada nutriente presente na serapilheira durante um ano fornece boa estimativa da demanda de nutrientes da floresta e da quantidade que retorna ao solo durante a ciclagem (Scott *et al.* 1992a). A comparação entre aporte e quantidade liberada na decomposição no mesmo período fornece o balanço de nutrientes (Vitousek & Sanford 1986) e a quantidade anual de biomassa de serapilheira e nutrientes fornece a estimativa de produtividade.

Para determinar a concentração de nutrientes e calcular o aporte anual, foram reunidas amostras das frações de serapilheira de cada seis coletores de modo a reduzir para cinco amostras compostas em cada área. Em seguida, as misturas foram reunidas a cada quatro coletas (dois meses), perfazendo seis tempos e cinco amostras por tempo, com um total anual de 30 amostras compostas por fração em cada área. Três dos seis tempos foram representativos da estação seca e os outros três da chuvosa para o período de um ano, compreendido entre agosto de 2005 e julho de 2006. As misturas foram feitas para as frações folhas mistas sem *Brosimum* (FM), folhas de *Brosimum* (FB), flores e frutos mistos sem *Brosimum* (FFM), flores e frutos de *Brosimum* (FFB) e ramos finos com restos (RF+R). Ao todo, 150 amostras de frações de serapilheira foram devidamente embaladas e identificadas para as análises no laboratório.

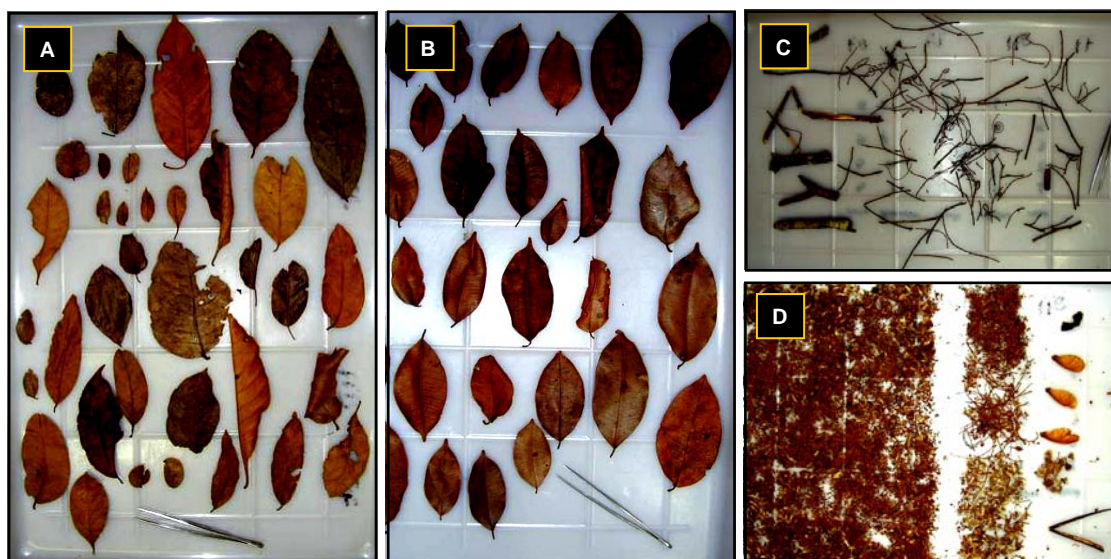


Figura 4.3- Principais frações da serapilheira produzida na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente em nova Xavantina-MT. Folhas mistas sem *Brosimum* (A), folhas de *Brosimum* (B), flores e frutos mistos sem *Brosimum* (C), ramos finos e resto (D).

4.2.5 Análises químicas da serapilheira

As amostras foram analisadas para determinação da concentração de N, P, K, Ca, Mg e Mn no laboratório Agroanálise Ltda (Souza Neto & Souza Ltda) em Cuiabá-MT. O laboratório utiliza o Método Embrapa e está inserido em âmbito nacional no Programa de Análise Qualidade de Laboratórios de Fertilidade para controle de qualidade (PAQLF, Embrapa Solos - RJ) e no Programa Interlaboratorial da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo (SBCS) para análise foliar (ESALQ-USP), com certificações atualizadas.

As amostras foram re-secadas em estufa a 80°C até peso constante, pesadas em balança analítica e submetidas à digestão por via úmida, através de ataque com mistura triácida (ácido sulfúrico + ácido perclórico + ácido nítrico) por 48 horas em blocos de digestão a 320 °C. Os teores de Ca, Mg e Mn foram determinados através de espectrofotômetro de absorção atômica, K por meio de espectrofotômetro de emissão de chama digital, P através de fotolorímetro utilizando-se Vanado Molibdato de Amônia e N por destilação Kjeldahl (Allen 1974).

4.2.6 Análises estatísticas

Foram calculadas as médias mensais da produção de serapilheira e nutrientes por fração e total, além da porcentagem de cada fração em relação à produção total. Para cada estação do ano e total anual, os dados de biomassa e nutrientes de cada fração foram testados com relação à normalidade e homocedasticidade através do teste de Kolmogorov-Smirnov e Bartlett (Sokal & Rolf 1981). Para comparar as variáveis dependentes dentro e entre as duas matas, os dados foram log-transformados em função de não apresentarem normalidade (Zar 1999).

Para testar diferenças entre as matas no padrão de produção de serapilheira e concentração de nutrientes no tempo (24 meses), foi aplicada ANOVA de duas vias com medidas repetidas, sendo as matas consideradas o fator entre casos e o tempo o fator dentro do caso (e.g. Villela & Proctor 1999). Foi realizada também uma análise circular com teste de qui-quadrado usando o software Oriana 2.0 (Kovach Computing Services 2003) para verificar possíveis diferenças no padrão da produção total de serapilheira entre os anos dentro de cada mata, entre as matas dentro de cada ano e entre as matas comparando-se o primeiro com o segundo ano.

Foi realizado o teste de correlação de Spearman para testar a associação entre precipitação pluviométrica e produção de serapilheira anual total e por fração e a correlação dessas variáveis entre as áreas. Realizou-se, ainda, análise de regressão linear para verificar o grau de associação entre a precipitação pluviométrica e produção de serapilheira total, foliar total e de flores e frutos totais nas duas áreas.

O teste de correlação de Spearman foi feito também para verificar se as duas áreas estão se comportando da mesma forma quanto ao retorno de cada nutriente ao longo do ano na serapilheira total e para FT e FFT. Para os testes de regressão e correlação utilizou-se o programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003). Para o teste circular foi utilizado o programa Oriana 2.0 (Kovach Computing Services 2003) e para os demais o programa Systat 7.0 (SPSS Inc. 1997).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Produção de serapilheira

Os resultados de produção de anual serapilheira por estação do ano durante os dois anos, com os respectivos valores do teste t pareado, estão na Tabela 4.1. As duas áreas não diferiram significativamente (teste t $p \leq 0,05$) na produção de serapilheira total, folhas totais e o total de flores e frutos (incluindo *Brosimum*). A mata de *Brosimum* (MB) e a mata mista (MM) produziram 7,41 e 7,94 Mg.ha⁻¹ de serapilheira total anual (média dos dois anos), respectivamente, com um pico de produção de serapilheira apenas para a mata mista, em datas ligeiramente diferentes para cada ano (Figura 4.4). O primeiro pico ocorreu em meados de agosto de 2005 e o segundo no começo de setembro de 2006. O aumento de serapilheira total nos meses secos foi significativo para a MM (teste t pareado $p \leq 0,05$) mas não para a MB, que apresentou apenas um discreto aumento na estação seca. Quando se considera a fração foliar total (FT = folhas mistas sem *Brosimum* + folhas de *Brosimum*), as duas matas diferem apenas no período chuvoso (Figura 4.5), em função da forte diminuição do aporte de folhas mistas (FM) na MB naquela estação (Figura 4.6).

A produção de folhas mistas (FM) difere significativamente entre as áreas nas duas estações do ano e no total anual, com ambas as matas produzindo mais serapilheira foliar mista no período seco do que no chuvoso (teste t pareado $p \leq 0,05$). A mata de *Brosimum* (MB) produziu quase duas vezes mais FM na estação seca do que na chuvosa

e a MM quase três vezes mais, indicando forte sazonalidade para esta fração nas duas áreas (Figura 4.6). Por outro lado, a fração FB na MB não apresentou diferença significativa entre as estações do ano, indicando que a espécie monodominante não possui caráter decíduo, mantendo a produção de serapilheira foliar praticamente constante ao longo do ano (Figura 4.6).

Apesar das diferenças estatísticas verificadas para a FM entre as estações do ano nas duas matas, o teste de correlação de Spearman e a análise de regressão linear revelaram não haver associação significativa entre precipitação e produção anual de serapilheira em nenhuma das frações nas duas áreas (Tabela 4.2). Mesmo assim, cerca de 74% da fração foliar total na MM foi produzida durante a estação seca, padrão não observado para MB, que produziu 57,4% de FT na estação seca e 42,5% na chuvosa. Também não foi encontrada sazonalidade para a FFT na MB e na MM, que produziram, respectivamente, 45,9% e 45,34% na estação seca.

Tabela 4.1- Produção de serapilheira total anual e por frações na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são as médias de 24 meses (12 por estação). FM = Folhas mistas; FB = Folhas de *Brosimum*; FT = Folhas totais; FFM = Flores e frutos mistos; FFB = Flores e frutos de *Brosimum*; FFT = Flores e frutos total; RF = Ramos finos; R = Resto. Desvio padrão entre parênteses (\pm D.P.). Demais valores, teste *t* pareado.

Período / Mata		Produção de Biomassa (Mg.ha ⁻¹)								
		FM	FB	FT	FFM	FFB	FFT	RF	R	TOTAL
Seco	MB	1,42 (0,13)	1,47 (0,135)	2,89 (0,25)	0,08 (0,01)	0,31 (0,072)	0,39 (0,078)	0,61 (0,07)	0,14 (0,01)	4,03 (0,37)
	MM	3,71 (0,45)	0,09 (0,008)	3,81 (0,45)	0,38 (0,04)	0,02 (0,002)	0,39 (0,044)	0,86 (0,12)	0,22 (0,02)	5,28 (0,54)
	<i>t</i>	-3,899	6,053	-1,785	-4,705	2,308	0,003	-1,293	-1,941	-2,047
	<i>p</i>	0,002	<0,0001	0,102	0,001	0,041	0,998	0,223	0,078	0,065
Chuvoso	MB	0,73 (0,03)	1,41 (0,15)	2,14 (0,16)	0,33 (0,05)	0,13 (0,029)	0,46 (0,062)	0,55 (0,03)	0,23 (0,01)	3,38 (0,18)
	MM	1,31 (0,03)	0,05 (0,006)	1,37 (0,038)	0,44 (0,06)	-	0,45 (0,068)	0,63 (0,05)	0,21 (0,01)	2,66 (0,11)
	<i>t</i>	-7,54	5,129	2,823	-1,044	-	0,047	-0,888	0,997	2,062
	<i>p</i>	<0,0001	<0,0001	0,017	0,319	-	0,964	0,393	0,342	0,064
Sec x Chu MB	<i>t</i>	-2,893	-0,171	-1,469	2,441	-1,198	-0,315	-0,428	2,403	-0,907
	<i>p</i>	0,015	0,867	0,171	0,033	0,256	0,759	0,677	0,035	0,384
Sec x Chu MM	<i>t</i>	-3,061	-1,856	-3,078	0,391	-	-0,397	-1,013	-0,250	-2,728
	<i>p</i>	0,011	0,090	0,011	0,704	-	0,998	0,333	0,807	0,021
Anual	MB	2,15 (0,11)	2,88 (0,14)	5,03 (0,21)	0,41 (0,04)	0,44 (0,06)	0,85 (0,069)	1,16 (0,05)	0,36 (0,01)	7,41 (0,29)
	MM	5,02 (0,37)	0,15 (0,09)	5,17 (0,37)	0,83 (0,05)	0,02 (0,002)	0,85 (0,056)	1,49 (0,09)	0,43 (0,01)	7,94 (0,44)
	<i>t</i>	-4,226	8,010	-0,216	-3,250	2,875	0,029	-1,563	-1,225	-0,669
	<i>p</i>	<0,0001	<0,0001	0,831	0,004	0,009	0,977	0,132	0,233	0,510

A única sazonalidade observada na MB foi em relação às flores e frutos de *Brosimum* (FFB), com 70,5% da produção concentrada na estação seca, especialmente no mês de setembro, quando a espécie monodominante está no pico do período de floração e frutificação (Figura 4.7). No entanto, esta fração responde por apenas 5,9% da serapilheira total, e por isso influencia muito pouco na sazonalidade. Quando levada em conta a soma de todas as frações, a MB produz 54,4% do total na estação seca e 45,61% na chuvosa, enquanto a MM, com um pouco mais de sazonalidade, concentra 66,5% da serapilheira total na estação seca.

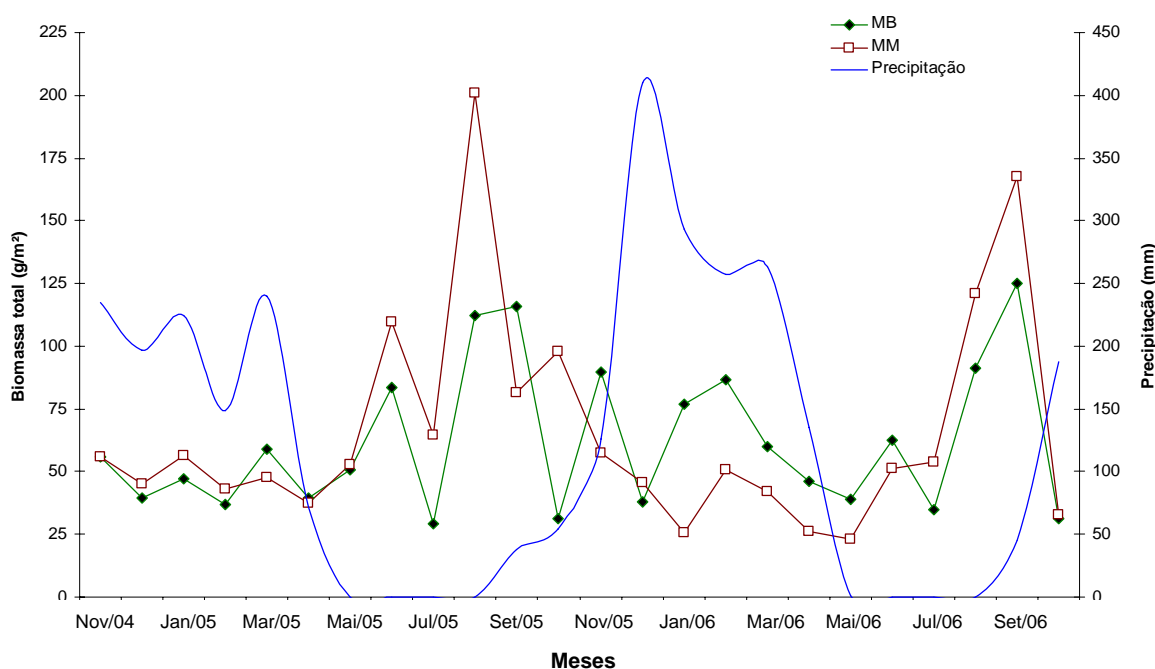


Figura 4.4- Produção mensal de biomassa da serapilheira total e precipitação pluviométrica na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006 (24 meses). Dados da estação meteorológica do INMET/Campus Universitário de Nova Xavantina/UNEMAT.

Comparando-se a produção das frações foliares de serapilheira das duas áreas, a MM produz mais FM do que a MB nas duas estações do ano e no total anual (2,5 vezes a mais). Da mesma forma, a MB produz obviamente mais FB que a MM. Neste caso, a proporção é tão grande que chega a quase 20 vezes mais na MB ao longo do ano e 28 vezes quando se leva em conta apenas a estação chuvosa. Valores tão elevados da MB em relação à MM já eram esperados, dada a grande disparidade na área basal e no número de indivíduos de *Brosimum rubescens* entre as duas matas (610 ind.ha⁻¹ na MB e 27 na MM, Marimon 2005).

Situação semelhante à da fração foliar foi encontrada para flores e frutos. As duas áreas apresentaram diferenças significativas na produção de FFB (flores e frutos de *Brosimum*) nas duas estações e ao longo do ano (teste t $p \leq 0,001$), com diferenças também para FFM (flores e frutos mistos) na estação seca e no total anual, mas sem diferenças quando se considera o total de flores e frutos (FFT = FFM+FFB).

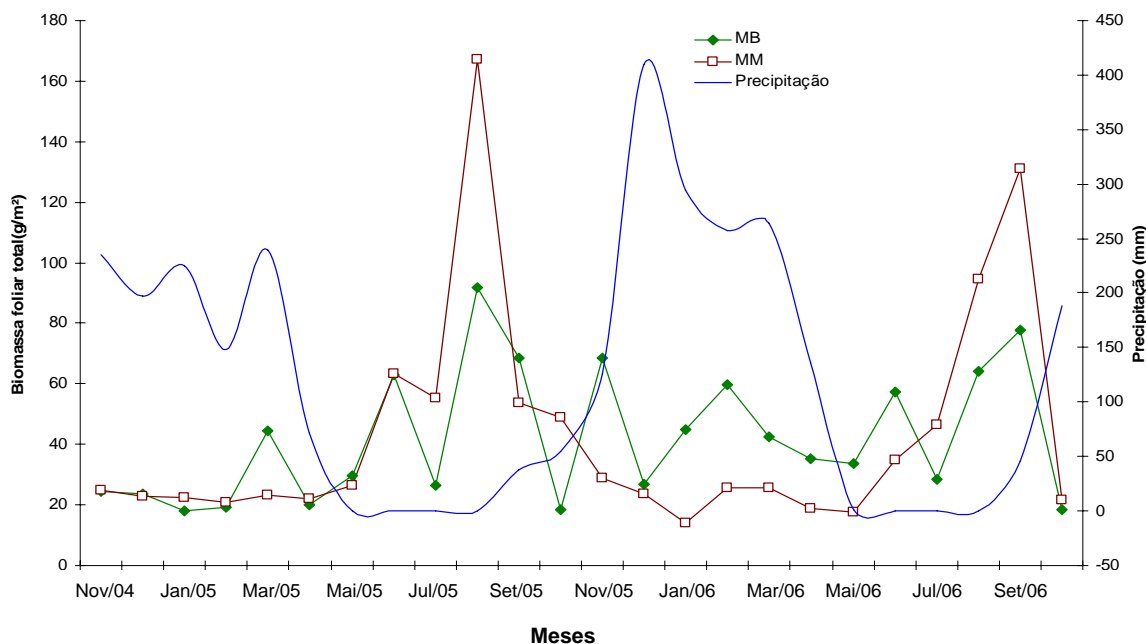


Figura 4.5- Produção mensal de biomassa da serapilheira foliar total (folhas mistas + folhas de *Brosimum*) e precipitação pluviométrica na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006 (24 meses). Dados da estação meteorológica do INMET/Campus Universitário de Nova Xavantina/UNEMAT

A fração mais importante em quantidade de biomassa é a de folhas total (FT), que responde por 67,9% da biomassa total da serapilheira na MB e 65,1% na MM. Surpreendentemente, as FM na MB respondem por quase 30% do total da biomassa de serapilheira, contra cerca de 39% das FB. Tal participação das FM na MB se torna mais evidente quando se considera o total foliar (FT), onde apenas 57,2% são FB, contra 42,7 de FM. As frações ramos finos e restos (RF e R) foram as únicas que não diferiram entre as áreas nas estações e no total anual. Também não foram verificadas diferenças entre estações do ano nestas frações nas duas cada área, demonstrando não haver um padrão definido de sazonalidade. Aparentemente, o comportamento destas frações, mesmo em conjunto (RF+R), é idiossincrático, com apenas alguns pequenos picos ocasionais de produção (Figura 4.8).

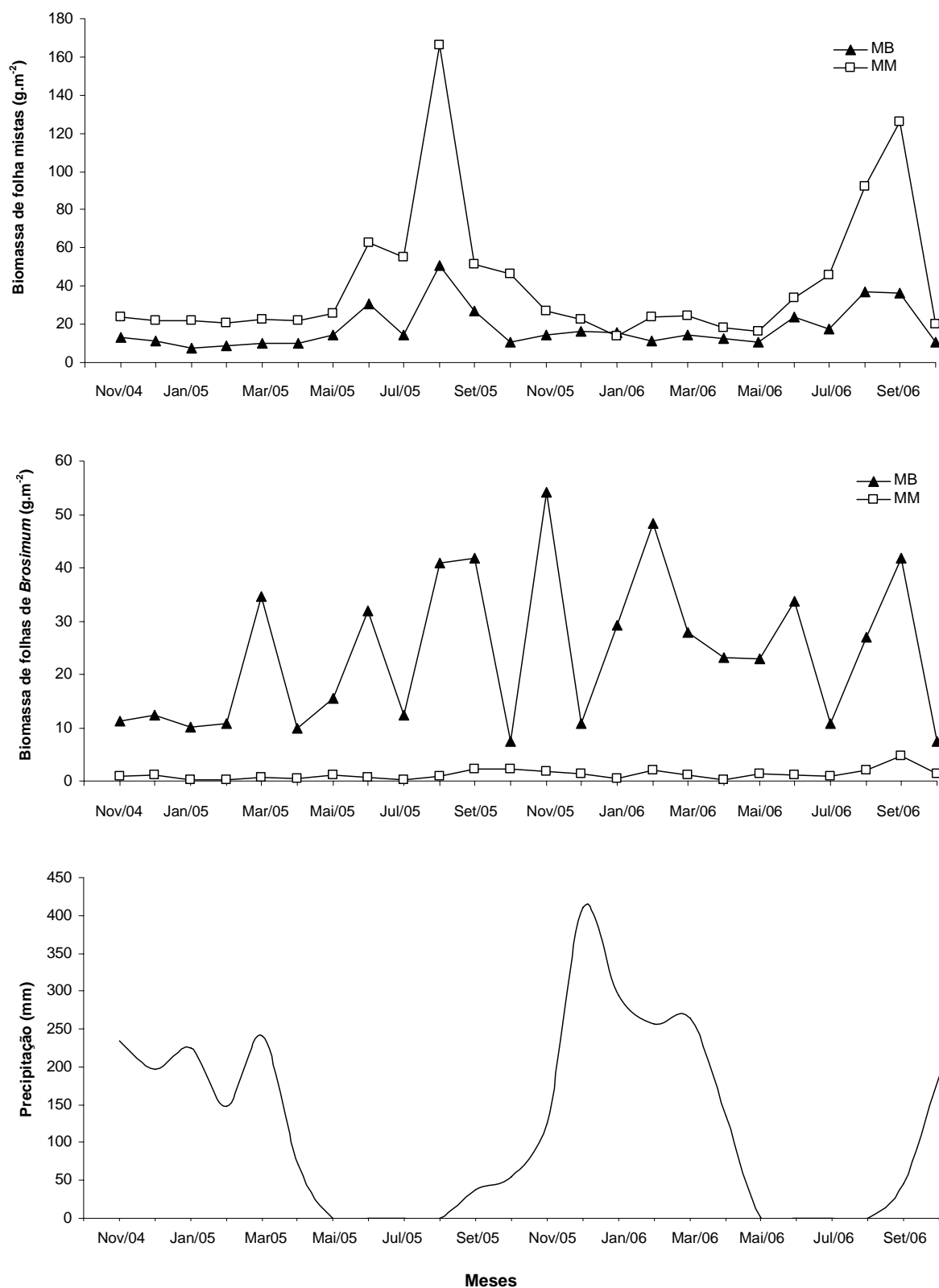


Figura 4.6- Produção mensal da biomassa da serapilheira (folhas mistas e folhas de *Brosimum*) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.

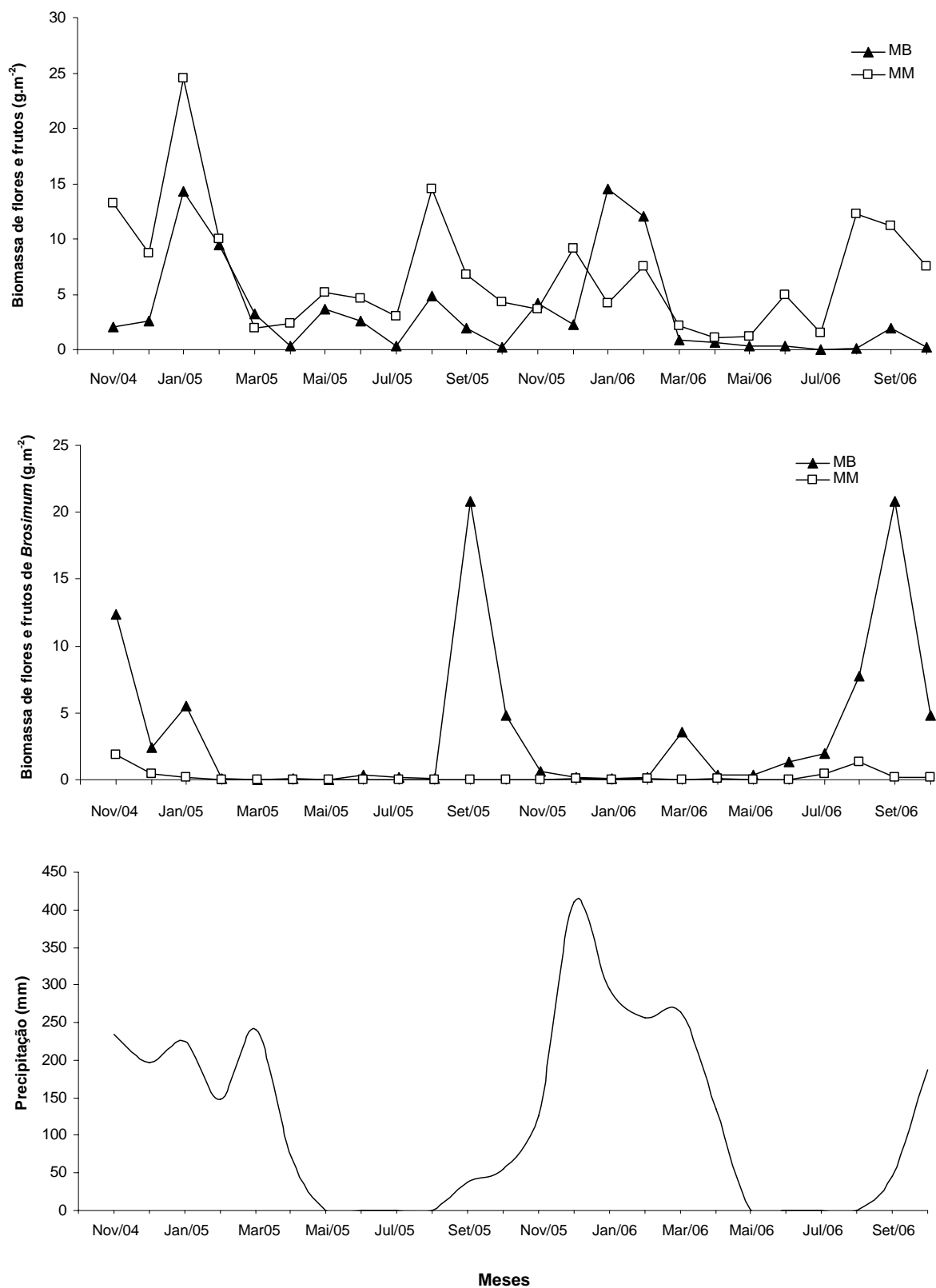


Figura 4.7- Produção mensal da biomassa da serapilheira (flores e frutos mistos e flores e frutos de *Brosimum*) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.

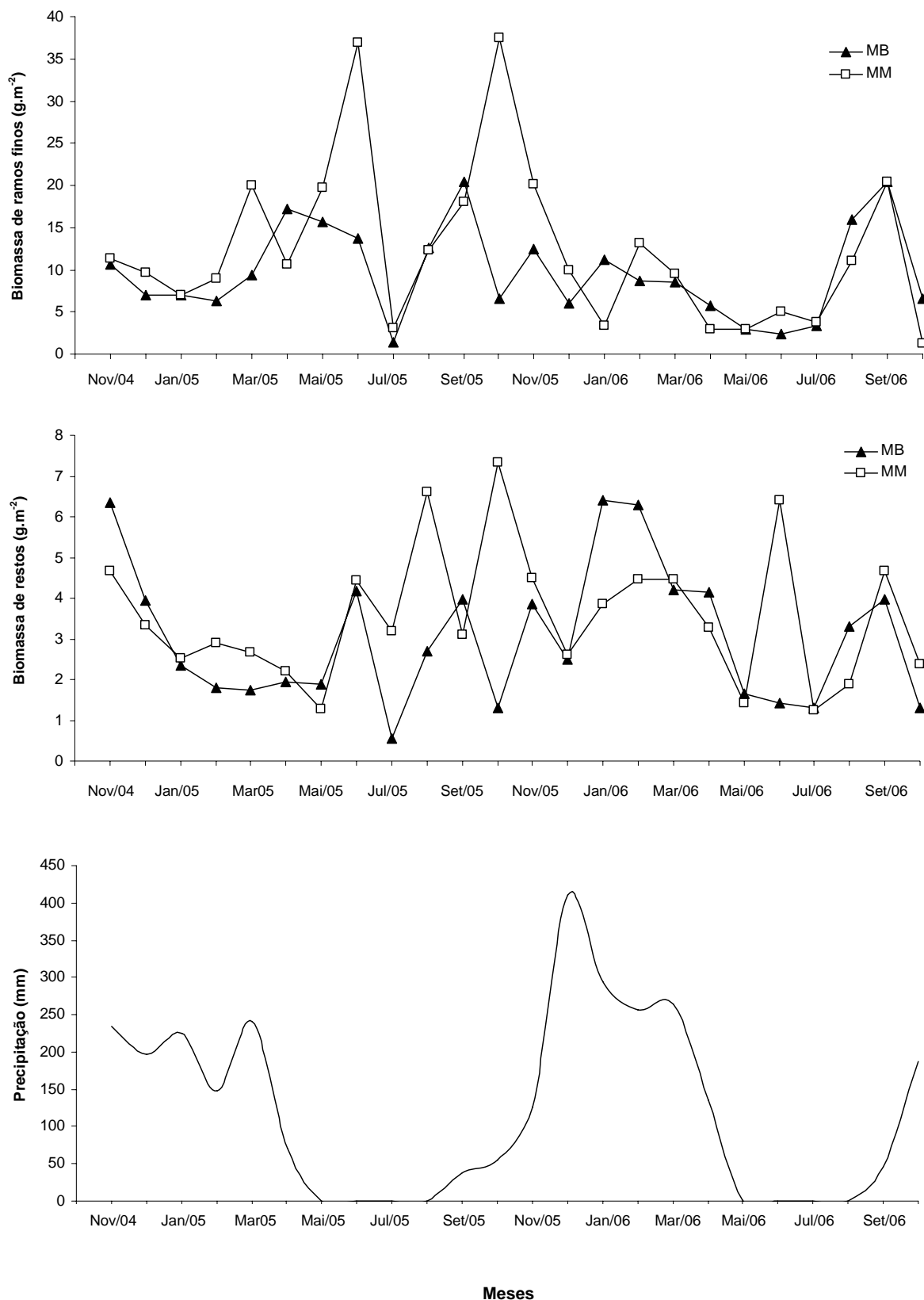


Figura 4.8 - Produção mensal da biomassa da serapilheira (ramos finos e restos) e distribuição anual da precipitação pluviométrica (mm) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, entre novembro de 2004 e outubro de 2006.

O padrão de produção de serapilheira diferiu significativamente entre as duas matas ao longo do período estudado (24 meses) para cada uma das frações, incluindo o total foliar (FB + FM), mas não em relação à produção de serapilheira total (ANOVA duas vias $p \leq 0,05$) (Tabela 4.3). O mesmo foi verificado com o aporte de nutrientes, onde as duas matas diferiram entre si no padrão dos elementos dentro de cada uma das seis frações, mas não na quantidade destes nutrientes ao longo do tempo quando considerada a serapilheira total (ANOVA duas vias $p \leq 0,05$). A produção de serapilheira total diferiu significativamente entre os meses ao longo do tempo de coleta (ANOVA duas vias $p < 0,0001$) (Tabela 4.3).

A análise circular demonstrou não haver distribuição uniforme de produção da serapilheira total ao longo do ano somente na MB no primeiro ano ($p \leq 0,05$). Nesta análise não foram verificadas diferenças significativas na produção de serapilheira total entre as matas no primeiro e no segundo ano e entre os dois anos dentro de cada mata, bem como entre a MB no primeiro ano e a MM no segundo ano ou entre a MB no segundo ano e a MM no primeiro ano (qui-quadrado $p \leq 0,05$). Estes resultados também confirmam o padrão semelhante de produção de serapilheira total entre as duas áreas em cada ano (Figura 4.9).

Tabela 4.2- Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) comparando as médias mensais de produção de serapilheira entre a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e a floresta mista adjacente (MM) e entre florestas e média mensal de precipitação pluviométrica (PRE) durante dois anos em Nova Xavantina-MT. FM=Folhas mistas; FB=Folhas de *Brosimum*; FT=Folhas totais; FFM=Flores e frutos mistos; FFB=Flores e frutos de *Brosimum*; FFT=Flores e frutos total; RF=Ramos finos; R=Resto.

Período/ Comparação		Frações da Serapilheira								
		FM	FB	FT	FFM	FFB	FFT	RF	R	Total
Seco MB x MM	r_s	0,362	0,604	0,554	0,560	0,830	0,779	0,631	0,789	0,456
	t	1,290	2,516	2,212	2,244	4,951	4,128	2,703	4,267	1,699
	p	0,223	0,028	0,048	0,046	<0,0001	0,0017	0,020	0,0013	0,117
Chuvoso MB x MM	r	0,902	0,380	0,737	0,498	-	0,752	0,680	0,247	0,682
	t	6,943	1,365	3,619	1,907	-	3,792	3,079	0,848	3,095
	p	<0,0001	0,199	0,004	0,082	-	0,003	0,010	0,414	0,010
Anual MB x MM	r_s	0,737	0,373	0,592	0,427	0,634	0,716	0,703	0,440	0,508
	t	5,242	1,932	3,530	2,270	3,940	4,294	4,750	2,351	2,832
	p	<0,0001	0,065	<0,0001	0,032	0,0006	<0,0001	<0,0001	0,027	0,009
Anual Precipitação MB	r_s	-0,032	-0,015	-0,056	0,164	0,122	0,182	0,259	0,003	0,028
	t	-0,156	-0,074	-0,272	0,798	0,594	0,887	1,290	0,018	0,138
	p	0,876	0,941	0,787	0,433	0,558	0,383	0,209	0,985	0,891
Anual Precipitação MM	r_s	0,294	-0,225	0,269	0,288	-0,124	0,273	0,264	0,152	0,389
	t	1,476	-1,110	1,339	1,445	-0,602	1,364	1,314	0,739	2,028
	p	0,152	0,278	0,193	0,161	0,552	0,185	0,201	0,466	0,054

Tabela 4.3- Resultados da análise de variância com medidas repetidas no tempo testando o padrão de produção de serapilheira total entre a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e a floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT ao longo de 24 meses de coletas. As florestas foram consideradas o fator entre casos e o tempo o fator dentro do caso. Os valores foram log-transformados para a análise.

	g.l.	F	P
Floresta	1	1,107	0,927
Tempo	23	85,37	<0,0001
Tempo*Floresta	23	13,54	<0,0001
Erro	58	-	-

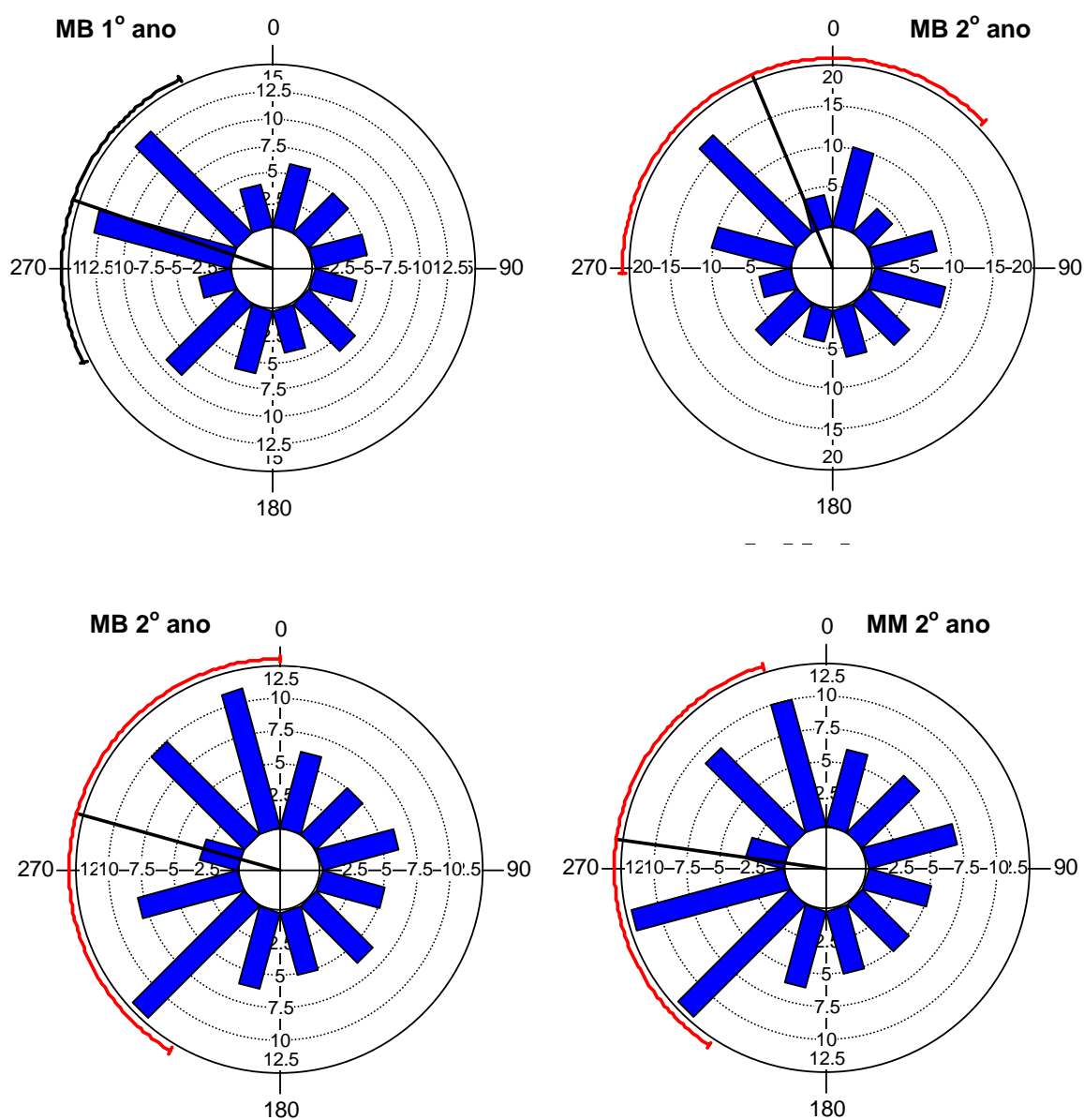


Figura 4.9- Resultados da análise circular para a distribuição da produção de mensal de serapilheira total na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT no primeiro e segundo ano.

O índice de sazonalidade (IS), obtido pela relação entre o período de maior e o de menor produção de serapilheira, revelou maior sazonalidade para a MM (1,9) em relação à MB (1,2), valores inferiores à média de outras florestas tropicais (Tabela 4.4).

Tabela 4.4- Índice de Sazonalidade (IS) em algumas florestas tropicais da América do Sul. Adaptado de Morelato (1992).

Região / tipo de floresta / localidade	IS	Referência
Centro-Oeste/ Transicional semidecídua pré-amazônica		
Monodominante de <i>B. rubescens</i> (MB)	1,2	Este estudo
Mista adjacente (MM)	1,9	Este estudo
Sudeste		
Secundária semidecídua/ SP	1,9	Meguro <i>et al.</i> 1979
Semidecídua/ Rio Claro/ SP	2,7	Pagano 1989
Semidecídua/ Anhembi/ SP	4,6	Cezar 1988
Semidecídua/ Jundiaí/ SP	5,0	Morelato (1992)
Semidecídua de altitude/ Jundiaí/ SP	4,0	Morelato (1992)
Amazônia		
Terra firme/ Belém	2,7	Dantas & Phillipson (1989)
Terra firme/ Pa	2,2	Silva & lobo (1982)
Terra firme/ Manaus	6,0	Franken <i>et al.</i> (1979)
Chuvosa de terras baixas/ Guiana Francesa	6,3	Puig & Delobelle (1988)
Floresta sobre solo podzol/ Venezuela	1,6	Jordan & Murphy (1978)
Floresta montana/ Venezuela	3,1	Fassbender & Grimm (1981)

A fração RF+R é segunda mais importante, respondendo por 20,6 e 24,2% da serapilheira total anual na MB e MM, respectivamente. Dada a pouca participação dos restos (R), mesmo excluindo estes e considerando apenas os ramos finos, esta fração foi a segunda mais importante, com 1,16 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹ na MB e 1,49 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹ na MM. A fração FFT é a terceira de maior produção, com 11,5% na MB e 10,8% na MM. A quarta fração mais produtiva é de FFB na MB e R na MM.

4.3.2- Concentração de nutrientes na serapilheira

Ao todo, foram avaliados os teores de seis nutrientes (N, P, K, Ca, Mg e Mn) em cinco frações, nas duas estações do ano e nas duas matas, perfazendo um total de 120 casos, 60 comparações entre matas e 60 comparações entre cada mata e estações. Este conjunto está detalhado na Tabela 4.6 através de um total de 240 valores sintetizados de forma a apresentar as avaliações mais importantes a serem consideradas neste estudo.

A ordem prevalecente na concentração dos nutrientes foi N>Ca>K>Mg>P>Mn, com algumas variações sazonais nas posições de Ca e K, em alguns casos, e P e Mn em outros. Considerando-se, por exemplo, somente a estação seca na serapilheira foliar

mista (FM), a ordem prevalecente nas concentrações foi ligeiramente alterada, com Mn apresentando concentrações superiores a P ($N > Ca > K > Mg > Mn > P$). O mesmo padrão de teores elevados de Mn foi observado nas FB em ambas as estações nas duas áreas e também nas FFM na MB e RF+R na MM. As variações na ordem prevalecente de $Ca > K$ foi invertida para $K > Ca$ nas FB na MB e nas FFM na MM ($N > K > Ca > Mg > P > Mn$), ambos durante a estação seca. Este padrão também foi verificado para MB nas frações FFB e RF+R nas duas estações e na MM para FFB durante a estação seca.

Os teores sazonais de alguns elementos, em determinadas frações, chamaram a atenção pelos valores elevados. A concentração de P na fração FFM da MB durante a estação chuvosa, por exemplo, foi quase quatro vezes maior que na seca (teste t pareado $p \leq 0,0001$). Na mesma fração, só que durante a estação seca, K atingiu concentração 3,4 vezes superior à da estação chuvosa (teste t pareado $p \leq 0,0001$). As concentrações de Mg e Mn na fração FM aumentaram significativamente na MB durante a estação seca em relação à chuvosa (teste t pareado $p \leq 0,05$), enquanto as demais se mantiveram constantes. Já as concentrações de N e P aumentaram significativamente durante a estação chuvosa na MM, enquanto as de Ca e Mn diminuíram (teste t pareado $p \leq 0,05$). Os maiores teores de N e P nas duas matas foram encontrados na fração FFM, e os maiores de Ca foram nos RF+R na MM, em ambas estações do ano. As FFB na MB apresentaram as mais altas concentrações de N e K e as mais baixas de Mn, todos durante a estação seca.

Na comparação entre as duas áreas, foram verificadas diferenças significativas nas concentrações de nutrientes nas FM nas duas estações, à exceção de K. Nas FB as diferenças maiores entre as áreas foram para Ca e Mg, este último apresentando quase o dobro da concentração na MM durante a seca, provavelmente refletindo as maiores quantidades do elemento no solo (Marimon 2005) e a maior capacidade de *B. rubescens* em absorvê-lo. O Ca apresentou concentrações significativamente maiores na MM nas duas frações foliares e nos RF+R nas duas estações do ano, ao contrário do Mn, que apresentou teores significativamente menores nesta mata em todas as frações, à exceção do período chuvoso para FM, FFM e RF+R. Esta mesma fração foi responsável por cerca de 20% de todo o Ca produzido anualmente em cada área, com teores cerca de 2,5 vezes maiores na MM do que na MB nas duas estações do ano, provavelmente também refletindo os maiores teores de Ca no solo da MM (Marimon 2005).

Na fração FFM, todos os nutrientes diferiram significativamente entre as áreas na estação seca, com quantidades menores de N, P, K e Mg na MB em relação à MM

(teste $t p \leq 0,05$). Já no período chuvoso, não foram verificadas diferenças significativas entre as áreas nas concentrações de qualquer elemento analisado. No caso de FFB, os elementos N, Ca Mg e Mn foram significativamente maiores na MB (teste $t p \leq 0,05$). Em geral, as concentrações de nutrientes na serapilheira variaram de forma aleatória, não diferindo entre matas na maioria das vezes. Por exemplo, das 60 comparações realizadas entre matas, a MB apresentou concentrações significativamente mais elevadas em 18 casos e a MM em 17.

Tabela 4.5- Concentração média de macronutrientes e manganês por estação do ano em cinco frações da serapilheira na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Estação chuvosa de outubro a março e seca de abril a setembro, período entre agosto/05 a julho/06. Desvio padrão entre parênteses (\pm DP) e demais valores são do teste t pareado.

Fração/ Estação	Mata	Concentração de Nutrientes					mg.kg ⁻¹
		mg.g ⁻¹	P	K	Ca	Mg	
Folhas mistas¹							
Seca	MB	15,41 (1,64)	0,52 (0,10)	4,70 (1,37)	5,86 (0,65)	2,14 (0,08)	695,60 (90,2)
	MM	12,50 (0,60)	0,30 (0,01)	3,28 (0,67)	7,78 (1,19)	2,94 (0,71)	372,12 (50,8)
	<i>t</i>	3,651	3,773	1,942	-2,805	-2,434	4,156
	<i>p</i>	0,022	0,020	0,124	0,049	0,072	0,014
Chuva	MB	17,02 (1,11)	0,60 (0,07)	2,60 (0,80)	4,90 (0,78)	1,68 (0,34)	292,10 (26,5)
	MM	14,28 (0,62)	0,56 (0,08)	2,64 (0,26)	6,20 (0,57)	2,46 (0,25)	239,05 (59,3)
	<i>t</i>	4,147	0,601	-0,111	-3,091	-4,712	1,615
	<i>p</i>	0,014	0,541	0,917	0,037	0,009	0,182
MB Sec x Chu	<i>t</i>	1,360	1,089	-2,31	-2,597	-3,060	-6,231
	<i>p</i>	0,246	0,338	0,082	0,06	0,038	0,003
MM Sec x Chu	<i>t</i>	3,226	6,5	-1,866	-3,044	-1,366	-5,004
	<i>p</i>	0,032	0,003	0,135	0,038	0,244	0,007
Folhas de Brosimum							
Seca	MB	15,10 (0,82)	0,30 (0,001)	5,92 (0,80)	4,36 (0,15)	1,80 (0,12)	402,60 (91,2)
	MM	14,60 (0,47)	0,30 (0,08)	4,26 (0,27)	6,04 (0,35)	3,42 (0,13)	498,00 (36,5)
	<i>t</i>	1,231	-2,138	4,761	-8,064	-17,676	-3,711
	<i>p</i>	0,286	0,099	0,009	0,001	<0,0001	0,041
Chuva	MB	14,04 (0,20)	0,42 (0,04)	3,12 (0,62)	4,38 (0,86)	1,94 (0,37)	696,21 (95,1)
	MM	15,30 (0,41)	0,36 (0,03)	3,38 (0,30)	6,20 (0,31)	3,04 (0,2)	456,42 (41,4)
	<i>t</i>	-6,207	0,706	-0,728	-4,055	-7,416	3,709
	<i>p</i>	0,053	0,432	0,507	0,015	0,002	0,021
MB Sec x Chu	<i>t</i>	-3,027	6	-10,738	0,046	0,713	4,183
	<i>p</i>	0,039	0,004	<0,0001	0,966	0,515	0,014
MM Sec x Chu	<i>t</i>	2,276	-10,156	-9,077	0,673	-3,919	-3,768
	<i>p</i>	0,085	0,001	0,001	0,538	0,057	0,52
Flores e Frutos mistos¹							
Seca	MB	15,68 (1,20)	0,31 (0,07)	4,92 (0,55)	4,96 (0,27)	2,06 (0,05)	631,81 (94,7)
	MM	19,50 (0,76)	1,26 (0,10)	13,60 (1,62)	4,12 (0,13)	3,06 (0,13)	245,60 (46,6)
	<i>t</i>	-4,378	-14,154	-11,038	6,136	-14,142	8,676
	<i>p</i>	0,012	<0,0001	<0,0001	0,004	<0,0001	0,001

Continua ...

Continuação		N	P	K	Ca	Mg	Mn
Chuva	MB	22,51 (4,73)	1,22 (0,11)	3,56 (0,55)	5,42 (1,13)	2,42 (0,11)	197,82 (26,6)
	MM	16,86 (2,91)	1,12 (0,31)	4,08 (0,67)	4,10 (0,25)	2,18 (0,16)	181,01 (12,4)
	<i>t</i>	2,232	1,001	-1,074	2,385	2,753	1,507
	<i>p</i>	0,089	0,740	0,343	0,076	0,051	0,206
MB Sec x Chu	<i>t</i>	3,641	12,520	-3,853	1,086	5,308	-10,056
	<i>p</i>	0,022	<0,0001	0,018	0,339	0,006	0,001
MM Sec x Chu	<i>t</i>	-1,779	-0,764	-17,181	-0,121	-8,629	-4,046
	<i>p</i>	0,150	0,488	<0,0001	0,910	0,001	0,016
Flores/frutos Brosimum							
Seca	MB	22,41 (2,19)	1,06 (0,15)	14,46 (0,9)	3,30 (0,14)	2,04 (0,05)	322,21 (40,3)
	MM	12,91 (1,84)	1,12 (0,21)	8,16 (0,52)	2,66 (0,15)	1,08 (0,13)	66,40 (12,4)
	<i>t</i>	2,232	1,001	-4,052	3,869	1,963	4,208
	<i>p</i>	0,009	0,740	0,143	0,046	0,021	0,002
Chuva	MB	12,02 (1,48)	0,70 (0,25)	3,18 (0,46)	3,04 (0,11)	2,22 (0,19)	74,01 (10,1)
	MM	-	-	-	-	-	-
	<i>t</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-
MB Sec x Chu	<i>t</i>	-7,734	-5,023	-9,658	-3,168	1,857	-12,126
	<i>p</i>	0,223	0,097	<0,0001	0,106	0,137	<0,0001
MM Sec x Chu	<i>t</i>	-	-	-	-	-	-
	<i>p</i>	-	-	-	-	-	-
Ramos finos e resto							
Seca	MB	21,50 (3,91)	1,16 (0,30)	12,44 (1,7)	3,60 (0,90)	2,30 (0,49)	269,60 (89,4)
	MM	11,92 (1,21)	0,44 (0,05)	3,64 (0,90)	8,70 (0,73)	2,64 (0,35)	540,60 (87,5)
	<i>t</i>	4,387	4,922	10,767	-8,135	-1,013	-5,557
	<i>p</i>	0,012	0,008	<0,0001	0,001	0,368	0,005
Chuva	MB	12,68 (1,89)	0,52 (0,04)	3,64 (1,18)	3,56 (1,47)	1,90 (0,35)	335,4
	MM	14,06 (0,78)	0,62 (0,08)	2,84 (0,51)	9,12 (2,41)	2,50 (0,3)	439,6
	<i>t</i>	-1,697	-1,826	1,089	-4,060	-7,171	-1,368
	<i>p</i>	0,165	0,142	0,338	0,015	0,002	0,243
MB Sec x Chu	<i>t</i>	-3,776	-4,824	-7,491	-0,045	-1,252	0,828
	<i>p</i>	0,020	0,008	0,002	0,966	0,279	0,454
MM Sec x Chu	<i>t</i>	2,969	4,811	-1,807	0,446	-1,055	-1,207
	<i>p</i>	0,041	0,009	0,145	0,678	0,351	0,294

4.3.3. Aporte de nutrientes

O aporte anual total de nutrientes na MM foi 245,82 kg.ha⁻¹.ano⁻¹ e na MB 201,49 kg.ha⁻¹.ano⁻¹. Por ordem de quantidade anual, os nutrientes apresentaram a seqüência N>K>Ca>Mg>P>Mn na MB e N>Ca>K>Mg>P>Mn na MM. O nutriente mais importante em quantidade anual nas duas matas foi N, que respondeu por 56,32% do total na MB, onde K foi o segundo em quantidade, com 17% do total de nutrientes. Na MM, a participação de N foi de 50,15% e a de Ca, o segundo elemento mais abundante na serapilheira, foi de 35,09%.

A fração foliar total foi responsável por cerca de 60% do total de nutrientes da serapilheira ao longo do ano nas duas matas. A segunda fração com mais nutrientes nas duas áreas foi RF+R, que respondeu por 24,14% do aporte total anual na MB e 27,98% na MM, chamando a atenção os altos teores de Ca nesta fração (Tabela 4.6).

Tabela 4.6- Produção percentual de biomassa (Bm) e aporte de nutrientes por fração da serapilheira em relação ao total produzido na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM). Por ordem, as primeiras frações (1, 2 e 3) são as mais importantes em quantidade e somam 100% do total. As demais (itálico) correspondem ao desdobramento das primeiras. A porcentagem de participação de cada fração no total de nutrientes produzido anualmente (N+P+K+Ca+Mg+Mn) está na última coluna (TN).

Fração da serapilheira	% do total da serapilheira								
	Mata	Bm	N	P	K	Ca	Mg	Mn	TN
Total foliar (1)	MB	67,9	36,03	0,79	10,45	11,13	4,66	1,16	64,22
	MM	65,1	28,98	0,84	6,82	14,73	6,05	0,69	58,11
Ramos finos e resto (2)	MB	20,6	13,72	0,33	4,57	3,65	1,59	0,28	24,14
	MM	24,2	13,85	0,26	2,99	8,63	1,80	0,45	27,98
Total de flores e frutos (3)	MB	11,5	6,58	0,24	1,99	1,51	0,75	0,14	11,21
	MM	10,7	7,31	0,46	3,13	1,73	0,98	0,08	13,69
<i>Folhas mistas</i>	<i>MB</i>	<i>29,0</i>	<i>16,13</i>	<i>0,50</i>	<i>4,33</i>	<i>5,11</i>	<i>2,03</i>	<i>0,49</i>	<i>28,59</i>
	<i>MM</i>	<i>63,2</i>	<i>28,36</i>	<i>0,83</i>	<i>6,72</i>	<i>14,58</i>	<i>5,96</i>	<i>0,68</i>	<i>57,13</i>
<i>Folhas de Brosimum</i>	<i>MB</i>	<i>38,9</i>	<i>19,90</i>	<i>0,29</i>	<i>6,12</i>	<i>6,02</i>	<i>2,63</i>	<i>0,68</i>	<i>35,64</i>
	<i>MM</i>	<i>1,9</i>	<i>0,62</i>	<i>0,00</i>	<i>0,10</i>	<i>0,16</i>	<i>0,08</i>	<i>0,02</i>	<i>0,98</i>
<i>Flores e frutos mistos</i>	<i>MB</i>	<i>5,5</i>	<i>4,61</i>	<i>0,21</i>	<i>1,10</i>	<i>1,17</i>	<i>0,52</i>	<i>0,08</i>	<i>7,69</i>
	<i>MM</i>	<i>10,5</i>	<i>7,18</i>	<i>0,46</i>	<i>3,05</i>	<i>1,71</i>	<i>0,96</i>	<i>0,08</i>	<i>13,44</i>
<i>Flores e frutos de Brosimum</i>	<i>MB</i>	<i>5,9</i>	<i>1,97</i>	<i>0,03</i>	<i>0,89</i>	<i>0,34</i>	<i>0,23</i>	<i>0,02</i>	<i>3,48</i>
	<i>MM</i>	<i>0,4</i>	<i>0,11</i>	<i>0,01</i>	<i>0,07</i>	<i>0,02</i>	<i>0,01</i>	<i>0,54</i>	<i>0,76</i>
TOTAL (1+2+3)	MB	100	56,33	1,85	17,00	16,28	7,00	1,54	100
	MM	100	50,15	1,78	12,94	25,10	8,82	1,21	100

Cálculos de % de nutrientes baseados no total de nutrientes produzido por ano em kg.ha⁻¹: MB=201,49 e MM=245,82

Na comparação entre as matas, o aporte anual de todos os nutrientes analisados diferiu significativamente para as frações FM e FB (teste t $p \leq 0,05$) (Tabela 4.7). Contudo, quando se avalia a produção de nutrientes da fração foliar total (FT), que é a soma de FM e FB, a diferença entre as áreas desaparece para todos os elementos. O mesmo padrão foi observado para FFB e FFM, que diferem significativamente entre as áreas em quase todos os nutrientes em cada fração (teste t $p \leq 0,05$, exceto Mn em FFM), mas ao ser realizado o teste t pareado para a soma das duas frações (FFT) as diferenças significativas entre as áreas deixam de existir para esses elementos (teste t $p \leq 0,05$). O mesmo se repete em relação à soma de todas as frações, onde as diferenças verificadas por fração individualmente deixam de ser significativas na serapilheira total. Somente o Ca continua diferindo entre as áreas no total de serapilheira.

Tabela 4.7- Aporte de nutrientes por estação do ano e total anual na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são a média bimestral de amostras compostas de seis tempos a cada cinco coletores por mata entre agosto de 2005 a julho de 2006. Teste t pareado na comparação entre as matas no período anual (ns = não significativo; s = significativo; $p \leq 0,05$).

Fração / Período	Mata	Aporte de nutrientes (kg.ha ⁻¹)					
		N	P	K	Ca	Mg	Mn
Folhas mistas¹							
Seco	MB	22,65	0,66	6,55	7,64	2,95	0,790
	MM	51,20	1,34	12,71	28,32	11,45	1,321
Chuvoso	MB	9,85	0,36	2,17	2,66	1,15	0,192
	MM	18,50	0,71	3,82	7,5	3,20	0,341
Anual	MB	32,50	1,01	8,72	10,3	4,10	0,978
	MM	69,71	2,05	16,53	35,83	14,66	1,660
Teste t (anual)		s	s	s	s	s	ns
Folhas de <i>Brosimum</i>							
Seco	MB	26,78	0,58	8,88	7,24	3,29	0,722
	MM	1,01	0,01	0,11	0,17	0,09	0,011
Chuvoso	MB	13,33	0,38	3,45	4,88	2,01	0,650
	MM	0,52	0,01	0,13	0,22	0,11	0,021
Anual	MB	40,10	0,58	12,33	12,12	5,29	1,372
	MM	1,53	0,01	0,24	0,39	0,20	0,038
Teste t (anual)		s	s	s	s	s	s
Folhas totais							
Seco	MB	49,43	1,24	15,43	14,88	6,24	1,512
	MM	52,21	1,35	12,82	28,49	11,54	1,333
Chuvoso	MB	23,18	0,74	5,62	7,54	3,15	0,841
	MM	19,02	0,72	3,95	7,72	3,31	0,362
Anual	MB	72,60	1,59	21,05	22,42	9,39	2,347
	MM	71,24	2,06	16,77	36,22	14,86	1,690
Teste t (anual)		ns	ns	ns	ns	ns	ns
Flores e Frutos mistos¹							
Seco	MB	2,67	0,06	0,96	0,71	0,32	0,090
	MM	7,57	0,45	4,55	1,45	1,07	0,071
Chuvoso	MB	6,62	0,36	1,26	1,64	0,72	0,072
	MM	10,08	0,69	2,95	2,76	1,30	0,110
Anual	MB	9,29	0,42	2,22	2,35	1,04	0,164
	MM	17,65	1,14	7,5	4,21	2,37	0,188
Teste t (anual)		s	s	s	s	s	ns
Flores/frutos <i>Brosimum</i>							
Seco	MB	1,26	0,06	0,54	0,19	0,13	0,021
	MM	0,26	0,03	0,16	0,05	0,03	1,328
Chuvoso	MB	2,69	0,19	1,25	0,50	0,35	0,020
	MM	-	-	-	-	-	-
Anual	MB	3,96	0,06	1,79	0,69	0,47	0,040
	MM	0,26	0,03	0,16	0,05	0,03	1,328
Teste t (anual)		s	s	s	s	s	s
Flores e frutos total							
Seco	MB	3,93	0,12	1,5	0,90	0,45	0,111
	MM	7,57	0,45	4,55	1,45	1,07	0,071
Chuvoso	MB	9,31	0,55	2,51	2,14	1,07	0,092
	MM	10,40	0,72	3,14	2,80	1,33	0,110
Anual	MB	13,25	0,48	4,01	3,04	1,51	0,291
	MM	17,97	1,14	7,69	4,25	2,40	0,188
Teste t (anual)		ns	ns	ns	ns	ns	ns

Continua...

Continuação		N	P	K	Ca	Mg	Mn
Ramos finos e resto							
Seco	MB	16,34	0,67	6,96	3,48	1,76	0,27
	MM	22,21	0,65	5,15	14,32	2,38	0,75
Chuvoso	MB	11,30	0,41	2,23	3,88	1,45	0,29
	MM	11,85	0,49	2,19	6,91	2,05	0,34
Anual	MB	27,64	0,67	9,20	7,36	3,21	0,56
	MM	34,05	0,65	7,34	21,22	4,43	1,10
Teste t (anual)		ns	ns	ns	s	ns	s
Todas frações							
Seco	MB	69,69	2,03	23,88	19,25	8,44	1,88
	MM	82,00	2,46	22,52	44,26	15,00	2,16
Chuvoso	MB	43,79	1,70	10,37	13,56	5,67	1,22
	MM	41,28	1,93	9,29	17,43	6,69	0,81
Anual	MB	113,49	3,73	34,25	32,81	14,11	3,10
	MM	123,28	4,39	31,80	61,69	21,69	2,97
Teste t (anual)		ns	ns	ns	s	ns	ns

Na fração RF+R, que responde por 24,4 e 27,6% do total de biomassa na MB e MM, respectivamente, Ca e Mn diferem estatisticamente entre as áreas, mas no total anual da serapilheira (soma das frações), apenas Ca mantém diferença significativa entre as áreas, sendo que o aporte deste elemento na MM é quase o dobro em relação a MB (teste t $p \leq 0,001$). Surpreendentemente, Mn não diferiu entre as áreas, o que contraria nossa hipótese.

No teste de correlação de Spearman foi confirmado o padrão anual muito semelhante de retorno de nutrientes via queda de serapilheira em ambas as áreas. Nas duas mais importantes frações e no total anual, as duas matas apresentaram alta correlação para todos os nutrientes na fração foliar total (FM+FB) e no total anual das frações ($r_s > 0,82$, $p \leq 0,05$) (Tabela 4.8).

Apesar da fração FM na MB apresentar quantidade grande de folhas de *Brosimum* na sua composição, o aporte anual de nutrientes segue padrão muito semelhante nas duas áreas, com o mesmo pico de produção de N, P, K, Ca, Mg e Mn em agosto (Figura 4.10). Já as FB apresentam padrões distintos entre áreas, uma vez que a participação desta fração na MM é irrisória e existe forte tendência de aumento constante nas quantidades de N, P, K, Ca, Mg e Mn de fevereiro até outubro (Figura 4.11), o que não se observa nas FM, predominantes na MM.

Tabela 4.8- Coeficiente de correlação de Spearman (r_s) comparando as médias mensais de retorno de nutrientes entre a floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e a floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.

Fração da serapilheira		Nutrientes					
		N	P	K	Ca	Mg	Mn
Total foliar	r_s	1,000	0,892	0,964	0,892	1,000	1,000
	t	-	4,433	8,143	4,431	-	-
	p	-	<0,001	<0,001	0,007	-	-
Total flores e frutos	r_s	0,857	0,678	0,607	0,857	0,750	0,714
	t	3,721	2,065	1,708	3,721	2,535	2,282
	p	0,013	0,093	0,148	0,014	0,052	0,071
Total das frações	r_s	0,821	0,857	0,928	0,857	0,821	0,928
	t	3,220	3,721	5,540	3,721	3,220	5,594
	p	0,023	0,014	0,002	0,014	0,023	0,002

As mesmas semelhanças entre as áreas são observadas na produção anual de nutrientes nas frações flores e frutos mistos (FFM), com forte pico em fevereiro seguido de forte decréscimo em abril, datas em que as duas áreas apresentam produções praticamente idênticas de todos os nutrientes (Figura 4.12). A partir de abril, o retorno de nutrientes nesta fração aumentou até agosto em proporção bem maior na MM, revelando diferenças provavelmente na frutificação das espécies dominantes na MM em contraste com o período de frutificação de *B. rubescens* na MB.

Na fração FFB, as duas matas se comportaram de forma semelhante, o que já era esperado (Figura 4.13). Todos os nutrientes apresentaram padrão semelhante de retorno ao longo do ano, com picos de produção marcantes desta fração nos meses de outubro e novembro e produção praticamente nula entre abril e agosto, revelando a forte sazonalidade de frutificação de *B. rubescens*. Na fração ramos finos e restos (RF+R), nenhum nutriente diferiu no padrão anual de retorno entre as áreas, com pico de produção em junho (Figura 4.14). Uma exceção neste caso é o Ca, que na MB não apresentou qualquer pico evidente de retorno. A MM apresentou uma tendência de maior retorno de N entre agosto e outubro nesta fração e de Ca, Mg e Mn durante o ano.

Apesar da MM apresentar tendência geral de maior retorno de nutrientes ao longo do ano em quase todas as frações (exceto FB) e na serapilheira total em relação à MB, fica evidente o padrão semelhante para todos os nutrientes entre ambas as matas. É possível observar este padrão nitidamente na serapilheira total, especialmente para K e P (Figura 4.15).

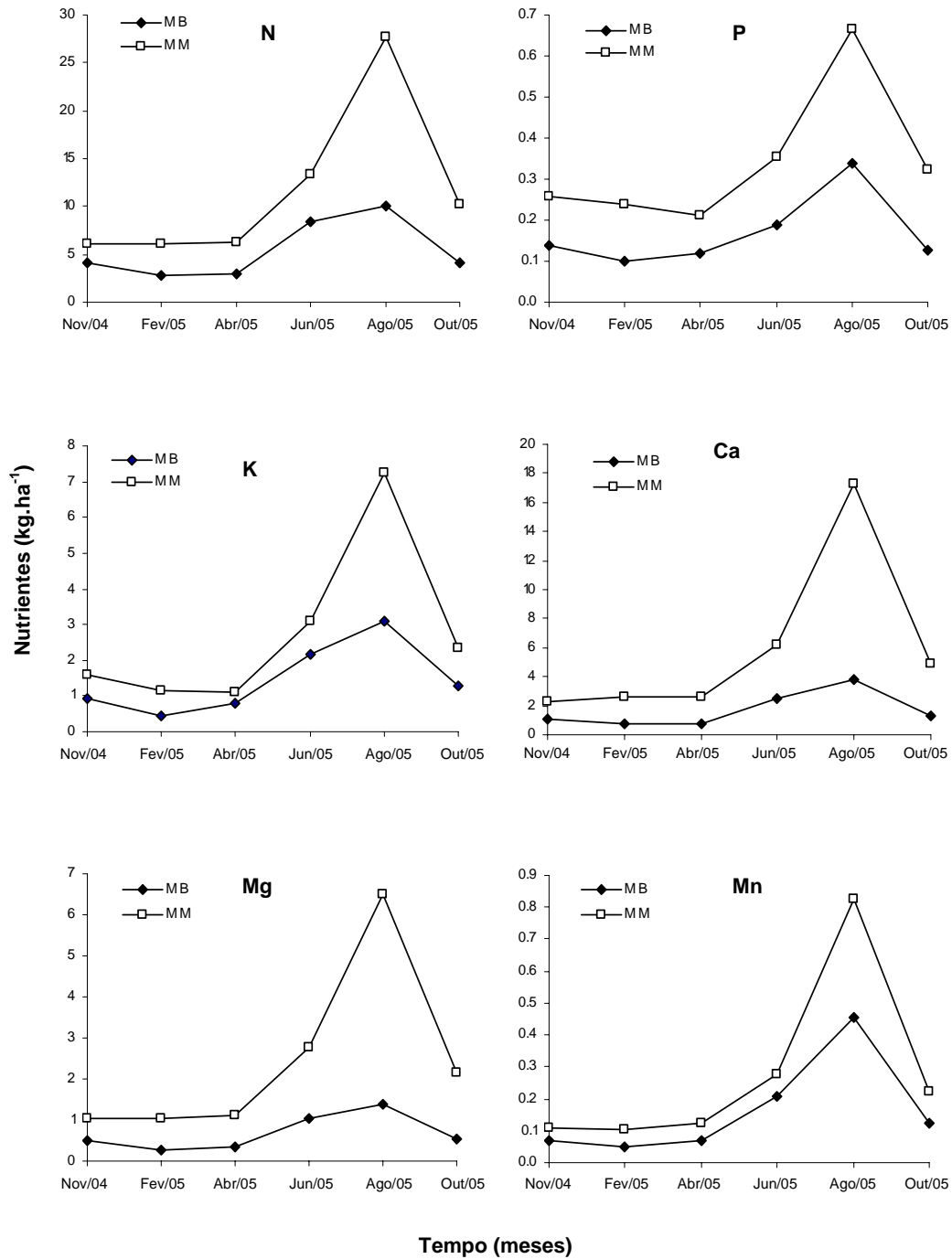


Figura 4.10- Aporte anual de nutrientes da fração folhas mistas (FM) na serapilheira da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

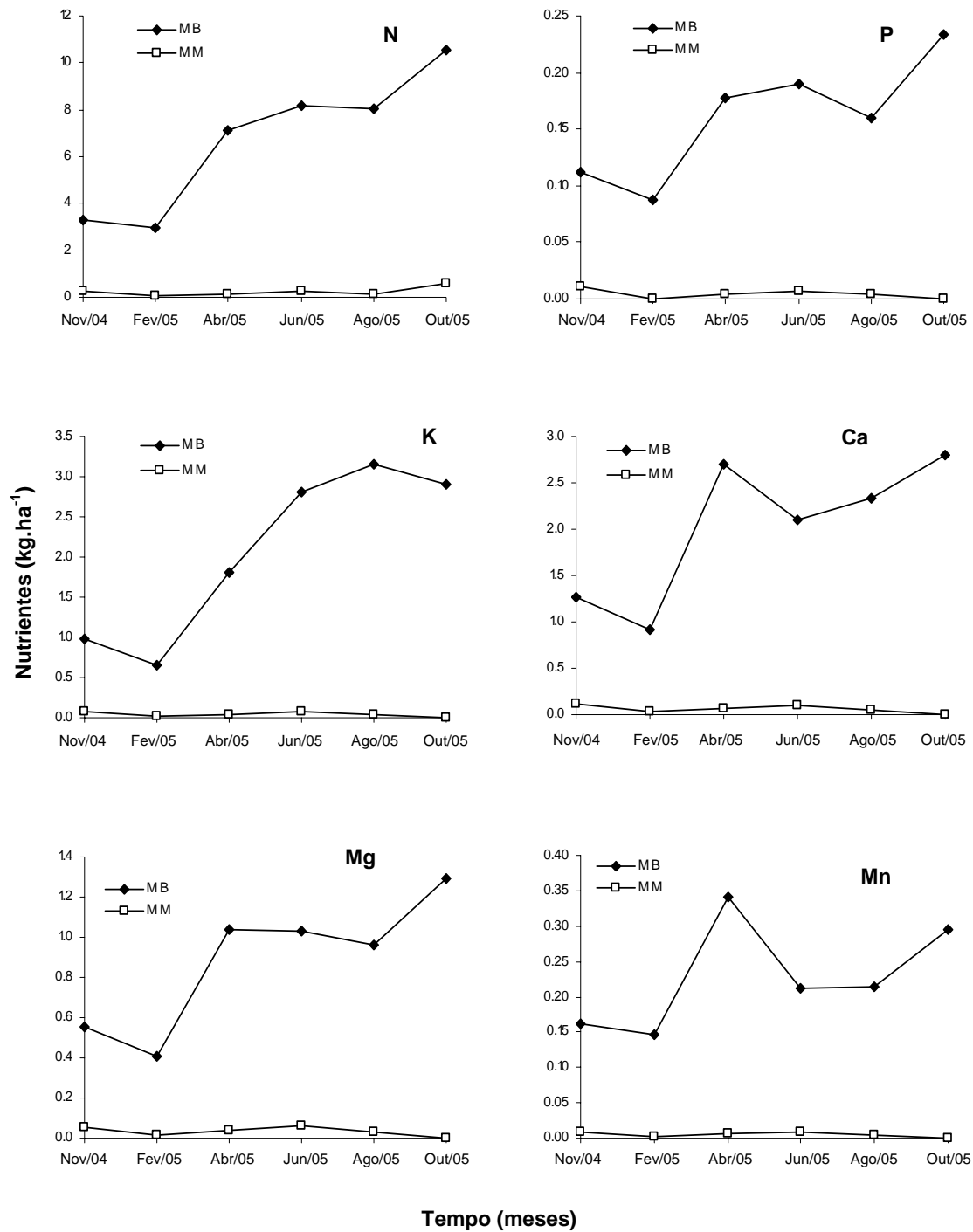


Figura 4.11- Retorno anual de nutrientes da fração folhas de *Brosimum* (FB) na serapilheira da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

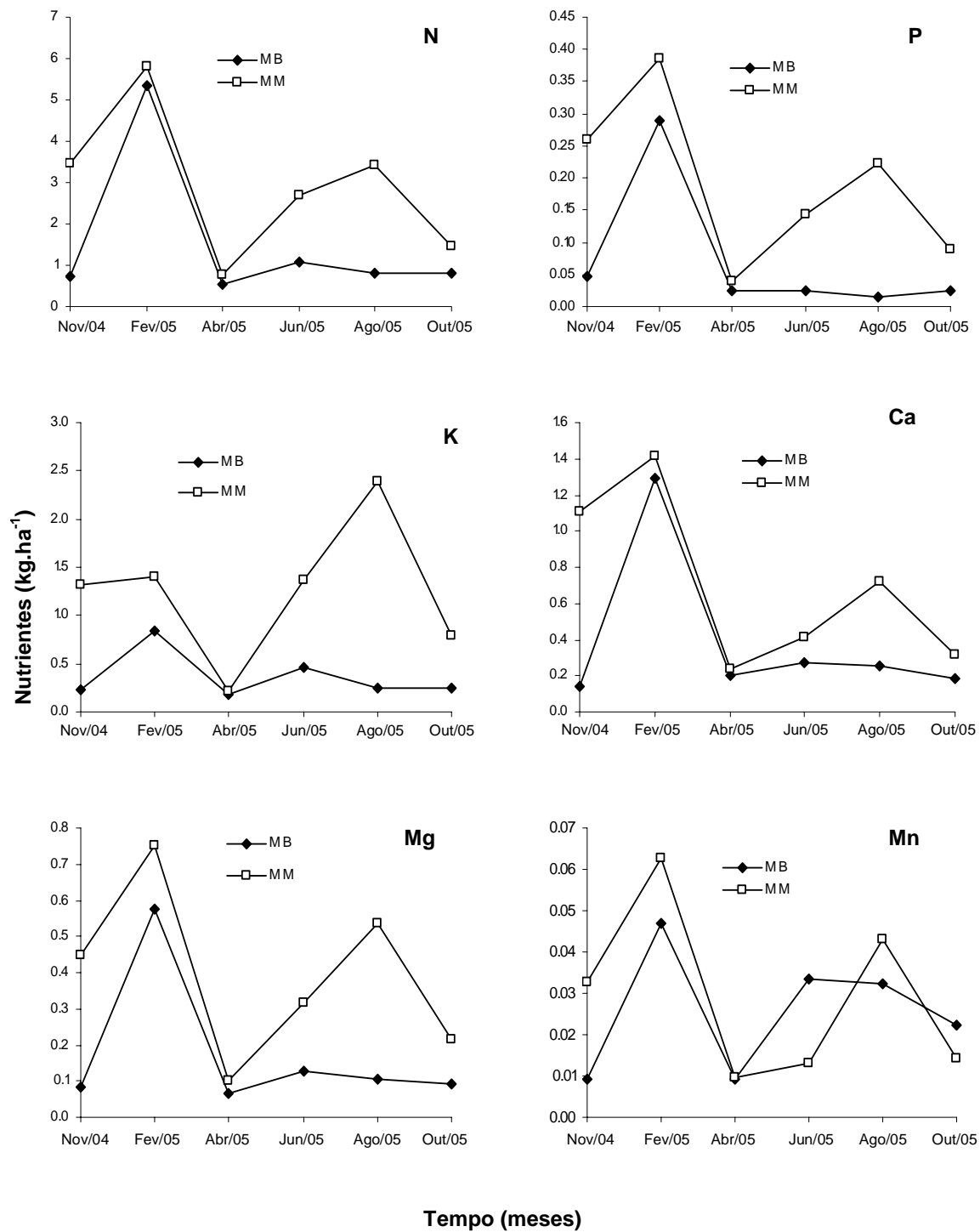


Figura 4.12- Retorno anual de nutrientes da fração flores e frutos mistos sem *Brosimum* (FFM) na serapilheira da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

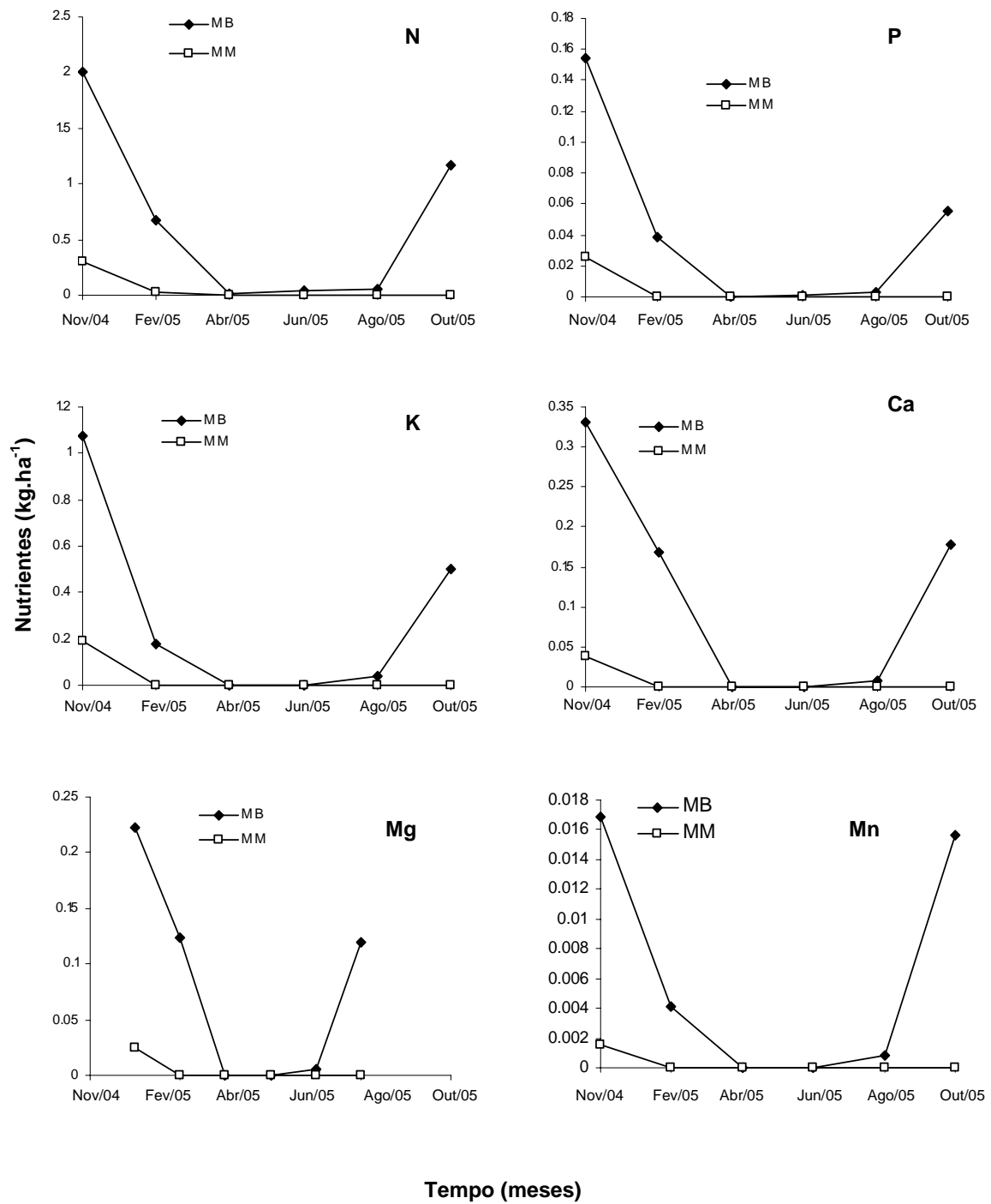


Figura 4.13- Retorno anual de nutrientes da fração flores e frutos de *Brosimum* (FFB) na serapilheira da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

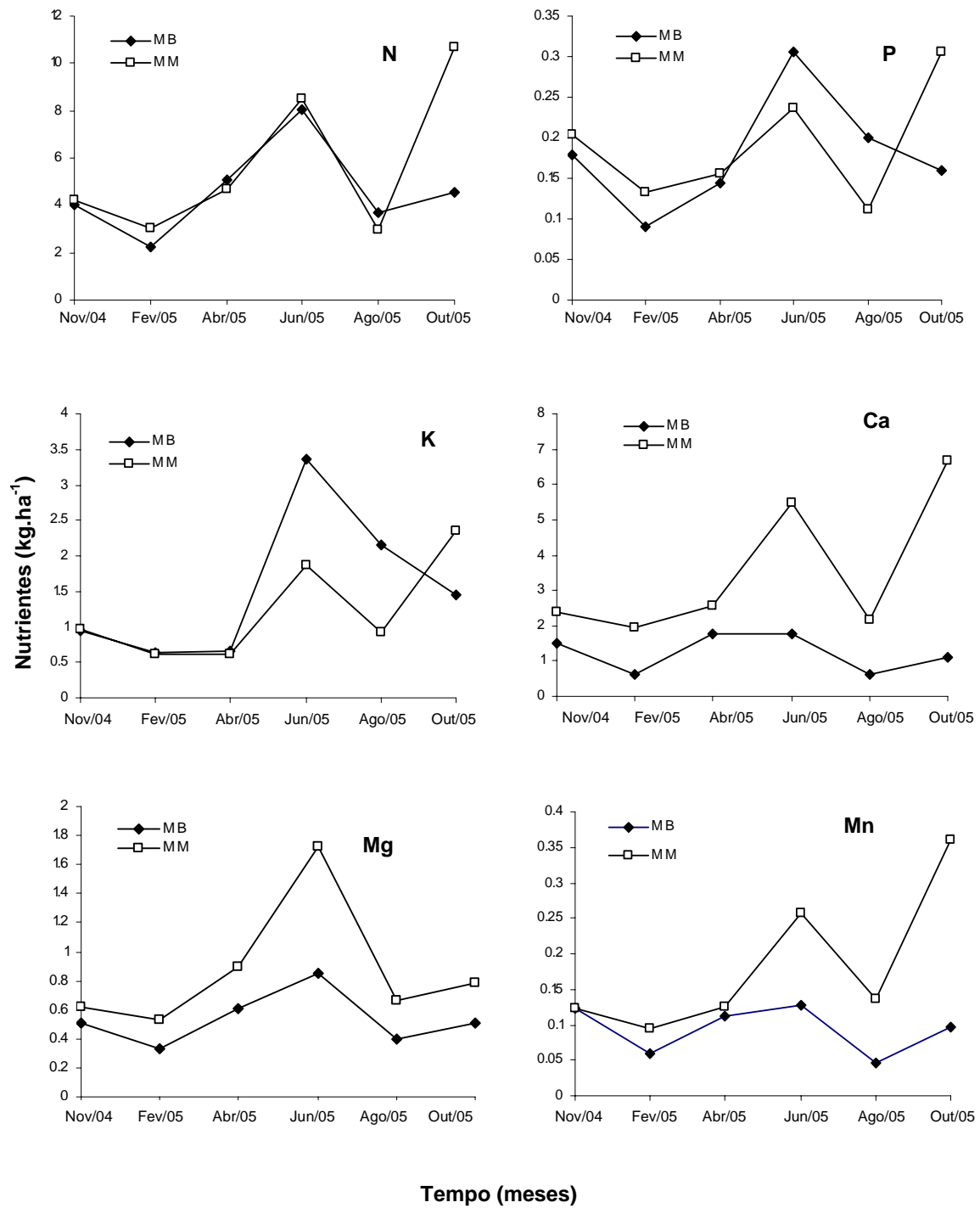


Figura 4.14- Retorno anual de nutrientes da fração ramos finos (< 2cm de diâmetro) e restos (RF+R) na serapilheira da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

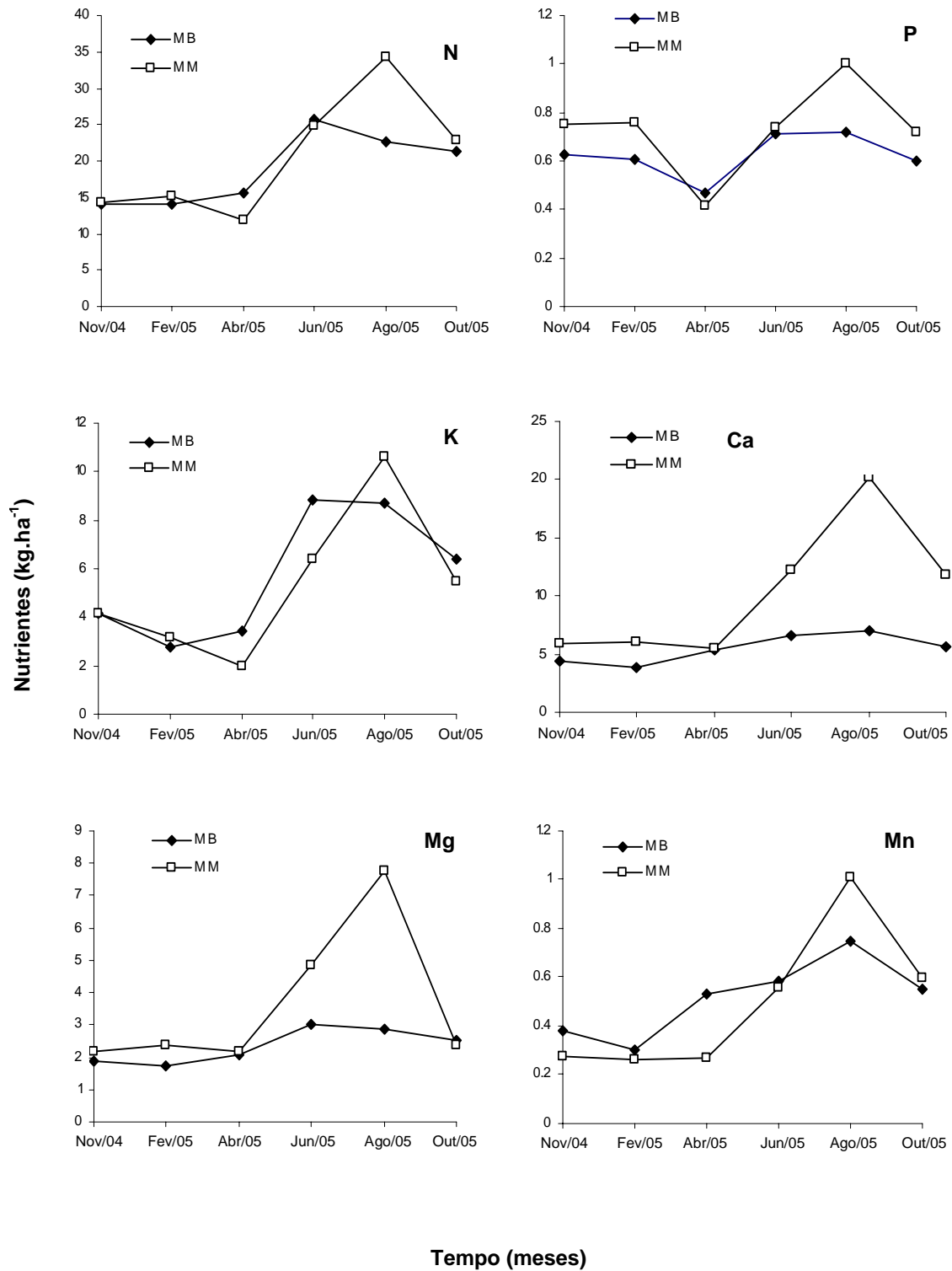


Figura 4.15- Retorno anual de nutrientes na serapilheira total da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT, Período entre novembro de 2004 e novembro de 2005.

4.4. DISCUSSÃO

4.4.1 Considerações gerais

No início deste capítulo, propusemos que a dominância excessiva em uma comunidade por parte de uma só espécie estaria sendo prevenida por condições do meio ambiente que atenuam os efeitos da exclusão competitiva, conforme sugeriu Tilman (1982). Dentre essas condições, a limitação de nutrientes seria uma das principais, de acordo com o que concluiu Taylor *et al.* (1990). Esse mecanismo funcionaria com base na grande diversidade de grupos funcionais de espécies, que resulta em maior estabilidade do ecossistema a partir de combinações específicas desses grupos funcionais (Hooper & Vitousek 1997; Tilman *et al.* 1997). Pelos resultados dos estudos de campo de Hooper & Vitousek (1997), a melhor combinação resulta em um conjunto de espécies com acesso a uma proporção maior de nutrientes no solo, o que promove maior estabilidade da produção primária.

Sugerimos, então, que a ocorrência de florestas tropicais de diversidade arbórea muito baixa e alta dominância de uma só espécie, como as monodominantes, teriam rompido com os mecanismos que previnem a dominância excessiva, violando o equilíbrio do ecossistema e trazendo conseqüências no ciclo biogeoquímico, com possível comprometimento de sua própria manutenção. Nesse caso, a monodominância resultaria na excessiva participação das características da espécie monodominante em funções do ecossistema, como produção de biomassa e nutrientes da serapilheira, conforme discutido a seguir.

4.4.2 Produção de serapilheira

4.4.2.1- Serapilheira total, frações foliares e sazonalidade

A quantidade de serapilheira total anual produzida nas duas áreas é semelhante à de muitas florestas tropicais do Sudeste, Centro-Oeste e Amazônia no Brasil (Tabela 4.9 e 4.9). Perez *et al.* (1983) encontrou produção de $7,8 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$ de serapilheira total em um cerradão no DF e Parrón (2004) entre $6,1$ a $7,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$ em três comunidades de mata de galeria também no DF, ambos em altitudes em torno de 1.000 m. Valores variando de $6,9$ a $9,9 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$ foram reportados para a Amazônia

brasileira em floresta de terra firme primária (Klinge & Rodrigues 1968; Mesquita *et al.* 1998), floresta de vale (Luizão 1989) em Manaus e florestas monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá (Villela & Proctor 1999), entre outras, além de floresta de terra firme na Amazônia venezuelana (Cuevas & Medina 1986) (Tabelas 4.8 e 4.9).

A quantidade de serapilheira foliar total ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) nas duas matas foi semelhante à faixa de variação verificada em algumas florestas brasileiras (Tabela 4.10). A quantidade desta fração em relação ao total anual de serapilheira (% do total) é também semelhante à média das florestas tropicais sugerida por alguns autores (Meentmeyer 1982: 70%; Bray & Gorhan 1964: 62,4%; O'Neil & De Angelis 1980: 71%). A participação da fração folhas mistas de diversas florestas listadas nas tabelas 4.8 e 4.9 variou de um mínimo de 62,5% em São Paulo até um máximo de 85,71 na Índia. No Brasil, na região Centro-Oeste, os valores de produção desta fração em três comunidades de mata de galeria e um cerradão distrófico variou de 4,3 a 5,9 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (Perez *et al.* 1983; Parrón 2004), valores muito próximos aos encontrados no presente estudo (MB: 5,0 e MM: 5,2 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$). De um total de 15 formações florestais do Sudeste brasileiro (Tabela 4.9), 12 apresentaram produção de serapilheira foliar entre 3,6 e 6,7 $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ e apenas três acima destes valores, o que indica a predominância de uma faixa de variação semelhante à do presente estudo. O mesmo foi verificado para florestas na Amazônia (Tabela 4.10), onde a produção foliar é ainda mais próxima dos nossos resultados, o que é consistente com a maior similaridade florística e estrutural das matas de transição do Leste de Mato-grossense.

As duas matas do presente estudo apresentaram padrão similar quanto a produção total de serapilheira em cada ano (análise circular, qui-quadrado $p \leq 0,05$), mas com diferenças sazonais (teste-t pareado $p \leq 0,05$). A MM apresentou um pico no final da estação seca, provavelmente refletindo o caráter decíduo de algumas de suas espécies mais importantes. Já em relação às florestas da Ilha de Maracá-RR estudadas por Villela & Proctor (2002), foi a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* que apresentou maior sazonalidade, fato provocado pelo caráter decíduo desta espécie, levando os autores a concluírem que a deciduidade foi a maior via pela qual a composição, dominância e riqueza de espécies poderiam afetar o ciclo de nutrientes via produção de serapilheira. Situação semelhante também foi encontrada por Torti *et al.* (2001) na África, onde *Gilbertiodendron dewevreii* foi determinante na sazonalidade de uma floresta em que é monodominante.

Tabela 4.10- Produção de serapilheira, concentração de nutrientes na *serapilheira foliar* e retorno na *total* em algumas florestas tropicais.

Região/ Tipo florestal	Precipitação média (mm)	Produção de serapilheira			Concentração (serapilheira foliar) (mg.g ⁻¹)					Retorno (serapilheira total) (kg.ha ⁻¹ .ano ⁻¹)					Referência
		Total	Foliar	% foliar	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg	
Brasil-Centro-Oeste															
Nova Xavantina/ MB*	1.700	7,41	5,0	67,88	14,4	0,32	4,2	4,5	1,9	72,6	1,59	21,05	22,42	9,39	Este estudo
MM*	1.700	7,94	5,2	65,11	13,8	0,40	3,2	7,0	2,9	71,2	2,06	16,77	36,22	14,86	Este estudo
Brasília/ cerradão	1.600	7,8	5,9	76,77	8,2	0,60	1,6	3,4	1,4	48,4	3,54	9,4	20,06	8,26	Perez <i>et al.</i> (1983)
Brasília/ galeria-solo úmido	1.600	6,1	4,3	70,49	10,8	0,46	2,7	5,4	2,9	36,7	1,46	8,9	18,3	9,7	Parrón (2004)
galeria-solo intermediário	1.600	7,2	4,8	66,67	11,6	0,52	3,3	6,4	3,0	42,3	1,89	11,5	25,9	12,1	Parrón (2004)
galeria-solo seco	1.600	7,0	5,2	74,29	10,4	0,43	3,7	7,6	3,9	42,2	1,61	15,6	29,8	16,5	Parrón (2004)
Brasil-Amazônia															
Manaus/															
terra firme primária	2.433	6,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Mesquita <i>et al.</i> (1998)
terra firme secundária	2.433	10,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Mesquita <i>et al.</i> (1998)
terra firme	1.530	7,3	5,6	76,71	15,0	0,30	1,8	2,2	1,8	106,0	2,10	12,7	18,3	12,6	Klinge & Rodrigues (1968)
ciliar	1.800	6,4	4,1	64,06	13,0	0,28	2,6	3,5	0,2	73,8	1,40	21,1	20,5	1,1	Franken <i>et al.</i> (1979)
platô	2.150	8,2	5,4	65,85	18,0	0,20	1,5	3,8	1,8	151,0	3,10	15,0	36,7	13,8	Luizão (1989)
Vale	2.150	7,4	4,7	63,51	14,0	0,30	3	7,7	2,1	109,0	3,70	22,2	58,2	14,0	Luizão (1989)
Ilha de Maracá/ terra firme															
rica em <i>Peltogyne</i>	1.840	7,9	5,5	69,62	10,0	0,42	6,6	9,3	4,2	86,1	3,90	49,2	75,4	28,1	Villela & Proctor (1999)
pobre em <i>Peltogyne</i>	1.840	9,1	6,0	65,93	10,0	0,39	7,2	7,3	3,2	98,0	4,20	54,2	61,9	23,2	Villela & Proctor (1999)
sem <i>Peltogyne</i>	1.840	8,6	6,0	69,77	10,0	0,34	5,4	5,7	1,8	90,2	3,60	47,3	52,6	15,6	Villela & Proctor (1999)
sem <i>Peltogyne</i>	1.820	9,3	6,3	67,74	13,0	0,58	4,7	7,4	2,7	118,0	6,70	48,5	63,7	23,8	Scott <i>et al.</i> (1992)
Belém/ terra firme	2.300	9,9	8,0	80,81	17,0	0,41	1,7	3,1	2,8	157,0	4,10	17,0	32,8	26,8	Klinge (1977)
Belém/ terra firme	2.300	8,0	-	-	-	-	-	-	-	115,0	3,60	28,5	114,0	15,9	Dantas & Phillipson (1989)
Austrália/															
chuvosa de terras altas	2.630	-	-	-	10,0	0,30	4,3	9,7	2,8	-	-	-	-	-	Herborn & Congdon (1998)
Índia/															
úmida decídua	1.900	11,6	8,4	72,41	12,0	0,70	7,2	21,5	5,5	100,8	5,88	60,5	180,6	46,2	Swamy & Proctor (1994)
chuvosa	5.000	4,2	3,6	85,71	15,0	3,20	2,7	11,2	4,5	54,0	11,52	9,7	40,3	16,2	Rai & Proctor (1986)
Guatemala/															
chuvosa secundária	2.000	10,0	-	-	14,0	0,70	2,4	21,2	3,5	-	-	-	-	-	Ewel (1976)
chuvosa madura	2.000	9,0	-	-	19,0	0,60	2,2	9,8	7,1	-	-	-	-	-	Ewel (1976)
Venezuela/ terra firme															
	3.565	7,6	-	-	16,0	0,30	2,4	1,7	0,7	-	-	-	-	-	Cuevas & Medina (1986)

*Concentração de nutrientes na fração Folhas Totais (Folhas Mistas + Folhas de *Brosimum*)

No presente estudo, *Brosimum rubescens* atuou de forma inversa à de *Gilbertiodendron* e *Peltogyne*, atenuando a tendência decídua apresentada pela MM. Dessa forma, a principal via com que *Brosimum* poderia afetar a ciclagem de nutrientes nas etapas de produção de serapilheira é o contrário do ocorrido em outras florestas como nas monodominantes de *Peltogyne* e de *Gilbertiodendron*. Infelizmente, ainda não existem trabalhos com fenologia das matas de transição pré-amazônicas do Leste Mato-grossense para que mais análises e conclusões pudessem ser feitas a partir da avaliação de outros aspectos fenológicos ligados à MB no presente estudo.

A produção de serapilheira está relacionada com a origem fitogeográfica das espécies arbóreas, uma vez que a fração foliar é o maior componente da serapilheira e sua queda depende da combinação de fatores que provocam abscisão foliar, incluindo fatores genéticos (Willians-Linera & Tolome 1996). Tudo indica que *Brosimum rubescens* é originária da Amazônia, provavelmente na própria faixa de floresta transicional, região dominada por solos distróficos. Segundo Jordan & Herrera (1981) e Vitousek & Sanford (1986), as espécies de ambientes distróficos tendem a reter suas folhas ao máximo, em contraste com as de ambientes mesotróficos ou eutróficos, onde as florestas são fortemente decíduas durante a seca. Este fato é comum em matas calcáreas próximas à área do presente estudo, onde a maior parte das espécies perde suas folhas (Marimon-Júnior & Marimon, dados não publicados). Jordan & Herrera (1981) qualificaram a baixa deciduidade como parte fundamental do que os autores chamaram de estratégia oligotrófica, um conjunto de grupos funcionais que inclui retranslocação, eficiência de uso dos nutrientes (EUN) e longevidade foliar, dentre outros. Estas características típicas de espécies oligotróficas são marcantes em *Brosimum rubescens*, incluindo alta EUN (Capítulo 5, presente estudo), o caráter bastante perenifólio e longevidade foliar muito acentuada.

É importante notar que *Peltogyne gracilipes*, apesar de apresentar sazonalidade marcante na queda de serapilheira na Ilha de Maracá, não tem sua monodominância associada a um padrão atípico de produção de serapilheira quando se considera uma escala anual de tempo. Segundo Villela & Proctor (1999), este fato também é observado em outras florestas monodominantes, como ocorre no presente estudo, onde as quantidades de serapilheira foliar e total não diferem entre as matas em termos anuais. Mesmo que *Brosimum* pertença à um grupo funcional com características distintas da maioria das espécies de maior índice de valor de importância (IVI) das matas de

transição pré-amazônicas, essa possível diferença funcional não é suficiente para influenciar no padrão anual de produção de serapilheira, como era esperado.

A falta de sazonalidade da MB poderia favorecer a espécie monodominante por um motivo fisiológico ligado à fenologia. As espécies não sazonais mantêm maior constância fisiológica ao longo do ano (Larcher 1986) e não precisam repor suas folhas de uma só vez. Isto as torna menos dependente de um pulso de liberação de nutrientes que atenda ao aumento momentâneo da demanda na hora de repor as folhas perdidas. Esta possível vantagem competitiva de *Brosimum* pode acontecer mesmo em relação às espécies que utilizam as próprias reservas de nutrientes (e.g. Franco 2005), porque precisarão repor estas reservas em um momento seguinte, favorecendo-se dos pulsos sazonais de nutrientes. Como estes pulsos são menores na MB, ou mesmo inexistentes no caso de Ca e Mg, as plantas decíduas podem estar em desvantagem competitiva em relação ao *Brosimum*.

Em relação ao regime de chuvas, os testes de correlação de Spearman e as análises de regressão mostraram não haver relação significativa entre precipitação pluviométrica e queda da serapilheira. O que explicaria, então, o pico de produção de serapilheira foliar e total durante a estação seca? O que determina a queda de serapilheira de uma floresta é o caráter fenológico de suas principais espécies (Willians-Linera & Tolome 1996) e este não é moldado somente pela disponibilidade superficial de água na seca (Cezar 1993; Oliveira 1997), mas também por outros fatores como foto e termo-período (Coutinho 1976; Jordan 1985) e disponibilidade de nutrientes (Morelato 1992), também sazonais. Portanto, outros fatores abióticos ligados à fenologia das espécies devem estar atuando no lugar da precipitação pluviométrica. Em um cerradão de São Paulo, Cianciaruso *et al.* (2006) também não encontraram correlação significativa para produção de serapilheira e precipitação, mas sim para umidade do ar e temperatura média. Da mesma forma, Martins & Rodrigues (1999) verificaram correlação significativa de produção de serapilheira apenas com velocidade do vento e com umidade relativa do ar. O padrão sazonal, que é encontrado em todas as florestas tropicais do mundo (Morelato *et al.* 1989), é uma característica típica das florestas estacionais semidecíduais (Rodrigues & Nave 2000) e pode ter relação com estresse hídrico (Pedroni *et al.* 2002), mesmo que na maioria dos estudos não sejam encontradas relações significativas de produção de serapilheira com precipitação pluviométrica.

A falta de correlação estatisticamente significativa entre os parâmetros de produção e pluviometria pode ser também uma função direta do atraso de resposta da vegetação ao estresse hídrico, que desloca o pico da curva de queda de serapilheira para frente do pico de mínima da precipitação pluviométrica anual. Este deslocamento de curvas pode estar dificultando a relação matemática entre um evento e outro. Dessa forma, o estresse hídrico da seca, ao menos aquele manifestado nas camadas superficiais do solo (Capítulo 8, presente estudo), pode ter participação no pico de queda de serapilheira foliar, até mesmo porque florestas de solos permanentemente úmidos apresentam queda sazonal de serapilheira sensivelmente menor do que as de solos sujeitos à seca em uma mesma fitocenose (Pagano & Durigan 2000).

Por outro lado, a explicação mais plausível para a falta de relação entre precipitação pluviométrica e queda de serapilheira pode ter relação com a similaridade florística da MB e MM com a floresta amazônica. Nepstad *et al.* (2002) realizaram um experimento de grande porte na Floresta Nacional do Tapajós, na Amazônia, onde foi excluída cerca de 50% da precipitação pluviométrica sobre o piso florestal durante 32 meses. Um dos resultados, que os autores qualificaram como ‘surpreendente’, foi que a queda de serapilheira diminuiu como resposta ao estresse hídrico, demonstrando uma reação do padrão fenológico da floresta à outros fatores que não à seca, podendo ser o caso da MB e MM, dada a similaridade com a flora amazônica. Estes resultados são consistentes com Jackson *et al.* (1999), que demonstraram a existência de sistema radicular profundo em muitas espécies decíduas e superficial em outras sempre-verdes em um cerrado no Brasil Central.

O padrão temporal de produção de serapilheira observado na MM, com picos durante a estação seca, é muito comum nas outras florestas brasileiras. Este comportamento tem sido reportado para matas ciliares, cerradão e florestas estacionais semidecíduais no estado de São Paulo (Meguro *et al.* 1979; Pagano 1989; Morelato 1992; Schlittler *et al.* 1993; Diniz & Pagano 1997; Pagano & Durigan 2000; Vital *et al.* 2004); matas de galeria e cerradão no Centro Oeste (Perez *et al.* 1983; Parrón 2004); florestas da Amazônia (Klinge & Rodrigues 1968; Franken *et al.* 1979, Luizão 1989; Dantas & Phillipson 1989; Scott *et al.* 1992a; Villela & Proctor 1999) ou mesmo no sul do Brasil (Backes *et al.* 2005) e outras florestas tropicais (e.g. no México, Williams-Linera & Tolome 1996).

Um índice bastante esclarecedor sobre o nível de sazonalidade da vegetação (IS) é obtido pela divisão da quantidade de serapilheira produzida nos seis meses de maior produção pela quantidade produzida nos seis meses de menor produção, adaptado no presente estudo a partir de Morelatto (1992). Na tabela 4.4 pode ser verificado que a MB (IS=1,2) e a MM (IS=1,9) apresentam os menores valores em relação a algumas florestas em diferentes regiões do Brasil. Pode-se notar que mesmo em regiões sujeitas a períodos mais curtos de seca (e.g. Amazônia central) os IS para florestas são maiores do que na MB e MM. Este assunto está ligado à disponibilidade de água no solo e será abordado com maior profundidade no Capítulo 8 do presente estudo.

4.4.2.2 Outras frações

Uma contribuição importante foi da fração ramos finos e resto (RF+R), que participou com 20,6% do total da serapilheira na MB e 24,2% na MM, a segunda fração mais importante em ambas as áreas (a primeira é folhas totais). Mesmo excluindo os restos (R), os valores de ramos finos, continuaram como a segunda fração mais importante, com grande participação percentual (MB=15,7%; MM=18,8%). Em valores absolutos, a produção anual de RF (sem restos), de 1,16 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹ na MB e 1,49 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹, foram similares aos encontrados em outras florestas tropicais. Morelatto (1992) encontrou 25 e 26% desta fração no total de serapilheira fina em duas florestas no Sudeste brasileiro, correspondendo a 1,74 e 2,07 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹. Backes *et al.* (2005) encontraram em torno de 28% de ramos finos em uma floresta na região Sul, Williams-Linera & Tolome (1996) 1,27 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹ em uma floresta no México e Cianciaruso *et al.* (2006) 1,07 Mg.ha⁻¹.ano⁻¹ (18,9%) em um cerradão no Sudeste. Segundo Martins & Rodrigues (1999), o menor valor de contribuição de ramos finos na biomassa total de serapilheira em florestas paulistas foi de 12,41% e o maior de 32,6%, faixa onde os valores medianos se assemelham aos da MB e MM do presente estudo.

Na MM, foram verificados dois picos fortes de produção de RF em 2005, sendo um em junho e o outro em outubro, fato que não se repetiu em 2006 em nenhuma das matas. Normalmente, esta fração não apresenta sazonalidade, ao contrário da fração foliar. As variações anuais ou picos pronunciados são devido à ação dos ventos (Herborn & Congdon 1993; Martins & Rodrigues 1999) ou da chuva (Dias & Oliveira-Filho 1997; Oliveira 1997). Apesar das áreas do presente estudo serem próximas, ventos

localizados, comuns no Leste Mato-grossense, podem ter provocado os picos de produção de RF somente na MM, sem afetar a MB.

Em relação à serapilheira total, a fração flores e frutos na MB (11,5%) e na MM (10,7%) foi maior do que a registrada para muitas florestas tropicais. Em várias regiões do Brasil e em outros países tropicais foram verificados valores bem inferiores, como Pagano (1989), que encontrou 3,9% de frutos em relação à serapilheira total em uma floresta semi-decídua em Rio Claro-SP, Sanchez & Alvarez-Sanchez (1995) no México (3%), Martins & Rodrigues (1999) em São Paulo (4,86%), Backes *et al.* (2005) em floresta ombrófila mista no Sul (2,37%) e para diversas formações florestais na Amazônia (4,2 a 6,1%), conforme descrito em Scott *et al.* (1992a). Esta fração é a terceira em ordem de quantidade nas duas matas do presente estudo e seus valores de participação percentual em relação à serapilheira total são mais próximos dos encontrados por Villela & Proctor (1999) na floresta de *Peltogyne* e na floresta mista adjacente (8,9 e 10,8%, respectivamente) e em outras partes de floresta mista na Ilha de Maracá (Scott *et al.* 1992a). Poucas informações estão disponíveis sobre outras florestas monodominantes para mais comparações. Esta semelhança nas quantidades de flores e frutos demonstra que o esforço reprodutivo da vegetação no Leste Mato-grossense e da Ilha de Maracá também são semelhantes e tanto a floresta de *Peltogyne* quanto a de *Brosimum* apresentam espécies monodominantes com padrão de quantidade de biomassa de frutificação semelhante ao da mata mista adjacente.

4.4.3 Aporte de nutrientes

4.4.3.1 Concentração de nutrientes na serapilheira

A concentração de nutrientes na serapilheira foliar total nas duas áreas se apresentou no limite alto para N e K, médio para Mg e baixo para P em comparação com algumas florestas do Centro-Oeste (Perez *et al.* 1983; Parrón 2004). O Ca também se apresentou no limite superior, mas somente na MM (reflexo dos maiores teores no solo), tanto para algumas formações do Centro-Oeste como também da Amazônia. Os demais elementos apresentaram valores dentro do patamar médio para diversas florestas na Amazônia (Tabela 4.10), compatível com a origem das florestas de transição do Leste Mato-grossense.

A ordem de concentração de nutrientes foliares total nas duas matas (N>Ca>K>Mg>P) diferiu em relação ao K e Mg da encontrada por Parrón (2004) em três comunidades de mata de galeria no DF (N>Ca>Mg>K>P), mas foi idêntica à verificada por Perez *et al.* (1983) em um cerradão, também no DF, e Villela & Proctor (1999) na floresta de *Peltogyne* e nas porções de mista adjacente. Em geral, as matas de galeria apresentam maior similaridade florística com a Mata Atlântica, enquanto os cerradões e as matas de transição do Leste Mato-grossense são floristicamente mais similares às da Amazônia, o que pode explicar em parte as semelhanças com nas matas do presente estudo em alguns aspectos da ciclagem de nutrientes.

A concentração Ca e Mg na serapilheira total foi praticamente a mesma em relação à foliar e ligeiramente maior para N, P e K nas duas matas. Em comparação com diversas florestas no Sudeste, as concentrações estiveram no limite inferior para todos os nutrientes (Tabela 4.9), mas dentro da faixa considerada normal por Vitousek & Sanford (1986) para solos distróficos, incluindo os da Amazônia: N=9,2 a 15,7; P=0,13 a 0,67; K=1,03 a 3,7; Ca=1,37 a 10,9; Mg=0,15 a 2,7 (em g.kg⁻¹). Com as concentrações verificadas, as duas matas se apresentam no limite superior para N, P e K, sendo que a MM até mesmo superou um pouco este limite superior para N (16,6 g.kg⁻¹). Em relação ao Ca, a MM também apresentou concentrações no limite superior, o que não ocorreu na MB, com o elemento dentro de um valor intermediário (4,4 mg.kg⁻¹).

As concentrações foliares são mais importantes que as concentrações da serapilheira total porque refletem de forma muito mais eficiente e direta as quantidades disponíveis destes elementos no solo, fato que fica mais evidente ainda nas florestas tropicais (Vitousek & Sanford 1986). Como os solos sob a MB e MM são rasos, com níveis muito baixos de fertilidade (Marimon 2005), excesso de concreções lateríticas e baixa capacidade de retenção de água (Capítulo 8, presente estudo), é muito provável que a maior fonte dos elementos minerais seja a camada de serapilheira. Desta forma, as duas matas devem ser muito mais dependentes do substrato orgânico que do mineral. Mesmo que esta seja uma condição normal para sítios de baixa fertilidade, um solo com características químicas e físicas tão desfavoráveis deveria estar produzindo concentrações foliares ainda mais baixas, talvez nos limites inferiores para solos distróficos e não superiores (como ocorre), especialmente na MB, onde a relação Mg:Ca e saturação de bases (V%) são críticas.

As concentrações de N e P da serapilheira foliar da floresta monodominante de *Peltogyne* estudada por Villela & Proctor (1999) foram menores e de K maiores do que de uma das porções de floresta mista adjacente. Um dos principais elementos investigados nessas florestas foi o Mg (suspeito de toxicidade), que, ao lado de Ca, apresentou concentrações maiores na serapilheira da monodominante, confirmando um possível efeito fitotóxico. Na MB do presente estudo, o Mn, também suspeito de aparecer em elevadas concentrações na serapilheira e provocar fitotoxicidade, diferiu entre as matas somente na estação seca, considerando as folhas mistas. Na floresta monodominante de *Gilbertiodendron dewevreii* estudada por Torti *et al.* (2001), o único elemento analisado foi N, que apresentou um terço da concentração (4g.kg^{-1}) em relação à mata mista adjacente ($12,4\text{ g.kg}^{-1}$). Aparentemente, não existe padrão para concentração de nutrientes em florestas monodominantes. Os estudos com ciclagem de nutrientes nessas florestas são escassos e muitas lacunas ainda devem ser preenchidas.

4.4.3.2 Aporte anual de nutrientes

O aporte anual de todos os nutrientes na serapilheira total ficou dentro da faixa de variação indicada por Vitousek & Sanford (1986). N e K ficaram no limite alto dessa classificação e P, Ca e Mg no limite mediano para as duas matas, confirmando a influência do solo distrófico nas áreas estudadas. O aporte significativamente maior de Ca na MM confirma os teores mais altos deste elemento no solo. Como os demais elementos não diferiram estatisticamente entre as matas, a monodominância de *Brosimum rubescens* não trouxe conseqüências atípicas na ciclagem de nutrientes. Os valores de aporte dos elementos estiveram dentro de uma faixa de variação verificada em diversas florestas do sudeste, à exceção de Ca nas duas matas e Mg na MM, que ficaram abaixo do valor mínimo (Tabela 4.9). Uma das explicações para as baixas quantidades de Ca e Mg em relação as matas do sudeste pode ser atribuída à menor fertilidade do solo no Leste Mato-grossense.

Em relação à algumas formações florestais na Amazônia (Tabela 4.10), as do presente estudo apresentaram níveis menos elevados de retorno de N da serapilheira total nas duas matas. Os demais nutrientes também apresentaram valores baixos, ficando no limite inferior de aporte para essas florestas. Tais diferenças estão relacionadas à produtividade e eficiência de uso dos nutrientes. Tanto a MB quanto a MM produziram quantidades menores de serapilheira total em relação à maioria das

florestas da Amazônia listadas na Tabela 4.10, o que indica menor produtividade e explica em boa parte as menores quantidades de nutrientes retornadas. As abordagens sobre eficiência de uso dos nutrientes (EUN), que também influencia na quantidade anual que retorna ao piso florestal, estão no Capítulo 5 do presente trabalho.

Surpreendentemente, o Mn, suspeito de estar sendo aportado em quantidades muito grandes na MB, não apresentou diferenças entre as matas quando se considera a serapilheira total anual. Inclusive, as quantidades de Mn que retornam anualmente ao piso florestal estão dentro de uma faixa de valores medianos ao serem comparadas com as de diversas florestas do Sudeste citadas por Pagano & Durigan (2000). Existem muito poucos trabalhos com micro-nutrientes, especialmente em florestas monodominantes para que mais comparações possam ser feitas.

A estreita relação entre a produção mensal de todos os nutrientes verificada entre a MB e MM na correlação de Spearman ($p \leq 0,05$) (Tabela 4.7) confirma que a dominância de *Brosimum rubescens* não alterou o padrão de aporte de nutrientes, a exceção de Ca. Da mesma forma, quando comparadas pela ANOVA de duas vias, as duas matas apresentaram diferenças verificadas significativas entre algumas frações e entre estações do ano, mas não no total anual, onde o aporte de nutrientes foi praticamente o mesmo nas duas áreas ($p \leq 0,05$).

Villela & Proctor (1999) chegaram à outra conclusão em estudos da floresta de monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá-RR. Ao comparar esta floresta com outras duas não monodominantes através de ANOVA de medidas repetidas não encontraram um padrão semelhante entre as três. Por outro lado, as diferenças de concentração de Ca e Mg, onde a floresta rica em *Peltogyne* apresentou teores maiores desses elementos do que a floresta pobre em *Peltogyne* e esta mais do que a floresta sem *Peltogyne*, ficaram menos óbvias quando as florestas eram comparadas em termos de quantidades anuais que retornam ao piso florestal através de ANOVA de uma via. Não foi o caso, porém, da floresta monodominante *Gilbertiodendron dewevreii* na África, estudada por Torti *et al.* (2001), que apresentou concentrações três vezes menores de N na serapilheira em comparação com a mista adjacente. Também não foi o caso de *Nothofagus*, que torna a serapilheira ácida e com menores teores de nutrientes em uma floresta monodominante na Nova Caledônia (Read *et al.* 2006). Essas questões nutricionais sobre a floresta de *Gilbertiodendron* e a de *Nothofagus* serão melhor abordadas no próximo item.

4.4.4 Biodiversidade e produção de serapilheira

Estamos considerando no presente estudo que uma das questões mais importante na relação entre as espécies e o meio ambiente é saber quem controla quem. É a espécie monodominante *Brosimum rubescens* que controla a floresta ou a floresta que controla *Brosimum rubescens*? É o solo que controla a floresta ou a floresta que controla o solo? Até que ponto a vegetação, com sua diversidade de espécies ou grupos funcionais de espécies, dirige os padrões de ciclagem que influenciam nas propriedades químicas e físicas do solo? Nos primeiros centímetros do solo ocorre a maior parte das trocas catiônicas responsáveis pela nutrição mineral das plantas (Brady & Weil 1996), justamente onde a serapilheira pode influenciar.

Duas publicações recentes abordam essa mesma questão sob diferentes vias. Mayor & Henkel (2006) avaliaram a influência da serapilheira nos padrões de ciclagem de nutrientes testando a participação de ectomicorrizas e a diversidade da serapilheira na decomposição e conseqüentemente na espessura da camada em uma floresta monodominante de *Dycimbe corymbosa* na Guiana. Os autores concluíram pela influência da diversidade da serapilheira nas taxas de decomposição e confirmaram a participação de ectomicorrizas no padrão de liberação de cálcio. Read *et al.* (2006) investigaram se as propriedades químicas do solo eram determinantes dos limites de uma floresta monodominante de *Nothofagus* sp. na Nova Caledônia e não encontraram qualquer relação. Pelo contrário, a floresta de *Nothofagus* ocupa diferentes tipos de solos, com propriedades bastante distintas. Estes dois trabalhos com florestas monodominantes em regiões distintas, e cada qual investigando aspectos igualmente distintos, acabaram por chegar a conclusões semelhantes a respeito de quem influencia quem. Se as ectomicorrizas determinam o padrão de retenção e liberação de Ca e a diversidade destas influencia nas taxas de decomposição da serapilheira na floresta de *Dacryodes* na Guiana, então a floresta está influenciando as propriedades do solo, ao menos nos primeiros centímetros. Da mesma forma, se a floresta de *Nothofagus* na Nova Caledônia não está sendo determinada pelo solo, conforme concluíram os autores, então é a própria floresta que determina suas relações funcionais de nutrição mineral e manutenção do pool de nutrientes. Os autores verificaram, inclusive, que *Nothofagus* tem alta tolerância à solos distróficos, produzindo serapilheira ácida e com teores de nutrientes mais baixos do que a floresta mista adjacente, comprovando a influência da espécie monodominante na ciclagem de nutrientes. É uma situação semelhante àquela

da floresta de *Gilbertiodendron* na África (Torti *et al.* 2001), onde a espécie monodominante diminuiu drasticamente as quantidades de N na serapilheira em relação à mista adjacente.

Este tipo de relação da vegetação florestal com o substrato já foi minuciosamente relatado por Jordan & Herrera (1981) sobre florestas tropicais em solos distróficos. Estas florestas apresentam o que os autores chamam de *estratégia oligotrófica*, em que a própria vegetação possui um conjunto muito eficiente de concentração e manutenção dos nutrientes na camada de serapilheira, local onde a floresta realiza sua nutrição mineral por meio de densa malha de raízes. Essa “independência” do solo nas florestas oligotróficas é um comportamento contrário ao das florestas eutróficas. Jordan & Herrera (1981) descrevem a estratégia destas florestas como radicalmente oposta à das oligotróficas, com as comunidades arbóreas totalmente dependentes do solo. Exemplo disso são as matas calcáreas do Leste Mato-grossense, de caráter decíduo, e dominadas por espécies que não conseguem prosperar em solos distróficos (Ratter *et al.* 2003).

A mesma estratégia que tornou as florestas oligotróficas menos dependentes do solo, as tornou mais dependentes da camada de serapilheira e da interface desta com o solo. Portanto, o mais prudente seria concluir pela influência da vegetação sobre o solo e não o contrário, pelo menos no caso das florestas oligotróficas. A vegetação pode influenciar nas concentrações de elementos minerais diretamente pela absorção e estocagem na biomassa, pela adição de nutrientes através da serapilheira, ou indiretamente influenciando na atividade microbiana, na melhoria das relações de troca catiônica e na redução da erosão e lixiviação (Read *et al.* 2006).

Se as florestas oligotróficas controlam ou pelo menos influenciam fortemente na sua própria nutrição mineral, então a biodiversidade deve ser fundamental no processo, já que as características particulares de cada espécie são repassadas para a camada de serapilheira, que é a fonte nutricional da vegetação. Desta forma, *Brosimum rubescens* no Leste Mato-grossense deveria influenciar em aspectos do ciclo biogeoquímico ligados à produção de serapilheira, como foi verificado com *Nothofagus* (Read *et al.* 2006) e *Gilbertiodendron* (Torti *et al.* 2001). Contudo, isto ocorreu somente para aspectos específicos da ciclagem, como concentração e quantidade anual de nutrientes em determinadas frações da serapilheira. Por exemplo, as folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) apresentaram diferenças entre as áreas nas concentrações e quantidade totais de quase todos os nutrientes produzidos. Mas na produção anual, e

considerando a soma de todas as frações (serapilheira total), só há diferença significativa entre as áreas para Ca, que foi produzido quase em dobro na MM. Neste caso, o elemento aparece em concentrações muito superiores no solo da MM, o que comprova não ser a biodiversidade o causador das diferenças de Ca. O mesmo pode ser observado na produção de biomassa da serapilheira, onde a produção individual de cada fração diferiu significativamente entre as matas, mas não a produção total de serapilheira, considerando a média dos dois anos (teste-t $p \leq 0,05$). Da mesma forma, considerando cada ano em separado, a serapilheira total produzida também não diferiu entre as matas, apresentando padrão semelhante em ambas, conforme mostrou o teste circular (qui-quadrado $p \leq 0,05$) (Figura 4.9). Estes resultados confirmam a não influência de *Brosimum rubescens* na MB na produção total de serapilheira.

Contudo, se é a vegetação que controla sua própria nutrição mineral, por que a dominância de *Brosimum rubescens* não causou diferenças significativas, com esta espécie controlando a ciclagem de nutrientes da comunidade? Estamos propondo que, na verdade, a espécie monodominante controla o principal veículo de nutrição mineral da floresta oligotrófica, que é a operação conjunta da serapilheira anual produzida e a decomposição, dois componentes funcionais determinantes na estrutura e composição químico-física da camada e no equilíbrio do ciclo de nutrientes. Mas nesse caso, as características de *Brosimum rubescens* se manifestam em seu ciclo anual de forma equivalente à do conjunto de espécies da comunidade mais diversa adjacente, como ficou evidenciado no presente estudo através da comparação das quantidades de nutrientes da serapilheira total retornada anualmente.

Nos trabalhos com a floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá, também não ficaram evidentes diferenças na produção de anual de serapilheira em relação à mista adjacente, uma vez que “a produção anual de serapilheira estimada foi similar entre a floresta rica em *Peltogyne* (7,9 t.ha⁻¹) e a floresta sem *Peltogyne* (8,6 t.ha⁻¹)” (Villela & Proctor 1999). Dentre os nutrientes, somente Ca e Mg apresentaram diferenças significativas, com concentrações e produção anual maiores na floresta rica em *Peltogyne* (Ca = 9,35 mg.g⁻¹; Mg = 3,25 mg.g⁻¹) em comparação com a floresta sem *Peltogyne* (Ca = 6,52 mg.g⁻¹; Mg = 1,94 mg.g⁻¹) efeito também provocado pelas maiores quantidade desses elementos no solo.

Se nossos estudos e os de Villela & proctor (1999) mostraram pouca influência na produção de biomassa e nutrientes na serapilheira total anual e os de Torti *et al.* (2001) e Read *et al.* (2006) mostraram o inverso, então é provável que não exista um

padrão único. Pelo contrário, ocorrem duas situações opostas, onde a monodominância afeta o ciclo biogeoquímico. A questão, então, é saber até que ponto as diferenças comprometem o equilíbrio do ecossistema.

No nosso caso, podemos afirmar que a dominância de *Brosimum rubescens* aparentemente não está afetando a ciclagem, nem em termos de produção anual de biomassa, nem em relação à quantidade de nutrientes na serapilheira. Já nos outros casos, estudos anuais mais completos seriam necessários para entender melhor como, e se, aquelas comunidades estão sendo mantidas por meio da ciclagem de nutrientes, além do papel que as espécies ou grupos funcionais de espécies estariam exercendo nesse ciclo.

4.4.5 Por que *Brosimum rubescens* não afetou a produção de biomassa e aporte de nutrientes na serapilheira?

Havíamos hipotetizado que as florestas tropicais monodominantes teriam rompido com os mecanismos que previnem a dominância excessiva, violando o equilíbrio do ecossistema e trazendo conseqüências para o ciclo biogeoquímico e sua própria manutenção. O funcionamento desses mecanismos, que teria como base a combinação adequada de grupos funcionais de espécies (Hooper & Vitousek 1997; Tilman *et al.* 1997), teria sido violado na floresta monodominante e o conjunto resultante se tornado incapaz de realizar adequadamente as relações nutricionais com o meio, com reflexos na ciclagem de nutrientes. Como isso não aconteceu, é preciso encontrar um entendimento alternativo, ou pelo menos uma via de discussão que, futuramente, possa levar à resposta.

Para explicar porque uma espécie arbórea como *Brosimum rubescens*, que domina mais de 80% da biomassa aérea da comunidade, não influencia na produção de serapilheira e aporte da maioria dos nutrientes e não apresenta indícios de estar provocando algum tipo de desequilíbrio nesse sentido, é preciso analisar alguns trabalhos de longo prazo que investigaram a participação da biodiversidade na produtividade em comunidades de plantas.

Hooper & Vitousek (1997), para verificar se o aumento da diversidade está relacionado com produtividade e uso de nutrientes, categorizaram quatro grupos funcionais de espécies de pradaria que diferem no padrão sazonal de crescimento (fenologia) em solos serpentinos na Califórnia. Os grupos funcionais testados foram: (1)

ervas anuais precoces, (2) ervas tardias, (3) capim-de-moita perene e (4) herbáceas fixadoras de nitrogênio. As plantas foram categorizadas em função da relação raiz/parte aérea e de algumas características de uso de N e P, elementos tomados como referência no experimento. Ao longo dos anos, foi medido o uso total dos nutrientes em parcelas com diferentes combinações de diversidade de grupos funcionais. Os resultados foram consistentes com a hipótese de influência da diversidade em funções do ecossistema. Contudo, os autores concluíram que não é diversidade em si, mas sim a combinação de grupos funcionais de espécies que determina a estabilidade funcional. Desta forma, a diversidade de espécies medidas por índices que ignoram a composição de espécies, como Shanon-Wiener, não seriam as mais adequadas. A forma com que os grupos se arranjam é que parece ser a chave funcional do processo, podendo ocorrer baixa produtividade ou diminuição de outras funções mesmo em alta diversidade, dependendo da combinação, pelo que foi constatado por Hooper & Vitousek (1997).

Tilman *et al.* (1997) chegaram ao mesmo resultado, publicado em seqüência no mesmo periódico, *Science* 277, também trabalhando com estrato rasteiro de pradaria e em estudos de longo prazo. Os autores concluíram que a diversidade funcional estabiliza a produtividade primária, uma vez que a variabilidade da biomassa total foi significativamente menor ano a ano nas parcelas mais diversas, ao longo de 13 anos de observações. Medidas da estabilidade da biomassa total submetidas à análise de regressão múltipla demonstraram relação significativa entre diversidade de plantas e estabilidade. Contudo, foi verificado que a diversidade não era capaz de estabilizar a variação na abundância de espécies ao longo de 11 anos contínuos, provavelmente em função da competição interespecífica. Mesmo assim, sempre havia estabilidade maior na produção de biomassa aérea, mesmo sob adversidade climática, nas parcelas mais ricas. Os autores concluíram, então, que as espécies se arranjavam funcionalmente de diferentes maneiras ao longo dos anos para se ajustar às variações ambientais e assim garantir a manutenção de suas funções coletivas, no caso a produção de biomassa.

Como a conclusão de ambos os trabalhos é de que as diferentes composições de grupos funcionais têm maior efeito nos processos do ecossistema do que a riqueza de espécies ou grupos funcionais de espécies em si, poderíamos propor uma teoria para explicar porque *Brosimum rubescens* não está provocando desequilíbrio na produção de serapilheira e aporte de nutrientes. A composição de diferentes grupos funcionais na natureza, ao contrário dos experimentos com grupos manipulados de espécies, acontece ao acaso. Hooper & Vitousek (1997) compuseram os grupos funcionais de acordo com

alguns critérios fisiológicos, enquanto Tilman *et al.* (1997) verificaram composições naturais que ocorreram casualmente na pradaria. Nos dois casos a melhor funcionalidade foi aquela em que ocorreu o melhor encaixe de grupos funcionais de espécies, não importando a quantidade de espécies, mas sim a maneira pela qual se encaixam entre si. Por isso, teorizamos o “*encaixe mínimo*”, onde uma quantidade mínima de espécies, e conseqüentemente de grupos funcionais, formaria casualmente um “arranjo funcional” onde as principais funções do ecossistema seriam mantidas, desde que as espécies dominantes reproduzissem essas funções dentro da média da floresta original, que no caso seria a floresta mista adjacente. A probabilidade de ocorrer o melhor encaixe ou ajuste de grupos funcionais com a mínima quantidade de espécies, ou *encaixe mínimo*, conforme estamos propondo, é aquela em que existem mais espécies na floresta original. Em outras palavras, a composição de grupos funcionais de melhor performance na realização das funções coletivas seria produto do acaso na natureza, onde o *encaixe mínimo* mais adequado teria maior probabilidade de ocorrer sob maior diversidade de espécies, como na maioria das florestas tropicais.

Como a estabilidade do ecossistema se altera com alterações ambientais, o que é bastante evidente ao longo do tempo geológico, novos momentos de rearranjo e possibilidades de novos encaixes surgem constantemente. Isto pode ocorrer mesmo em períodos relativamente curtos de perturbações, como a abertura de clareiras, fatores importantes que afetam a biodiversidade em florestas tropicais e temperadas (Gurevitch *et al.* 2002). A própria dinâmica populacional de *Brosimum rubescens* está relacionada à abertura de clareiras, que continuamente provocam surtos de crescimento no enorme banco de plântulas da espécie (Marimon 2005). Desta forma, o *encaixe mínimo* seria espacial e temporal, com uma quantidade múltipla de variáveis ambientais determinando, ao acaso, os melhores arranjos funcionais de espécies na floresta, com probabilidade maior de ocorrência quanto maior for a quantidade de espécies ou grupos funcionais de espécies presentes na comunidade.

Se o *encaixe mínimo* tropical casualmente resultar em alta dominância, além da baixa diversidade, como no caso da MB, é porque a espécie monodominante está cumprindo três premissas básicas: (1) a realização de suas funções ecossistêmicas coletivas resulta em produtos finais similares ou superiores aos da floresta mista; (2) a manutenção de um relacionamento com os fatores abióticos (fotoperíodo, água no solo etc.) que sustente a primeira condição e (3) a manutenção de um relacionamento com os fatores bióticos (herbivoria, competição etc.) que sustente a segunda condição. Caso

ocorra alguma modificação no conjunto de condições ambientais que gerou o arranjo monodominante, a floresta pode perder uma das condições acima e deixar de ser monodominante.

Assim, o *encaixe mínimo* seria, em tese, uma explicação plausível para a não evidente influência de *Brosimum rubescens* nos aspectos investigados no ciclo biogeoquímico. Esses aspectos, inclusive, são parâmetros importantes que medem a produtividade do ecossistema e podem ser usados como referência de estabilidade funcional.

4.5 CONCLUSÕES

No presente trabalho, avaliamos o papel da biodiversidade na produção de serapilheira e aporte nutrientes, que é uma função coletiva na comunidade vegetal e pode representar a produtividade primária do ecossistema. Da mesma forma que Hooper & Vitousek (1997) e Tilman *et al.* (1997) concluíram que o mais importante não é a riqueza de espécies em si, mas a combinação de grupos funcionais dessas espécies, nossos dados demonstraram que a baixa diversidade e a alta dominância de *Brosimum rubescens* não afeta a produtividade primária e outros aspectos importantes do ecossistema ligados à produção de serapilheira.

Existem variações entre as áreas e estações do ano nas concentrações e retorno de muitos nutrientes em diversas frações, mas, no total anual da serapilheira produzida, somente Ca difere, o que reflete os teores maiores do elemento no solo da MM. O mesmo se verifica com a produção de biomassa, que difere entre áreas conforme a fração e a estação do ano, mas não difere no total anual, apresentando ainda correlação significativa entre as áreas até mesmo na variação mensal pelo teste de Spearman, (Tabela 4.2). A única diferença observada (Ca) é provavelmente determinada pelo solo e não pela diversidade da vegetação. Para explicar porque a alta dominância de *Brosimum rubescens* e a baixa diversidade na MB não afeta estes aspectos importantes do ciclo biogeoquímico, sugerimos a explicação através do que passamos a denominar de *encaixe mínimo*.

Havíamos hipotetizado que a dominância excessiva pode ser prevenida, dentre outros aspectos, pela necessidade de manutenção dos níveis originais das funções de ciclagem de nutrientes. O pressuposto é que uma determinada espécie não pode passar de um certo limite de domínio na comunidade sem interferir nesses níveis e

possivelmente violar o equilíbrio biogeoquímico do ecossistema, comprometendo, de alguma forma, sua sustentabilidade e possibilitando o retorno da diversidade original da floresta. Como não encontramos evidências de que a espécie monodominante altera os níveis de produção de serapilheira e nutrientes, rompendo com parte do equilíbrio biogeoquímico, o mais plausível é que tenha ocorrido uma combinação casual de grupos funcionais de espécies, resultando em um arranjo funcional da MB similar ao da MM, ou processo do *encaixe mínimo*, uma combinação rara que depende de três premissas básicas. Se ocorrer o rompimento de uma dessas premissas, a MB poderá perder sua sustentabilidade e o status de monodominante.

CAPÍTULO 5. RETRANSLOCAÇÃO E EFICIÊNCIA DE USO DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE EM NOVA XAVANTINA-MT.

5.1. INTRODUÇÃO

A reabsorção de nutrientes durante a senescência foliar é um processo fisiológico importante para os ecossistemas terrestres (Aerts 1996), especialmente em relação ao uso de N e P (Koerselman & Meuleman 1996). Em média, cerca de dois terços desses elementos são reabsorvidos pelas espécies arbóreas e reutilizados no metabolismo, o que resulta em menor dependência do solo (van Heerwaarden *et al.* 2003) além de outras vantagens ecológicas ligadas ao ciclo biogeoquímico, como produção de serapilheira com alta relação C/N (Vitousek 1982; Vitousek & Sanford 1986).

A produção e acúmulo de biomassa das plantas são dependentes de diversos fatores como área foliar, capacidade fotossintética e capacidade de acumular e utilizar os nutrientes (Cornelissen *et al.* 1997). Essas propriedades individuais das espécies podem se refletir na comunidade, com conseqüências no funcionamento do ecossistema como um todo. Muitas características particulares no nível das espécies, como a eficiência de uso de nutrientes (EUN), se manifestam de forma importante em aspectos funcionais no nível da comunidade e do ecossistema (Vitousek 1982). As condições de ciclagem de nutrientes em ecossistemas florestais, por exemplo, emergem em alto grau de características individuais das espécies ligadas à economia de nutrientes, de acordo com as condições de fertilidade do solo (Jordan & Herrera 1981). Algumas dessas características, incluindo retranslocação de nutrientes durante a senescência foliar, são processos fundamentais que contribuem para a retenção de nutrientes no ecossistema (Aerts 1996).

Geralmente a concentração de nutrientes no tecido foliar está associada às características fisiológicas particulares das espécies, como a alta demanda de N das leguminosas e de Al das acumuladoras de Al (Nardoto *et al.* 2006). Neste caso, as espécies com características semelhantes formam grupos funcionais semelhantes, com efeitos também semelhantes no ecossistema (Tilman *et al.* 1997). Esses grupos funcionais de espécies ligados à economia de nutrientes (e.g. fixadoras de N), podem influenciar nos ciclos biogeoquímicos conforme o grau de eficiência de uso dos

nutrientes (EUN). Ou apenas uma espécie, em particular, pode prevalecer em condições de alta EUN, apresentando vantagens competitivas e dominando a comunidade. Um exemplo desse efeito foi demonstrado por Koutroubas *et al.* (2000) em experimentos controlados, onde as espécies de maior EUN apresentaram melhor vantagem competitiva e forte tendência à dominância por exclusão das menos eficientes. O modelo matemático proposto por Nijls & Roy (2000) também demonstrou essa tendência.

A EUN, conforme definiu Vitousek (1982), é representada pelo inverso da concentração de nutrientes nas folhas senescentes, indicando o quanto a planta produziu de matéria seca por unidade de nutriente. Assim, uma planta com baixa concentração de N nas folhas senescentes, por exemplo, apresenta alta EUN, produzindo mais biomassa com menos nutrientes. Uma condição nutricional importante é que as plantas de solos distróficos tendem a retranslocar mais nutrientes do que as de solos mesotróficos (Jordan & Herrera 1981), apresentando maior EUN (Vitousek & Sanford 1986, Aerts 1999). Esta performance das espécies, ou de um grupo funcional de espécies de alta EUN, pode resultar em uma propriedade emergente do ecossistema, desde que o número de indivíduos seja suficiente para influenciar no total da comunidade. As propriedades emergentes são as que se manifestam a partir de propriedades de interação de níveis sub-sistêmicos (Nielsen & Muller 2000), como a relação entre absorção de nutrientes e malha de raízes (subsistemas), resultando na produção total da biomassa no nível do ecossistema (Breckling *et al.* 2005).

As florestas monodominantes de *Brosimum rubescens* que ocorrem no Leste Mato-grossense podem apresentar mais de 80% da biomassa aérea arbórea total da comunidade representada pela espécie monodominante (Marimon 2005). Se a dominância de *Brosimum rubescens* estiver relacionada à sua eficiência de uso de nutrientes e às taxas de retranslocação, as propriedades individuais dessa espécie podem estar se refletindo na comunidade e influenciando no ecossistema, com conseqüências no ciclo biogeoquímico. Essa situação, contudo, só deverá existir se a espécie monodominante apresentar valores maiores destes parâmetros em relação à floresta mista adjacente, comprovando que sua influência emerge através da qualidade da serapilheira. Tal condição é plausível, uma vez que plantas de alta retranslocação e alta EUN produzem serapilheira com baixos teores de nutrientes (Vitousek 1982; Scott *et al.* 1992a) e tendem a dominar a comunidade, conforme proposto por Nijls & Roy (2000) e Koutroubas *et al.* (2000).

O objetivo do presente trabalho foi testar a hipótese de que *Brosimum rubescens* retransloca de forma mais eficiente os nutrientes, especialmente N e P, que são bastante móveis, apresentando, conseqüentemente, maior EUN e maior vantagem competitiva na comunidade em comparação com uma floresta mista adjacente, onde *Brosimum rubescens* é menos freqüente.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1 Área de estudo

A área de estudo pertence à fazenda Vera Cruz, de propriedade de Jairo Machado Rezende, retiro Pau-Brasil, situada no município de Nova Xavantina-MT. As duas porções de floresta estudadas estão localizadas no interior da Reserva Legal da fazenda, um remanescente de aproximadamente 7.500 hectares de floresta de transição Cerrado-Amazônia, onde ocorrem porções de floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (ou Mata de *Brosimum*, MB), localmente chamado de Pau-Brasil. A MB situa-se a 14°50'47''S e 52°08'37''W e a floresta mista (ou Mata Mista, MM) a 14°49'32''S e 52°06'20''W. Os solos são concrecionários e distróficos, com baixa capacidade de troca catiônica e soma de bases. No Capítulo 3 da presente tese consta uma descrição dos solos nas duas matas e outras informações relevantes.

Os estudos foram efetuados em 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m na MB demarcadas em 1996 (Marimon *et al.* 2001a) e 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m na MM adjacente, demarcadas em 2003 (Marimon 2005), com baixa ocorrência de *B. rubescens*. A espécie monodominante apresenta a maior média de alturas e diâmetros e 78,28 % da área basal na MB, contra 7,6 % de *Cheilochlinium cognatum*, a principal espécie em IVI na MM (Marimon 2005).

5.2.2 Coleta de material em campo

Para avaliação da retranslocação e eficiência de uso dos nutrientes foram selecionadas seis espécies co-ocorrentes entre as 11 de maior IVI nas duas matas, conforme listadas na Tabela 5.1. De cada espécie, em cada mata, foram escolhidos aleatoriamente cinco indivíduos adultos, saudáveis e com altura e diâmetro no intervalo

da média da população, conforme dados do levantamento fitossociológico atualizado por Marimon (2005).

De cada indivíduo, foram coletadas amostras de 20 gramas de folhas verdes em quatro posições da parte externa da copa, selecionando-se as perfeitamente expandidas e sem sinais de predação, injúrias ou doença.

Além das folhas verdes, foram coletadas 20 gramas de folhas senescentes para cada um dos indivíduos amostrados. Neste procedimento, utilizou-se uma rede do tipo “neblina” (*mist net*, usada para captura de morcegos) confeccionada em cordoalha fina de nylon, com malha 20 mm, que foi posicionada sobre uma porção da parte inferior da copa, de maneira a garantir a coleta das folhas senescentes recém caídas. O peso do material coletado foi checado com balança de campo.

As folhas verdes e senescentes foram coletadas ao mesmo tempo em duas épocas do ano representativas da estação seca e chuvosa na região. A primeira coleta foi realizada entre os dias 21 e 25 de agosto de 2005 (auge/final da seca) e a segunda entre 16 e 18 de fevereiro (auge/final da chuvosa).

As amostras foram embaladas e identificadas em campo e encaminhadas para o laboratório de biogeoquímica da UNEMAT, Campus Universitário de Nova Xavantina, onde foram lavadas com água destilada para retirada do excesso de resíduos e secadas em estufa a 70-80° C durante 96 horas. Após a secagem foram trituradas, re-embaladas, identificadas e enviadas para a análise química.

Tabela 5.1- Espécies representativas da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e da floresta mista adjacente (MM) selecionadas dentre as 11 de IVI (Marimon 2005) para as coletas de amostra de folhas verdes e folhas senescentes.

Espécie	Ordem de IVI	
	MB	MM
<i>Brosimum rubescens</i>	1	11
<i>Protium pilosissimum</i>	2	9
<i>Amaioua intermedia</i>	3	2
<i>Cheilochlinium cognatum</i>	4	1
<i>Tetragastris altissima</i>	5	3
<i>Ephederanthus parviflorus</i>	10	10

5.2.3 Análises químicas

As concentrações de N, P, K, Ca, Mg e Mn das amostras foliares foram determinadas no laboratório Agroanálise em Cuiabá-MT (Souza Neto & Souza Ltda). A metodologia de análise química do laboratório segue a rotina da Embrapa, de acordo com o Programa de Análise da Qualidade de Laboratórios de Fertilidade para controle de qualidade (PAQLF, Embrapa Solos - RJ) e o Programa Interlaboratorial da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo (SBCS), para análise foliar (ESALQ-USP), também certificador de qualidade. O laboratório possui certificações atualizadas e está inserido em âmbito nacional nos dois programas de controle de qualidade.

As amostras foram re-secadas em estufa a 80° C até peso constante, pesadas em balança analítica e submetidas à digestão por via úmida, através da mistura triácida (ácido sulfúrico + ácido perclórico + ácido nítrico) por 48 horas em blocos de digestão a 320° C (Tan, 1996). Os teores de Ca, Mg, S e Mn foram determinados através de espectrofotômetro de absorção atômica, K por meio de espectrofotômetro de emissão de chama digital, P através de fotocolorímetro utilizando-se Vanado Molibdato de Amônia e N por destilação Kjeldahl (Allen 1974). No total, foram preparadas 240 amostras e realizadas 1.680 determinações de teores de nutrientes.

5.2.4 Retranslocação e eficiência de uso dos nutrientes (EUN)

A retranslocação foi determinada com base na medida de eficiência de reabsorção (MER), que representa a porcentagem de nutrientes retranslocado do tecido senescente para o tecido vivo (Vitousek & Sanford 1986; Aerts 1996; van Heerwaarden *et al.* 2003). A eficiência de uso dos nutrientes (EUN) foi calculada com base no inverso da concentração de nutrientes das folhas senescentes (Vitousek 1982). A MER e a EUN foram determinadas para cada espécie, em cada estação do ano e em cada área. Também foi calculada a EUN para o total da comunidade na MB e MM e para o total das seis espécies (incluindo *Brosimum*) nas duas estações do ano, utilizando-se os dados de concentração de nutrientes na serapilheira foliar apresentados no capítulo 4 do presente estudo. As seguintes fórmulas foram utilizadas:

(1) Medida de eficiência de reabsorção (van Heerwaarden 2003):

$$\text{MER} = 100\% \times \left(1 - \frac{N_{\text{senescente}}}{N_{\text{verde}}} \right)$$

Onde: N é a concentração do nutriente na amostra de folhas verdes ou senescentes.

(2) Eficiência de uso dos nutrientes - EUN (Vitousek 1982):

$$\text{EUN} = (g_m (g_n)^{-1})$$

Onde: g_m é a biomassa seca de serapilheira da amostra em gramas e g_n é a quantidade do nutriente em gramas encontrado na mesma amostra, que é o inverso da concentração.

Como a planta também reabsorve massa, a MER normalmente é subestimada, uma vez que a concentração nas folhas senescentes é superestimada (Vitousek & Sanford 1986). Por esse motivo, os cálculos de retranslocação que levam em conta a unidade de massa, como é o presente caso, precisam ser corrigidos, inclusive em função do próprio nutriente reabsorvido, que também participa da massa (van Heerwaarden *et al.* 2003). Foram testadas duas metodologias para correção da MER. A primeira, sugerida por van Heerwaarden *et al.* (2003), baseia-se na média de 21% de reabsorção de massa de 126 espécies arbóreas revisadas pelos autores, sendo calculada pela fórmula: $\text{ERR} = 100\% \times (1 - (1 - \text{ERM}/100) \times (1 - \text{BMF}_{\text{massa}}))$, onde ERR = eficiência real de reabsorção, ERM = eficiência de reabsorção medida e BMF = base de medida fracional (21% = 0,21). A segunda metodologia foi sugerida por Vitousek & Sanford (1986) e leva em conta a retranslocação de Ca, um elemento praticamente imóvel que pode servir como referência. Para esse caso, utilizamos a fórmula adaptada por Chuyong *et al.* (2000): $\text{MER}(\%) = 100[(1-(X/Y))]$, onde X = (concentração do elemento nas folhas senescentes) / (concentração de Ca nas folhas senescentes); Y = (concentração do elemento nas folhas verdes) / (concentração de Ca nas folhas verdes).

A correção mais adequada foi pela fórmula de van Heerwaarden *et al.* (2003), em função da menor quantidade obtida de valores negativos de retranslocação, especialmente de Mn, S e Ca.

5.2.5 Análises estatísticas

Foram calculadas as médias de concentração, de retranslocação e EUN de cada nutriente nas folhas verdes e senescentes, nas duas matas e nas duas estações do ano. A normalidade da distribuição dos valores foi verificada através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rolf 1981). Por meio do teste Kruskal-Wallis (Zar 1999), foi comparada a EUN total da comunidade com a média das seis espécies e a média de *Brosimum* em cada mata, em cada estação do ano. As diferenças entre as estações do ano para a concentração de nutrientes nas folhas verdes, folhas senescentes, EUN e retranslocação, dentro de cada área e para cada nutriente, foram comparadas pelo teste-t pareado (Zar 1999). Para verificar as diferenças de retranslocação, EUN e concentração foliar verde e senescente entre a MB e a MM, para cada nutriente, dentro de cada estação do ano, foi realizado teste-t (Zar 1999). Foi feito também um teste de correlação de Spearman (Zar 1999) para verificar se havia alguma relação entre a retranslocação de N e P nas seis espécies em cada mata e em cada estação do ano.

Como as distribuições não foram normais em nenhum dos casos, os dados foram log-transformados para a realização do teste-t e teste-t pareado (Zar 1999). Os testes de correlação de Spearman foram feitos através do programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003) e os demais através do programa Systat 7.0 (SPSS Inc. 1997).

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Sazonalidade entre espécies

Não foi observado nenhum padrão sazonal evidente entre estações do ano para retranslocação e concentração de nutrientes nas folhas verdes e senescentes em nenhuma espécie em particular. Considerando que cada nutriente de cada espécie e de cada mata foi comparado entre as duas estações, foram realizadas no total 252 comparações testando retranslocação pela medida de eficiência de reabsorção (MER), concentração de nutrientes nas folhas verdes (Cfv) e nas folhas senescentes (Cfs). Estes valores estão listados na Tabela 5.2.

Para *Brosimum rubescens* (Br), a MER não diferiu entre estações do ano para nenhum dos nutrientes nas duas matas (teste t-pareado; $p \leq 0,05$). A Cfv de P, K e Mn foram maiores na estação seca na MB e de S maior na MM. A Cfs foi maior para P, K,

Ca e S na MB e Ca e S na MM, também na seca. As demais espécies apresentaram variações maiores que Br entre as estações do ano, o que pode refletir maior sazonalidade fisiológica destas espécies. *Ephederanthus parviflorus* (Ep) e *Protium pilosissimum* (Pr) foram os que mais apresentaram diferenças sazonais com 26 e 18 casos, respectivamente, de um total de 63 comparações realizadas para cada espécie. As duas espécies apresentaram variações estacionais para MER, Cfv e Cfs nas duas matas, mas não em todos os nutrientes.

Tabela 5.2- Comparação dos parâmetros nutricionais entre estações do ano para as espécies co-ocorrentes e o total da comunidade na mata de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM). Os códigos definem se a retranslocação de nutrientes (MER); a concentração nas folhas verdes (Cfv) e a concentração nas folhas senescentes (Cfs) foram maiores (S>) ou menores (S<) na estação seca, para cada nutriente e por espécie (teste-t pareado; $p \leq 0,05$; $n = 5$ por espécie).

Espécies	Seca x Chuvosa													
	N		P		K		Ca		Mg		S		Mn	
	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM
<i>B. rubescens</i>														
MER	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cfv	-	-	S>	-	S>	-	-	S>	-	-	-	S>	S>	-
Cfs	-	-	-	-	S>	-	S>	S>	-	-	S>	S>	-	-
<i>P. pilosissimum</i>														
MER	-	-	-	-	S>	-	-	-	-	-	S>	-	S<	S<
Cfv	-	-	S>	-	-	S>	S>	S>	-	-	S>	S>	-	S<
Cfs	S<	-	-	-	S<	-	S>	S>	-	-	S>	S>	S>	-
<i>A. intermedia</i>														
MER	-	-	-	-	S>	S>	-	-	S<	S<	S<	-	-	-
Cfv	-	-	S>	-	-	S<	S>	-	-	-	S>	S>	S>	-
Cfs	-	-	S>	-	S<	S<	S>	-	-	-	S>	S>	S>	S>
<i>C. cognatum</i>														
MER	-	S>	S>	S>	-	S>	-	-	-	-	-	-	-	-
Cfv	-	-	-	-	-	-	S>	-	-	S>	S>	S>	-	-
Cfs	-	-	-	S<	-	S<	-	S<	-	S>	-	S<	-	-
<i>T. altíssima</i>														
MER	S<	-	S<	S<	S>	-	-	-	S>	S>	-	-	-	S>
Cfv	-	-	S>	-	-	-	S>	-	-	-	S>	S>	-	-
Cfs	-	-	S>	-	S<	S<	-	S>	-	-	S>	S>	-	-
<i>E. parviflorus</i>														
MER	S<	S<	S<	S<	S<	S<	-	-	S<	-	-	S<	S>	-
Cfv	S>	-	S>	S>	-	S>	S>	-	-	-	S>	S>	-	-
Cfs	S>	S>	S>	S>	S>	S>	S<	-	-	S>	-	S>	S<	-
1Total da comunidade														
Cfs	-	S<	-	S<	S>	-	-	S>	S>	-	-	-	S>	S>

¹Calculado a partir dos valores de concentração de nutrientes do Capítulo 4 da presente tese.

A espécie que menos manifestou sazonalidade foi *Brosimum rubescens*, com apenas 10 caso dentre as 63 comparações. Para as demais espécies, apesar de algumas variações aleatórias, não foram verificadas tendências suficientes para caracterizar padrões sazonais. Em relação ao total da comunidade, a Cfs de N e P foram significativamente menores na estação seca e as de Ca e Mn significativamente maiores na MM, enquanto as Cfs da comunidade na MB foram maiores para K, Mg e Mn. Foi possível notar apenas discreta tendência de maior Cfv na estação seca, com 31 casos distribuídos de forma equilibrada entre as espécies. Somente dois casos (*Amaioua intermedia*, K na MM e *Protium pilosissimum*, Mn na MM) apresentaram valores menores de Cfv na seca. Para as Cfs, verificou-se praticamente a mesma variação, com 32 casos de maiores Cfs durante a seca e nove de menores. Já com a MER, não foi observada tendência de maiores taxas na seca, com apenas 13 casos de concentrações significativamente maiores e 16 menores.

Para as três variáveis nutricionais (MER, Cfv e Cfs), 73 casos comparativos entre espécies apresentaram valores superiores na seca (28,9%) e 29 inferiores (11,5%), de um total de 252 comparações. Este fato demonstra pequena tendência de valores maiores durante a estação seca, mas não o suficiente para o estabelecimento de padrão de forte evidência de sazonalidade em nenhum dos parâmetros.

5.3.2 Sazonalidade entre áreas

Entre as matas, N foi o elemento que mais diferiu nas concentrações de folhas verdes (Cfv), apresentando valores significativamente maiores na MB para *Protium pilosissimum* (Pp) na estação seca e na chuvosa e em *Amaioua intermedia* (Am) apenas na chuvosa. Os valores de N para *Brosimum rubescens* (Br) foram menores na seca e maiores na chuva. O fósforo diferiu somente para Br na época seca, apresentando valores significativamente maiores na MB (teste t-pareado, $p \leq 0,05$). Os demais elementos variaram muito pouco e nenhum padrão ou tendência foi observado (Tabela 5.2 e 5.3). As Cfv de N variaram de 13,78 g.kg⁻¹ em *Tetragastris altissima* (Te) na MM na seca até 30,92 g.kg⁻¹ em *Ephederanthus parviflorus* (Ep) na MB, também na seca (C.V. = 20,23%). O fósforo variou de 0,48 g.kg⁻¹ em *Cheiloclinium cognatum* (Ch) na MM na chuva a 0,96 g.kg⁻¹ em Pp na MB durante a seca (C.V. = 34%). Os demais elementos apresentaram amplitude de variação similar, com atenção ao Ca, que apresentou a maior variação entre áreas, com 2,21 g.kg⁻¹ em *Tetragastris altissima* (Te)

na MB até 13,5 g.kg⁻¹ em Ch na MM (C.V. = 58%), amplitude já esperada em algum elemento, uma vez que a comparação envolve espécies distintas. Quanto à relação N/P nas folhas verdes, a amplitude de variação entre as matas e espécies não foi muito grande. Este índice variou de 18,34 em Br na MB durante a estação seca até 35,68 em Am na MB durante a chuvosa (C.V. = 17,5%) e nenhuma tendência importante foi observada nos casos comparados.

Tabela 5.3- Concentração de nutrientes nas folhas verdes (mg.g⁻¹) e relação N/P de seis espécies co-ocorrentes na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente de cada espécie (teste-t $p < 0,05$; n=5 por espécie em cada estação). Desvio padrão entre parênteses.

Estação / Nutriente	Espécies											
	<i>B. rubescens</i>		<i>P. pilosissimum</i>		<i>A. intermedia</i>		<i>C. cognatum</i>		<i>T. altissima</i>		<i>E. parviflorus</i>	
	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM
Seca												
N	17,24 ^a (1,45)	19,82 ^b (1,17)	20,10 ^a (0,99)	17,10 ^b (1,48)	20,40 ^a (1,86)	18,08 ^b (1,30)	15,54 ^a (1,86)	15,24 ^a (0,94)	17,80 ^a (3,86)	13,78 ^a (1,30)	30,92 ^a (2,01)	29,56 ^a (3,86)
P	0,94 ^a (0,11)	0,76 ^b (0,05)	0,96 ^a (0,05)	0,80 ^a (0,15)	0,74 ^a (0,16)	0,62 ^a (0,13)	0,61 ^a (0,01)	0,66 ^a (0,04)	0,91 ^a (0,17)	0,66 ^a (0,08)	0,94 ^a (0,11)	0,91 ^a (0,10)
N/P	18,34	26,08	20,94	21,38	27,57	29,16	25,48	23,09	19,56	20,88	32,89	32,48
K	11,04 ^a (1,49)	7,16 ^b (1,91)	4,24 ^a (0,76)	5,34 ^a (2,38)	5,72 ^a (2,19)	3,76 ^a (1,58)	5,28 ^a (1,50)	3,92 ^b (0,31)	6,68 ^a (1,81)	5,52 ^a (2,68)	7,48 ^a (1,28)	4,92 ^b (1,41)
Ca	5,02 ^a (0,84)	6,36 ^a (1,49)	3,54 ^a (0,53)	4,78 ^a (1,24)	5,68 ^a (0,76)	5,22 ^a (1,22)	11,02 ^a (3,17)	15,5 ^b (2,01)	3,06 ^a (0,83)	3,06 ^a (0,30)	5,20 ^a (0,66)	5,01 ^a (1,18)
Mg	1,86 ^a (0,37)	3,38 ^b (0,42)	1,54 ^a (0,31)	2,22 ^a (0,76)	2,10 ^a (0,21)	2,78 ^a (0,36)	3,32 ^a (0,69)	3,58 ^a (0,69)	2,06 ^a (0,71)	2,88 ^a (0,54)	1,76 ^a (0,05)	2,66 ^b (0,39)
S	1,04 ^a (0,19)	1,01 ^a (0,12)	1,68 ^a (0,21)	1,42 ^a (0,08)	1,82 ^a (0,13)	1,84 ^a (0,35)	1,94 ^a (3,85)	2,24 ^a (0,32)	1,80 ^a (0,29)	1,36 ^a (0,15)	1,88 ^a (0,08)	1,94 ^a (0,29)
Mn (mg.kg ⁻¹)	662,4 ^a (109,6)	289,2 ^b (93,7)	78,40 ^a (20,6)	39,21 ^b (10,2)	75,02 ^a (19,4)	50,01 ^b (13,2)	31,40 ^a (6,2)	55,60 ^a (11,1)	555,6 ^a (113,1)	442,2 ^a (59,2)	709,6 ^a (194,2)	346,6 ^b (136,9)
Chuvosa												
N	17,41 ^a (1,39)	18,32 ^a (0,86)	21,04 ^a (1,51)	17,90 ^b (0,71)	19,98 ^a (1,70)	18,36 ^a (1,21)	17,06 ^a (1,82)	14,60 ^b (0,76)	16,56 ^a (0,71)	15,36 ^a (0,96)	25,82 ^a (3,19)	21,56 ^a (3,31)
P	0,78 ^a (0,08)	0,82 ^a (0,04)	0,72 ^a (0,08)	0,74 ^a (0,09)	0,56 ^a (0,15)	0,61 ^a (0,07)	0,48 ^a (0,13)	0,58 ^a (0,11)	0,58 ^a (0,08)	0,6 ^a (0,01)	0,74 ^a (0,05)	0,70 ^a (0,12)
N/P	22,32	22,34	29,22	24,19	35,68	30,10	35,54	25,17	28,55	25,60	34,89	30,80
K	8,56 ^a (0,93)	6,08 ^b (0,91)	4,56 ^a (0,59)	4,08 ^a (1,37)	7,84 ^a (2,31)	6,56 ^a (1,66)	5,12 ^a (1,77)	4,12 ^a (1,02)	7,28 ^a (2,3)	6,24 ^a (2,37)	5,96 ^a (2,22)	3,48 ^a (0,74)
Ca	4,22 ^a (0,52)	4,82 ^a (0,78)	2,94 ^a (0,25)	3,42 ^a (0,32)	3,98 ^a (0,4)	4,36 ^a (0,91)	8,86 ^a (1,82)	13,5 ^b (3,34)	2,21 ^a (0,48)	2,48 ^a (0,4)	5,04 ^a (0,68)	4,28 ^a (1,34)
Mg	1,86 ^a (0,13)	3,06 ^b (0,32)	1,52 ^a (0,05)	1,72 ^a (0,49)	2,01 ^a (0,24)	2,22 ^a (0,11)	2,98 ^a (0,72)	2,96 ^a (0,53)	1,76 ^a (0,39)	2,42 ^a (0,68)	1,68 ^a (0,16)	2,12 ^a (0,11)
S	0,72 ^a (0,11)	0,58 ^b (0,04)	0,96 ^a (0,09)	0,96 ^a (0,09)	1,28 ^a (0,19)	1,34 ^a (0,16)	1,14 ^a (0,19)	1,36 ^a (0,28)	0,74 ^a (0,11)	0,56 ^a (0,05)	1,06 ^a (0,06)	1,02 ^a (0,12)
Mn (mg.kg ⁻¹)	487,2 ^a (131,8)	214,4 ^b (47,95)	67,82 ^a (9,57)	55,81 ^b (8,78)	47,81 ^a (7,56)	37,62 ^b (2,79)	28,21 ^a (8,75)	32,80 ^a (35,78)	445,6 ^a (164,0)	412,1 ^a (113,8)	669,4 ^a (194,3)	289,2 ^a (87,22)

As concentrações nas folhas senescente (Cfs) diferiram um pouco mais do que as Cfv entre as matas (Tabela 5.4). A variação para a concentração de N foi de 9,44 g.kg⁻¹ em Te na MM durante a seca até 26,6 g.kg⁻¹ em Ep na MB (C.V. 26,5%), também na seca. O elemento que mais diferiu entre as matas foi P, mas não apresentou grandes variações entre estações, com valores situados entre 0,26 g.kg⁻¹ em Te na MB na estação chuvosa e 0,74 g.kg⁻¹ em Ep na MB durante a seca (C.V. 27,2%). As variações dos demais elementos foram semelhantes ao observado nas Cfv, com atenção ao K, que apresentou amplitude bastante acentuada, com o menor valor de 0,36 g.kg⁻¹ em Am na MM durante a seca e o maior de 7,04 g.kg⁻¹ em Br na MB, também na estação seca. Considerando todas as comparações entre matas e espécies, as Cfv e Cfs dos elementos, de um modo geral, não evidenciaram qualquer padrão que pudesse ser diferencial para a MB ou para *Brosimum rubescens*, especialmente.

5.3.3 Retranslocação

Para a retranslocação, em valores de medida de eficiência de reabsorção (MER%), foram verificadas poucas diferenças significativas entre as matas na estação seca (teste-t $p \leq 0,05$). O nitrogênio diferiu apenas para Te e Ep, com taxas significativamente maiores na MM. Fósforo também apresentou taxas maiores na MM para Te e para Ch durante a estação seca. Potássio, S e Mn apresentaram as maiores MER para Ch; Mg para Te e Ep; Mn para Br, Pr e Ep, todos na MM. Os valores de MER, corrigidos e não corrigidos estão na Tabela 5.4.

Na estação chuvosa, as variações foram ainda menores. A taxa de retranslocação do nitrogênio não diferiu entre áreas em nenhuma das espécies. Fósforo diferiu significativamente entre as matas somente em Pr (36,2% MB e 45,9% MM, valores corrigidos). Da mesma forma, K apresentou valores maiores em Pr, mas na MB e em Te na MM. O magnésio diferiu somente em Am, com valores maiores na MB. Enxofre e Mn diferiram entre matas para Te, e apresentaram valores superiores na MB em ambos os casos. Os valores negativos de Ca, S e Mn não corrigidos eram esperados, uma vez que esses elementos são pouco móveis. Os valores corrigidos que ainda se mostraram negativos foram de S e Mn, em alguns casos. O teste de correlação de Spearman revelou não haver relação significativa ($p \leq 0,05$) para a MER entre N e P nas seis espécies, tanto na MB quanto na MM e nas duas estações do ano (Figura 5.1).

Tabela 5.4- Concentração de nutrientes (g.kg^{-1}) nas folhas senescentes de seis espécies co-ocorrentes na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente de cada espécie (teste-t $p \leq 0,05$; $n = 5$ por espécie em cada estação). Desvio padrão entre parênteses.

Estação/ Nutriente	Espécies											
	<i>B. rubescens</i>		<i>P. pilosissium</i>		<i>A. intermedia</i>		<i>C. cognatum</i>		<i>T. altissima</i>		<i>E. parviflorus</i>	
	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM
Seca												
N	12,64 ^a (1,20)	12,92 ^a (1,02)	14,96 ^a (0,76)	13,04 ^a (1,46)	16,92 ^a (0,62)	14,66 ^b (1,20)	10,90 ^a (0,82)	10,90 ^a (0,82)	14,36 ^a (5,09)	9,44 ^a (0,76)	26,64 ^a (5,64)	20,06 ^a (1,71)
P	0,50 ^a (0,15)	0,30 ^b (0,07)	0,62 ^a (0,05)	0,44 ^b (0,11)	0,42 ^a (0,08)	0,26 ^b (0,05)	0,36 ^a (0,05)	0,32 ^a (0,04)	0,60 ^a (0,29)	0,26 ^b (0,05)	0,74 ^a (0,18)	0,68 ^a (0,13)
K	7,04 ^a (2,19)	2,28 ^b (0,54)	1,76 ^a (0,59)	1,56 ^a (0,57)	0,76 ^a (0,16)	0,36 ^b (0,16)	3,88 ^a (1,33)	1,44 ^b (0,16)	3,28 ^a (0,65)	2,32 ^a (1,75)	6,10 ^a (1,93)	3,86 ^b (0,90)
Ca	7,30 ^a (0,79)	8,10 ^a (1,31)	3,68 ^a (0,16)	4,32 ^a (0,54)	6,44 ^a (1,27)	5,70 ^a (0,90)	12,64 ^a (1,34)	20,88 ^b (4,19)	3,82 ^a (2,06)	3,68 ^a (0,31)	5,44 ^a (1,62)	5,04 ^a (0,70)
Mg	2,10 ^a (0,24)	3,44 ^b (0,37)	1,34 ^a (0,18)	1,82 ^b (0,26)	1,90 ^a (0,14)	2,02 ^a (0,17)	2,58 ^a (1,05)	4,14 ^b (0,46)	1,92 ^a (0,23)	2,32 ^a (0,50)	1,92 ^a (0,21)	2,30 ^b (0,18)
S	1,44 ^a (0,09)	1,08 ^b (0,08)	1,50 ^a (0,07)	1,38 ^a (0,16)	1,50 ^a (0,12)	1,36 ^a (0,15)	1,76 ^a (0,72)	1,60 ^a (0,22)	1,66 ^a (0,51)	1,20 ^a (0,15)	2,46 ^a (1,98)	2,30 ^a (0,12)
Mn	818,4 ^a (44,24)	417,2 ^b (111,9)	86,80 ^a (13,60)	65,40 ^a (13,66)	122,2 ^a (25,23)	72,80 ^b (9,17)	44,20 ^a (13,60)	55,60 ^a (11,54)	590,0 ^a (162,3)	488,6 ^a (52,61)	491,2 ^a (47,08)	340,0 ^b (101,1)
Chuvosa												
N	12,62 ^a (0,99)	13,22 ^a (2,40)	17,74 ^a (2,14)	13,36 ^b (1,52)	16,46 ^a (0,71)	14,06 ^a (1,50)	14,16 ^a (4,03)	12,52 ^a (1,33)	9,58 ^a (0,68)	10,42 ^a (0,72)	18,14 ^a (1,72)	13,88 ^a (1,75)
P	0,50 ^a (0,32)	0,34 ^a (0,05)	0,56 ^a (0,08)	0,40 ^b (0,01)	0,28 ^a (0,04)	0,40 ^a (0,14)	0,34 ^a (0,08)	0,40 ^a (0,01)	0,26 ^a (0,08)	0,40 ^b (0,01)	0,40 ^a (0,10)	0,42 ^a (0,04)
K	3,92 ^a (1,21)	3,00 ^a (0,76)	4,56 ^a (0,71)	1,80 ^b (0,63)	3,24 ^a (0,78)	2,56 ^a (0,55)	3,88 ^a (1,30)	3,32 ^a (0,55)	6,28 ^a (0,65)	3,48 ^b (1,00)	3,64 ^a (1,58)	2,04 ^b (0,08)
Ca	6,24 ^a (0,48)	6,84 ^a (1,42)	3,26 ^a (0,13)	3,56 ^a (0,44)	5,30 ^a (1,32)	5,30 ^a (0,36)	11,48 ^a (1,81)	17,04 ^b (0,98)	2,76 ^a (0,59)	3,22 ^a (1,75)	7,56 ^a (0,86)	5,52 ^b (0,89)
Mg	1,88 ^a (0,31)	3,32 ^b (0,34)	1,46 ^a (0,21)	1,86 ^a (0,13)	1,90 ^a (0,14)	2,24 ^a (0,49)	2,92 ^a (0,66)	2,94 ^a (0,58)	1,56 ^a (0,18)	2,58 ^b (0,31)	2,06 ^a (0,18)	2,24 ^a (0,42)
S	0,96 ^a (0,05)	0,76 ^b (0,05)	1,12 ^a (0,04)	0,96 ^b (0,15)	1,06 ^a (0,16)	1,06 ^a (0,11)	1,02 ^a (0,32)	1,12 ^a (0,17)	0,66 ^a (0,05)	0,68 ^b (0,23)	1,32 ^a (0,36)	1,14 ^a (0,15)
Mn (mg.kg^{-1})	783,0 ^a (104,2)	388,4 ^b (145,0)	72,20 ^a (11,41)	53,20 ^a (13,62)	70,80 ^a (12,02)	49,20 ^b (8,16)	48,80 ^a (27,30)	52,80 ^a (11,43)	509,0 ^a (109,0)2	570,8 ^a (70,90)	875,0 ^a (130,9)	390,2 ^b (50,60)

A menor MER corrigida foi de Mn para *Cheilochlinium* (Ch) (-36,7%) durante a estação chuvosa na MB e a maior foi de K para *Amaioua* (Am) durante a estação seca (92,4%), na MB. A MER de N variou de 31,9% em Ep na MB durante a seca a 54,3% para *Tetragastris* (Te) na MB, durante a estação chuvosa. Fósforo variou de 37,8% em *Ephederanthus* (Ep) na MB na seca a 68,8% em Br na MM durante na chuva.

A mata mista apresentou taxas maiores de retranslocação em nove casos na seca e três na chuva, contra quatro da MB na seca e três na chuva. Considerando o total 84 de comparações feitas entre elementos e espécies para MER, foram verificadas diferenças significativas em apenas 20 casos (teste-t $p \leq 0,05$). Dentre estes casos, nenhuma tendência foi verificada em termos de elemento ou espécie em particular, não sendo evidenciado, portanto, nenhum padrão.

Tabela 5.5- Medida de eficiência de reabsorção de nutrientes (MER; %) sem correção (a) e corrigida segundo van Heerwaarden *et al.* (2003) (b) para seis espécies co-ocorrentes na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas para cada nutriente e cada espécie (teste-t $p \leq 0,05$; $n = 5$ por espécie).

Estação/ Nutriente	Espécies												
	<i>B. rubescens</i>		<i>P. pilosissium</i>		<i>A. intermedia</i>		<i>C. cognatum</i>		<i>T. altissima</i>		<i>E. parviflorus</i>		
	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	
Seca													
N	(a)	26,7 ^a	34,8 ^a	25,6 ^a	23,7 ^a	17,1 ^a	18,9 ^a	29,9 ^a	28,5 ^a	19,3 ^a	31,5 ^b	13,8 ^a	32,1 ^b
	(b)	42,1	48,5	41,2	39,7	34,5	35,9	44,6	43,5	36,2	45,9	31,9	46,4
P	(a)	46,8 ^a	60,5 ^a	35,4 ^a	45,0 ^a	43,2 ^a	58,1 ^a	40,0 ^a	51,5 ^b	33,3 ^a	60,6 ^b	21,3 ^a	24,4 ^a
	(b)	58,0	68,8	49,0	56,6	55,1	66,9	52,6	61,7	47,3	68,9	37,8	40,3
K	(a)	36,2 ^a	68,2 ^a	58,5 ^a	70,8 ^a	86,7 ^a	90,4 ^a	26,5 ^a	63,3 ^b	50,9 ^a	58,0 ^a	18,4 ^a	21,5 ^a
	(b)	49,6	74,9	67,2	76,9	89,5	92,4	41,9	71,0	61,2	66,8	35,5	38,0
Ca	(a)	-45,4 ^a	-27,4 ^a	-4,0 ^a	9,6 ^a	-13,4 ^a	-9,2 ^a	-14,9 ^a	-34,7 ^a	-24,8 ^a	-20,3 ^a	-4,6 ^a	-0,8 ^a
	(b)	-14,9	-0,6	17,8	28,6	10,4	13,7	9,2	-6,4	1,4	5,0	17,4	20,4
Mg	(a)	-12,9 ^a	-1,8 ^a	13,0 ^a	18,0 ^a	9,5 ^a	27,3 ^a	22,3 ^a	-15,6 ^b	6,8 ^a	19,4 ^b	-9,1 ^a	13,5 ^b
	(b)	10,8	19,6	31,3	35,2	28,5	42,6	38,6	8,7	26,4	36,3	13,8	31,7
S	(a)	-38,5 ^a	-8,0 ^a	10,7 ^a	2,8 ^a	17,6 ^a	26,1 ^a	9,3 ^a	28,6 ^b	7,8 ^a	11,8 ^a	-30,9 ^a	-18,6 ^a
	(b)	-9,4	14,7	29,5	23,2	34,9	41,6	28,3	43,6	27,2	30,3	-3,4	6,3
Mn	(a)	-23,6 ^a	-44,3 ^b	-10,7 ^a	-66,8 ^b	-62,9 ^a	-45,6 ^a	-40,8 ^a	0,2 ^b	-6,2 ^a	-10,5 ^a	30,8 ^a	1,9 ^b
	(b)	2,4	-14,0	12,5	-31,8	-28,7	-15,0	-11,2	21,2	16,1	12,7	45,3	22,5
Chuvosa													
N	(a)	27,5 ^a	27,8 ^a	15,7 ^a	25,4 ^a	17,6 ^a	23,4 ^a	17,0 ^a	14,2 ^a	42,1 ^a	32,2 ^a	29,7 ^a	35,6 ^a
	(b)	42,7	43,0	33,4	41,1	34,9	39,5	34,4	32,2	54,3	46,4	44,5	49,1
P	(a)	35,9 ^a	58,5 ^a	22,2 ^a	45,9 ^b	50,0 ^a	33,3 ^b	29,2 ^a	31,0 ^a	55,2 ^a	33,3 ^b	45,9 ^a	40,0 ^b
	(b)	49,4	67,2	38,5	57,3	60,5	47,3	44,1	45,5	64,6	47,3	57,3	52,6
K	(a)	54,2 ^a	50,7 ^a	61,5 ^a	55,9 ^b	58,7 ^a	61,0 ^a	24,2 ^a	19,4 ^a	13,7 ^a	44,2 ^b	38,9 ^a	41,4 ^a
	(b)	63,8	61,1	69,6	65,2	67,4	69,2	40,1	36,3	31,8	55,9	51,7	53,7
Ca	(a)	-47,9 ^a	-41,9 ^a	-10,9 ^a	-4,1	-33,2 ^a	-21,6 ^a	-29,6 ^a	-26,2	-25,5 ^a	-29,8 ^a	-50,0 ^a	-29,0 ^a
	(b)	-16,8	-12,1	12,4	17,8	-5,2	3,9	-2,4	0,3	0,9	-2,5	-18,5	-1,9
Mg	(a)	-1,1 ^a	-8,5 ^a	3,9 ^a	-9,4 ^b	5,0 ^a	-0,9 ^b	2,0 ^a	0,7 ^a	11,4 ^a	-6,6 ^a	-22,6 ^a	-5,7 ^a
	(b)	20,1	14,3	24,1	13,6	25,0	20,3	22,6	21,6	30,0	15,8	3,1	16,5
S	(a)	-33,3 ^a	-31,0 ^a	-16,7 ^a	0,1 ^b	17,2 ^a	20,9 ^a	10,5 ^a	17,6 ^a	10,8 ^a	-21,4 ^b	-24,5 ^a	-11,8 ^a
	(b)	-5,3	-3,5	7,8	21,1	34,6	37,5	29,3	34,9	29,5	4,1	1,6	11,7
Mn	(a)	-60,7 ^a	-81,2 ^a	-6,5 ^a	4,7 ^b	-48,1 ^a	-30,9 ^a	-73,0 ^a	-61,0 ^a	-14,2 ^a	-38,5 ^b	-30,7 ^a	-34,8 ^a
	(b)	-27,0	-43,1	15,9	24,7	-17,0	-3,4	-36,7	-27,2	9,8	-9,4	-3,3	-6,5

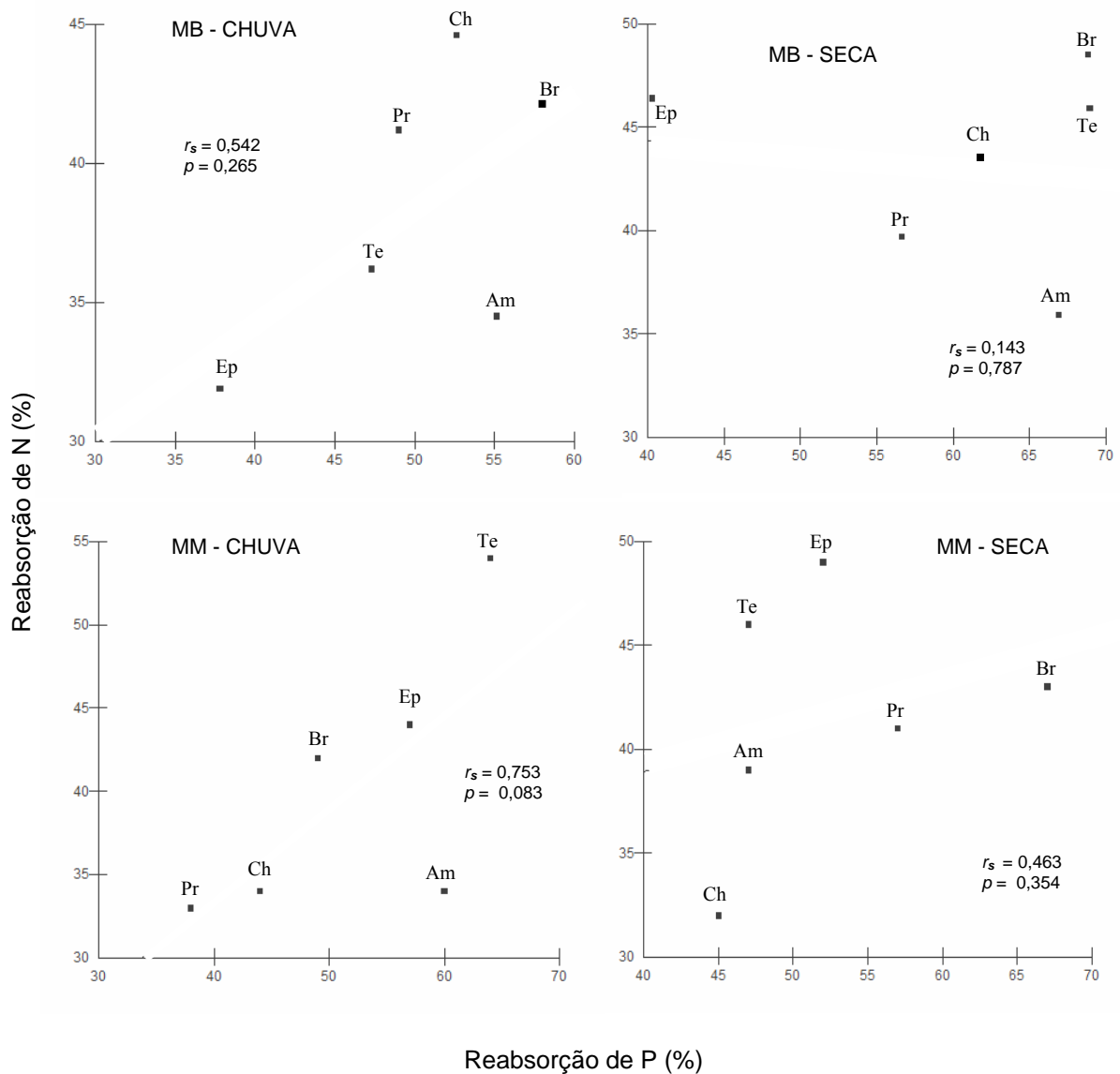


Figura 5.1- Relação da eficiência de reabsorção foliar (%) entre N e P em seis espécies co-ocorrentes (correlação de Spearman $p \leq 0,05$) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) na estação seca e chuvosa. Am=*Amaioiua intermedia*; Br=*Brosimum rubescens*; Ch=*Cheiloclinium cognatum*; Ep=*Ephederanthus parviflorus*; Pr=*Protium pilosissimum*.

5.3.4- Eficiência de uso dos nutrientes das espécies (EUN)

Os valores de EUN estão na Tabela 5.6. As diferenças e variações estatísticas são as mesmas para concentração de nutrientes nas folhas senescentes. Das 42 comparações na seca, apenas 15 diferiram entre matas, com EUN significativamente maior na MB (teste-t $p \leq 0,05$) apenas para Mg em quatro dos 42 casos (Br, 476; Pr, 746; Ch 388 e Ep, 521). A mata mista apresentou maior EUN durante a estação seca em 11 casos: N (Am, 68); P (Br, 3.333; Pr, 2.273; Am, 3.846 e Te, 3848); K (Am, 2.778; Ch 694) e Mn (Br 2.397; Am, 13.736 e Ep, 2.941).

Tabela 5.6- Eficiência de uso dos nutrientes (EUN) para seis espécies co-ocorrentes na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) nas duas estações do ano. As diferenças estatísticas entre as matas são as mesmas para concentração de nutrientes nas folhas senescentes.

Estação/ Nutriente	Espécies											
	<i>B. rubescens</i>		<i>P. pilosissium</i>		<i>A. intermedia</i>		<i>C. cognatum</i>		<i>T. altissima</i>		<i>E. parviflorus</i>	
	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM	MB	MM
Seca												
N	79	77	67	77	59	68	92	92	70	106	38	50
P	2.000	3.333	1.613	2.273	2.381	3.846	2.778	3.125	1.667	3.846	1.351	1.471
K	142	439	568	641	1.316	2.778	258	694	305	431	164	259
Ca	137	123	272	231	155	175	79	48	262	272	184	198
Mg	476	291	746	549	526	495	388	242	521	431	521	435
S	694	926	667	725	667	735	568	625	602	833	407	435
Mn	1.222	2.397	11.521	15.291	8.183	13.736	22.624	17.986	1.695	2.047	2.036	2.941
Chuvosa												
N	79	76	56	75	61	71	71	80	104	96	55	72
P	2.000	2.941	1.786	2.500	3.571	2.500	2.941	2.500	3.846	2.500	2.500	2.381
K	255	333	219	556	309	391	258	301	159	287	275	490
Ca	160	146	307	281	189	189	87	59	362	311	132	181
Mg	532	301	685	538	526	446	342	340	641	388	485	446
S	1.042	1.316	893	1.042	943	943	980	893	1.515	1.471	758	877
Mn	1.277	2.575	13.85	18.797	14.124	20.325	20.492	18.939	1.965	1.752	1.143	2.563

Nas demais 27 comparações, não foram observadas diferenças durante a seca. Na estação chuvosa, a MB também apresentou alguns valores significativamente menores de EUN para N (Pr, 56), P (Pr, 1.786), K (Pr, 219, Te, 159 e Ep, 275). A EUN foi maior em apenas seis casos na MB, contra 11 na MM. Considerando as duas estações do ano, Br apresentou maior EUN em 10 comparações e a MM em 22. Os maiores valores foram registrados para Mn (26.553, Ch/MB/estação chuvosa) e o menor para Ca (59, Ch/MM/estação chuvosa). Em geral, N e Ca apresentaram as mais baixas EUN e P, S e Mn as mais altas.

5.3.5. Eficiência de uso dos nutrientes (EUN) da comunidade.

Comparando-se a EUN média da comunidade na MM e MB (MC, valores do Capítulo 4 do presente trabalho) com os valores das seis espécies (incluindo *Brosimum*) e com os de *Brosimum rubescens* (Br), foi possível verificar de forma mais consistente o nível de participação da espécie monodominante na EUN total de cada mata. Foram feitas comparações de MC, M6 e Br para cada nutriente, nas duas matas e nas duas estações do ano, perfazendo um total de 72 casos analisados (Tabela 5.7).

Para N e Mg, não foram verificadas diferenças significativas entre MC, M6 e Br nas duas matas e estações do ano (teste-t $p \leq 0,05$), o que contraria o hipotetizado. Para P na estação seca e K na chuvosa, também não foram verificadas diferenças significativas de EUN entre a MB e MM. As diferenças verificadas para P ocorreram apenas em M6 na estação chuvosa, que apresentou EUN maior do que MC e Br tanto na MB quanto na MM.

A EUN de K em Br foi menor que a de M6 na MB e MM na estação seca, mas não em relação à MC. A EUN de Ca em Br foi menor que a de MC e M6 nas duas matas e estações do ano. Para o Mn, Br apresentou EUN menor que M6 nas duas matas e estações do ano, sendo menor que MC na MB durante a estação chuvosa e indiferente nos demais casos. Do total de 72 comparações realizadas, Br apresentou valores de EUN maiores apenas de P na MM em relação a M6 durante a estação chuvosa (2.491).

Em relação à seqüência de nutrientes, a EUN da MC na MB e na MM durante a estação seca e a EUN de Br na MB durante as duas estações apresentaram a ordem: P>Mn>Mg>K>Ca>N. Para a MB e MM na estação chuvosa, a seqüência da EUN da comunidade foi: Mn>P>Mg>K>Ca>N. Para a EUN de Br na MM durante a estação seca e chuvosa a seqüência foi: P>Mn>K>Mg>Ca>N.

Tabela 5.7. Eficiência de uso de nutrientes (EUN) na mata monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) para a média total da comunidade (MC), média das seis espécies co-ocorrentes (M6) e média de *Brosimum rubescens* (Br) nas duas estações do ano. Letras diferentes na mesma coluna indicam diferenças significativas do nutriente dentro de cada mata em cada estação do ano (Kruskal-Wallis $p \leq 0,05$).

Estação	Mata	EUN						
		N	P	K	Ca	Mg	Mn	
Seca	MB	¹ MC	65 ^a	1.923 ^a	213 ^a	171 ^a	467 ^a	1.438 ^a
		M6	68 ^a	1.965 ^a	459 ^b	182 ^a	530 ^a	7.880 ^b
		Br	79 ^a	2.000 ^a	142 ^a	137 ^b	476 ^a	1.222 ^a
	MM	¹ MC	80 ^a	3.334 ^a	305 ^a	129 ^a	340 ^a	2.688 ^a
		M6	78 ^a	2.982 ^a	874 ^b	175 ^a	407 ^a	9.066 ^b
		Br	77 ^a	3.333 ^a	439 ^a	123 ^a	291 ^a	2.397 ^a
Chuvosa	MB	¹ MC	58 ^a	1.667 ^a	385 ^a	205 ^a	595 ^a	3.425 ^a
		M6	71 ^a	2.774 ^b	246 ^a	206 ^a	535 ^a	6.731 ^b
		Br	79 ^a	2.000 ^a	255 ^a	160 ^b	532 ^a	1.277 ^c
	MM	¹ MC	70 ^a	1.758 ^a	378 ^a	162 ^a	406 ^a	4.183 ^a
		M6	78 ^a	2.554 ^b	393 ^a	195 ^a	410 ^a	10.825 ^b
		Br	76 ^a	2.941 ^b	333 ^a	146 ^b	301 ^a	2.575 ^a

¹Calculado a partir dos valores de concentração de nutrientes do Capítulo 4 da presente tese.

5.4 DISCUSSÃO

5.4.1 Concentrações de nutrientes

Comparando com o proposto por Vitousek & Sanford (1986), as concentrações de N nas folhas verdes (Cfv) de *Brosimum rubescens* (Br), *Protium pilosissimum* (Pr), *Amaioua intermedia* (Am) e *Tetragastris altissima* (Te), nas duas matas e estações do ano, se apresentaram no limite máximo para florestas tropicais em solos distróficos. *Cheiloclinium cognatum* (Ch) na estação seca e *Tetragastris altissima* (Ta) na chuvosa apresentaram teores próximos ao intervalo da média proposta pelos autores. Fósforo, contudo, ficou acima do limite máximo (0,5 a 0,6) nas duas matas e em todas as espécies durante a estação seca e para a maioria dos casos durante a chuvosa. Os valores de K e Ca, em geral, ficaram dentro da média durante a estação seca, mas com valores maiores em Br, Ep, Te e Am na estação chuvosa. Em relação ao Ca, apenas Ch

apresentou valores elevados, semelhantes aos de solos mesotróficos. O magnésio ficou dentro da faixa normal proposta pelos autores à exceção de Br na MM nas duas estações e Ch nas duas matas durante a seca, que apresentaram valores mais elevados.

Ao contrário da concentração nas folhas verdes (Cfv), a concentração de N e P das folhas senescentes (Cfs) ficou dentro do intervalo proposto por Vitousek & Sanford (1986) para florestas tropicais em solos distróficos. Cálcio apresentou teores elevados nas folhas senescentes de Ch, refletindo os altos teores nas folhas verdes desta espécie e confirmando a sua relativa imobilidade. Nas demais espécies, incluindo Br, os teores de Ca nas duas estações do ano ficaram dentro do intervalo normal para a maioria dos solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986). De modo geral, as concentrações foliares refletem as concentrações no solo (Brady & Weil 1996), o que não explica os altos teores em Ch, já que o solo nas duas matas é pobre no elemento. É provável que a espécie tenha grande capacidade de absorção do elemento da camada de serapilheira, algo que poderia ser esperado para Br, dada a sua monodominância e a suposta maior capacidade de realizar as funções de nutrição mineral.

As grandes variações de N nas Cfv ($13,78\text{g.kg}^{-1}$ a $30,92\text{g.kg}^{-1}$) foram semelhantes às encontradas por Scott *et al.* (1992) em uma floresta na Ilha de Maracá ($13,6\text{ g.kg}^{-1}$ a $25,3\text{ g.kg}^{-1}$). Já as variações nas concentrações de P do presente estudo ($0,48\text{ g.kg}^{-1}$ a $0,96\text{ g.kg}^{-1}$) e de K ($3,76\text{ g.kg}^{-1}$ a $8,56\text{ g.kg}^{-1}$) foram menores que as de Maracá (P: $0,79\text{g.kg}^{-1}$ a $1,61\text{g.kg}^{-1}$; K: $6,9\text{ g.kg}^{-1}$ a $12,5\text{g.kg}^{-1}$), enquanto as de Ca ($2,21\text{ g.kg}^{-1}$ a $13,5\text{ g.kg}^{-1}$) e Mg ($1,52\text{ g.kg}^{-1}$ a $3,58\text{ g.kg}^{-1}$) foram maiores. Já no caso da Cfs, nossos valores foram superiores somente para Ca, mas a amplitude de variação encontrada no presente estudo foi maior para todos os nutrientes.

Sizer *et al.* (2000), analisando a média de Cfv de 20 indivíduos de diversas espécies escolhidos aleatoriamente em uma porção de floresta Amazônica próxima de Manaus, encontraram $17,6\text{ g.kg}^{-1}$ de N, $0,58$ de P e $3,6$ de K, valores próximos ao da média geral obtida no presente estudo. Valores bem maiores que os nossos, contudo, foram registrados por Santos-Júnior *et al.* (2006) na Cfs de oito espécies pioneiras em área degradada em processo de sucessão na Amazônia central. Estas concentrações elevadas indicam menor EUN, mas também podem indicar maior habilidade para absorver nutrientes e competir sob condições de clareiras. Em seis espécies em uma reserva de floresta Atlântida no Sudeste, França *et al.* (2005) verificaram valores de K ($5,8$ a 21) mais altos que os nossos, enquanto valores similares foram registrados na Reserva Florestal de Curuá-Una na Amazônia por Smith *et al.* (1998). Valores um

pouco superiores aos do presente estudo foram verificados por Chuyong *et al.* (2000) em floresta tropical na África dominada por espécies arbóreas associadas a ectomicorrizas, o que revela, segundo os autores, possíveis vantagens na obtenção de nutrientes do solo e da camada de serapilheira. As principais espécies na MB e na MM, incluindo *Brosimum*, não apresentam ectomicorrizas (Marimon 2005) e apenas Ch revelou concentrações altas de Ca, e somente deste elemento, que poderiam indicar maior capacidade de absorção nutricional. Como não verificamos maiores Cfv de *Brosimum* em relação às demais espécies, de forma geral, não podemos assumir que a espécie monodominante apresente vantagens competitivas na aquisição de nutrientes em nenhuma das duas matas ou estações do ano.

Em relação a *Peltogyne gracilipes* (Villela & Proctor 1999), *Brosimum* apresentou Cfv média um pouco mais elevada de N e P durante a seca. Na estação chuvosa, contudo, as Cfv de N, P K, Ca e Mg de *Brosimum* foram mais baixas que de *Peltogyne* na mesma estação. Nossos valores médios de N e P foram mais altos que os encontrados por Nardoto *et al.* (2006) em 10 espécies lenhosas de cerrado *s.s.* queimado e não queimado no DF, à exceção de N em *Dalbergia miscolobium*. Os menores teores, neste caso, são explicados pelo ambiente savânico do cerrado, que apresenta maiores limitações nutricionais por não possuir camada de serapilheira estruturada e apresentar solo álico-distrófico, dentre outros motivos.

Nossos valores médios de Cfv para N também foram maiores que a média de 15 espécies de mata de galeria no DF investigadas por Parrón (2004). A média do presente estudo foi influenciada, em parte, por *Ephedranthus parviflorus*, que apresentou teores muito elevados de N (21,56g.kg⁻¹ a 30,92 g.kg⁻¹), apesar de não ser leguminosa. Na Mata de Galeria do DF, *Inga alba* (leguminosa) também apresentou teores elevados de N nas Cfv (26,92 g.kg⁻¹), situação semelhante à *Lamannonia ternata* (12,94 g.kg⁻¹) e *Tapirira guianensis* (11,1 g.kg⁻¹) em relação ao Ca, na mesma mata (Parrón 2004) e *Cheiloclinium cognatum* (12,22 g.kg⁻¹) no presente estudo. Estas variações entre espécies são comuns, mas podem influenciar nas médias se no *n* não for representativo.

A relação N/P na folhas verdes, que variou de 18,34 (Br, MB/estação seca) a 35,54 (Ch, MB/estação chuvosa) foi um pouco diferente da encontrada por Thompson *et al.* (1992) na Ilha de Maracá para a média de 38 espécies (9,09 a 28,57). O valor de N/P médio de Br (22,7) foi mais elevado que a média dessas 38 espécies (16,7) e um pouco inferior ao de *Peltogyne gracilipes* (25). De acordo com Aerts & Chapin (2000) Se a relação N/P for menor do que 16, a comunidade é limitada por N, quando for entre 16 e

14 é co-limitada e quando for maior do que 16 é limitada por P. Assim, as espécies monodominantes *Brosimum rubescens* e *Peltogyne gracilipes* se enquadram nesse último caso em suas respectivas florestas monodominantes nas respectivas florestas monodominantes, tanto para folhas jovens quanto para folhas maduras. Nenhuma espécie no presente estudo apresentou relação $N/P < 16$, o que indica limitação de P no ambiente para todas as espécies analisadas, condição confirmada também pela alta EUN e alta MER verificadas para esse nutriente.

A relação não significativa para a MER entre N e P nas seis espécies testadas na correlação de Spearman ($r_s > 0,78$, $p \leq 0,05$) sugere que tanto N quanto P não apresentam limitações equivalentes entre as espécies em cada mata e estação do ano. Os valores de MER mais elevados para N não correspondem a valores mais elevados para P, demonstrando não haver associação entre estes nutrientes, condição verificada também por *Brosimum rubescens*. Situação distinta na relação entre N e P para MER foi observada por Nardoto *et al.* (2006) em 10 espécies de cerrado *s.s.* no DF, que apresentaram correlação positiva e significativa nas concentrações de foliares de N e P entre as espécies, indicando limitação equivalente de ambos os elementos.

As concentrações de Mn na folhas verdes de *Brosimum*, *Tetragastris* e *Ephederanthus* estão dentro do limite das acumuladoras desse elemento (concentrações foliares maiores que 300 mg.kg^{-1}) (Gauch 1972), que em excesso no substrato pode ser tóxico às plantas (Brady & Weil 1996). Portanto, três das seis espécies analisadas poderiam provocar efeitos prejudiciais na serapilheira, já que o nutriente é praticamente imóvel e estas espécies estão entre as de maior IVI. É possível que em alguns casos o Mn pode estar sendo acumulado nas folhas senescentes, ao invés de retranslocado ou simplesmente imobilizado, uma vez que as concentrações das folhas senescentes do elemento permaneciam maiores do que as concentrações nas folhas verdes em *Protium*, *Amaioua*, *Cheiloclinium* e *Brosimum*, mesmo após a correção pela unidade de cálcio. Contudo, para confirmar este efeito faz-se necessário determinar a absorção de massa de forma concomitante à determinação da retranslocação e corrigir este nível de imprecisão do método. Os efeitos da acumulação de Mn na serapilheira serão discutidos no Capítulo 6 do presente trabalho.

A relação Mg/Ca no solo da MB (Capítulo 3, presente trabalho) deveria se refletir nas folhas verdes e folhas senescentes desta mata, aspecto que, associado aos altos teores de Mn das folhas senescentes, poderia ser duplamente prejudicial às espécies não adaptadas à esta condição. Contudo, nem *Brosimum*, nem as outras

espécies apresentaram relação Mg/Ca fora da faixa considerada normal (Brady & Weil 1996), indicando que estas espécies possuem habilidade para evitar a absorção excessiva de Mg ou absorver mais Ca do solo. Ou, alternativamente, as espécies dominantes na MB podem estar absorvendo a maior parte dos nutrientes diretamente da camada de serapilheira, onde a relação Mg/Ca também é normal (Capítulo 4, presente trabalho). Nesse caso, a espécie que melhor consegue desenvolver sua malha de raízes na camada e mais rapidamente absorve cátions, pode ter vantagens competitivas significantes. No Capítulo 6 do presente trabalho, será abordada a questão das raízes finas, provavelmente de *Brosimum rubescens*, em grande quantidade nas sacolas de decomposição. De qualquer forma, esta hipótese necessita de estudos posteriores para sua confirmação.

5.4.2. Retranslocação de nutrientes

A retranslocação dos nutrientes, determinada pela medida de eficiência de reabsorção (MER) corrigida segundo van Heerwaarden *et al.* (2003), foi em geral inferior a 50 em todas as espécies, matas e estações. Algumas exceções foram para N, P e K. No caso do nitrogênio, apenas *Tetragastris* (54,3) na MB durante a estação chuvosa apresentou valor acima desse patamar. A média de MER em árvores e arbustos sempreverdes indicada por Aerts (1996) é 46,7 para N e 51,4 para P. Medina (1984) relatou que a retranslocação de N e P de cinco porções de floresta tropical foi de aproximadamente 50% e 60%, respectivamente. Nas duas matas do presente estudo e nas duas estações do ano, a maioria dos valores de MER ficou acima de 50% para P e abaixo para nitrogênio. As variações de N e P não foram muito grandes entre as espécies, com valores em geral dentro de uma média considerada normal. No caso de *Protium*, por exemplo, que apresentou os menores valores de N, a média de MER foi de 36,2%, apenas um pouco abaixo da maioria das referências em florestas tropicais (Vitousek & Sanford 1986; Scott *et al.* 1992a, Aerts 1996, Villela & Proctor 1999; Parrón 2004, Nardoto *et al.* 2006), enquanto *Brosimum* apresentou valor médio (44,07%), dentro da média considerada normal para N (Aerts 1996). Com todos os outros elementos ocorreu a mesma variação na retranslocação entre as espécies.

Em termos de variações de MER entre espécies, especialmente em relação ao N e P, nossos resultados se assemelham aos registrados por Scott *et al.* (1992a) em uma floresta na Ilha de Maracá, onde foram analisadas as concentrações de nutrientes em

seis espécies arbóreas típicas daquela floresta. Os autores sugeriram que não existe forte seleção para retranslocação de nutrientes e tampouco existe limitação de crescimento para N e P naquela floresta, o que também podemos concluir no presente estudo. Do contrário, algum padrão deveria prevalecer entre as espécies. Villela & Proctor (1999) encontraram valores de retranslocação de N por unidade de Ca para *Peltogyne gracilipes* semelhantes aos de *Brosimum* ($M = 44,07$), mas abaixo de P (*Peltogyne* = 49; *Brosimum* = 60,85) e de K (*Peltogyne* = 42; *Brosimum* = 62,35) e bem abaixo de Mg (*Peltogyne* = 2; *Brosimum* = 16,2). A partir desses valores, os autores concluíram que o processo de retranslocação de *Peltogyne* não é incomum quando comparado com as outras espécies, da mesma forma que ocorre com *Brosimum* no presente estudo.

5.4.3 A espécie monodominante afeta a eficiência de uso dos nutrientes na comunidade?

Considerando que *Brosimum rubescens* não apresenta um padrão incomum de retranslocação e de concentração de nutrientes nas folhas verdes e senescentes, a hipótese de que as propriedades individuais desta espécie na MB estariam se manifestando na comunidade como um todo não se sustenta. Esperava-se que *Brosimum* apresentasse maiores taxas de retranslocação e conseqüentemente menor concentração de nutrientes nas folhas senescentes e maior EUN na serapilheira. As comparações de concentrações nas folhas senescentes (Cfs) são válidas também para a EUN, já que este parâmetro é simplesmente o inverso da concentração na serapilheira (Vitousek 1982). Portanto, com base nas comparações das Cfs, não há padrão específico para *Brosimum*, assim como as EUN, em geral, se encontram dentro da faixa considerada normal para solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986). Apenas os valores de Ca e Mn são mais elevados nas Cfs de *Brosimum*. Contudo, *Amaioua intermedia* e *Cheilochlinium cognatum* também apresentaram valores elevados de Ca, da mesma forma que *Tetragastris altissima* e *Ephederanthus parviflorus* apresentaram valores elevados de Mn (acumuladoras), o que não torna essas condições exclusivas de *Brosimum*.

Havíamos hipotetizado que a performance da espécie monodominante na interação retranslocação/EUN pudesse prevalecer na comunidade como propriedade emergente do ecossistema e assim determinar condições de alta EUN na serapilheira. Aparentemente, não foi possível constatar essa influência no ciclo biogeoquímico a partir das análises realizadas. Mesmo assim, para verificar com maior precisão a

hipótese, testamos cada nutriente em cada mata e estação do ano comparando as médias de EUN das seis espécies com a média da comunidade e a de *Brosimum* através do teste Kruskal-Wallis (Tabela 5.7). Os resultados evidenciaram apenas o caso de P (EUN = 2.941) corroborando a nossa hipótese, dentre as 72 comparações. O elemento apresentou valores de EUN significativamente maiores ($p \leq 0,05$) em relação à média da comunidade (1.758) na MM durante a estação chuvosa, o que não é suficiente para garantir alguma conclusão consistente. Para todos demais casos, *Brosimum* foi indiferente ou apresentou valores significativamente inferiores de EUN. Somente se P tivesse apresentado EUN significativamente maior também na MB (estação seca), poderíamos suspeitar da influência desse nutriente no processo de ciclagem, já que é limitante no ecossistema e está significativamente correlacionado com N.

5.4.4 Conclusões

A EUN, a retranslocação e a concentração de nutrientes nas folhas verdes e folhas senescentes diferem entre as áreas em muitas espécies e para vários nutrientes, mas em relação à EUN total da comunidade *Brosimum rubescens* não difere em 71 das 72 comparações entre áreas, envolvendo as duas estações do ano e todos os nutrientes, sem exceção (Tabela 5.7). Esta situação é análoga à do Capítulo 4 do presente trabalho, onde foram observadas diferenças na produção de serapilheira nas frações, mas não no total anual, tanto de biomassa quanto de nutrientes. Este comportamento pode ser explicado pelo que passamos a denominar *encaixe mínimo*, um situação provavelmente rara natureza onde um suposto arranjo de grupos funcionais com poucas espécies estaria realizando funções semelhantes às da comunidade mais diversa adjacente.

A dominância de *Brosimum rubescens* não parece estar relacionada às taxas de retranslocação e EUN. As propriedades individuais dessa espécie provavelmente não estão se refletindo na comunidade e influenciando o ecossistema através da qualidade da serapilheira, com conseqüências no ciclo biogeoquímico, conforme o esperado. A tendência de que as plantas de maior EUN se tornem dominantes na comunidade, conforme proposto por Nijls & Roy (2000) e Koutroubas *et al.* (2000), não foi verificada no presente estudo. Nossos dados não são consistentes com a hipótese de que *Brosimum rubescens* retransloca de forma mais eficiente os nutrientes mais móveis, especialmente N e P, apresentando, conseqüentemente, maior EUN e maior vantagem competitiva na comunidade.

CAPÍTULO 6. EFEITOS DA DIVERSIDADE ARBÓREA NA DECOMPOSIÇÃO FOLIAR E LIBERAÇÃO DE NUTRIENTES EM UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE.

6.1 INTRODUÇÃO

A decomposição da serapilheira é uma das mais importantes funções do ecossistema (Lavelle *et al.* 1993) e representa um papel relevante no ciclo global do carbono (Aerts 1997), na produtividade e na ciclagem de nutrientes (Vitousek 1982; Aerts 1997; Didhan 1998). É essencial também para a maioria das florestas tropicais, onde a vegetação depende fundamentalmente do retorno dos nutrientes contidos nos detritos vegetais (Jordan & Herrera 1981; Melillo *et al.* 1982; Proctor 1983; Vitousek & Sanford 1986; Vogt *et al.* 1986). Além do clima, a ciclagem de nutrientes nas florestas (Figura 6.1) é regulada pela qualidade da serapilheira, diversidade e abundância de organismos decompositores (Swift *et al.* 1979; Coureaux *et al.* 1995; Aerts 1997) e por fatores direta ou indiretamente controlados por mecanismos complexos ligados à composição de espécies arbóreas da comunidade (Hättenschwiler *et al.* 2005).

A participação das espécies ou grupos funcionais de espécies em funções-chave do ecossistema e seus efeitos têm sido amplamente discutidos (Silver *et al.* 1996a; Wright 1996; Schwartz *et al.* 2000; Tilman 2000; Giller & O'Donovan 2002; Hooper *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006; Yamamura 2006; Thebault *et al.* 2007). Diversos trabalhos de campo e laboratório, incluindo modelagem ecológica, demonstraram relações entre diversidade de espécies, estabilidade, produtividade e dinâmica de nutrientes (e.g. Tilman *et al.* 1997; Loreau 1998; Hector *et al.* 1999; Tilman *et al.* 2001; Mulder *et al.* 2001; Maestre & Reynolds 2006, Chen 2006; Xu *et al.* 2007). No entanto, algumas questões ainda permanecem ignoradas, sendo fundamental estabelecer até que ponto a biodiversidade é importante para o funcionamento dos ecossistemas e o quanto desta diversidade é necessário para manter suas principais funções, especialmente aquelas ligadas ao ciclo biogeoquímico (Hättenschwiler *et al.* 2005).

Apesar dos esforços em estabelecer conexões entre biodiversidade e aspectos funcionais dos ecossistemas, a maioria dos trabalhos enfatiza as relações com a produtividade primária. A participação da biodiversidade em outros processos-chave, como decomposição e ciclagem de nutrientes, ainda permanece pouco conhecida (Loreau *et al.* 2001; Hättenschwiler *et al.* 2005). Existe uma quantidade ainda menor de

investigações relacionando aspectos específicos do ciclo biogeoquímico com diversidade arbórea em florestas tropicais (e.g. Silver *et al.* 1996; Hooper & Vitousek 1997). A partir de consulta ao Science Citation Index - ISI, Web of Science, 1945-Setembro de 2006 (presente trabalho), utilizando-se as palavras-chave “*tropical forest*” and “*ecosystem processes*”, foram revelados somente 22 resultados, sendo apenas cinco relacionados diretamente com o tema, contra 524 resultados eliminando-se o termo “*tropical*” e mantendo-se somente “*forest*” and “*ecosystem processes*”.

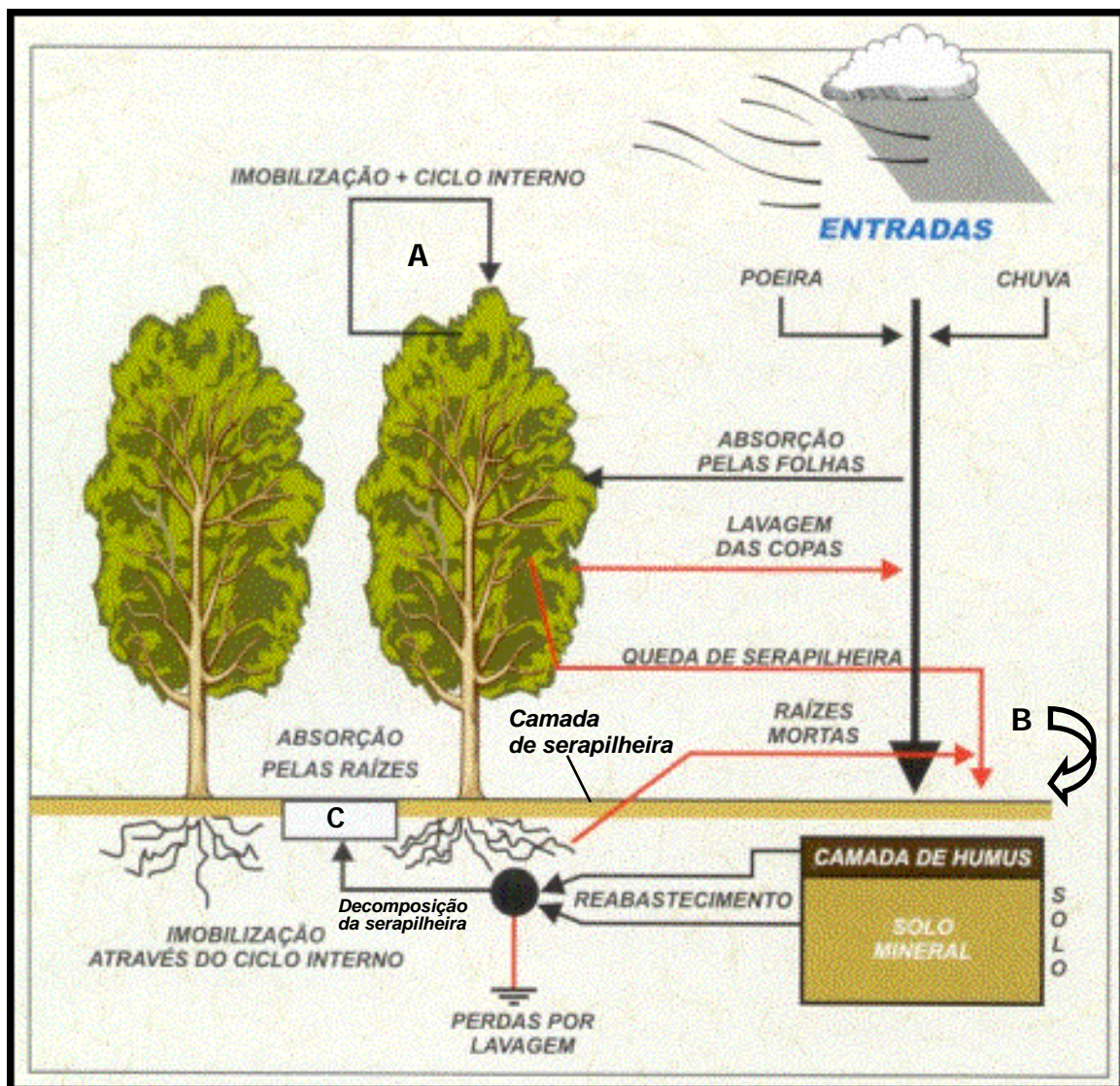


Figura 6.1- Modelo de ciclagem de nutrientes em um ecossistema florestal. (A) retranslocação interna de nutrientes; (B) decomposição da serapilheira e (C) liberação e retorno dos nutrientes. Acessado em www.ambicenter.com

Além dos escassos trabalhos relacionando biodiversidade em florestas tropicais e processos funcionais do ecossistema, poucos estudos foram conduzidos em florestas tropicais monodominantes com o objetivo específico de verificar conexões entre a baixa diversidade arbórea natural dessas florestas e funções-chave importantes, como a decomposição da serapilheira (e.g. Vilella & Proctor 2002). Apesar de raras, as florestas tropicais monodominantes ocorrem em quase todos os continentes (Hart *et al.* 1989; Read *et al.* 1995; Nascimento *et al.* 1997; Marimon *et al.* 2001a, b) e apresentam uma característica totalmente atípica, onde 50% ou mais do dossel é dominado por uma única espécie arbórea (Connell & Lowman 1989; Hart *et al.* 1989). Desta forma, as florestas monodominantes configuram-se como bons exemplos para se avaliar a relação entre diversidade da comunidade arbórea e funções-chave do ecossistema ligadas à ciclagem de nutrientes.

Como a composição de espécies de plantas afeta significativamente a ciclagem de nutrientes, dirigindo o processo através de mecanismos complexos ligados à produção e qualidade específica da serapilheira (Hobbie 1992; Hooper & Vitousek 1997; Eviner & Chapin 2003; Smith & Bradford 2003a,b), as conseqüências biogeoquímicas da monodominância em florestas tropicais podem ser significativas. Portanto, distinguir esses controles da ciclagem torna-se essencial para o entendimento da mecânica de participação da biodiversidade no funcionamento do ecossistema (e.g. Hättenschwiler *et al.* 2005).

Considerando que a qualidade da serapilheira é o mais importante determinante da decomposição dentro de um dado regime climático (Cadish & Giller 1997) e que o padrão de decomposição foliar varia muito entre as espécies (Perez-Harindeguy *et al.* 2000), a dominância de uma espécie arbórea na comunidade deve determinar o padrão da decomposição. Se uma espécie ou grupo de espécies domina uma comunidade, suas características passam a ter grandes efeitos nos processos funcionais do ecossistema (Wedin & Tilman 1992). Na maioria dos casos, por exemplo, a taxa de decomposição da serapilheira mista é diferente da soma das taxas individuais das espécies que compõe a mistura (*efeito não-aditivo*, e.g. Finzi & Canhan 1998; Smith & Bradford 2003b), com tendência ao sinergismo positivo (taxa maior) na decomposição mista (Hättenschwiler *et al.* 2005), podendo ocorrer o contrário, caso uma espécie passe a dominar na comunidade. Espécies dominantes, também podem apresentar maior EUN (Koutroubas *et al.* 2003), produzindo serapilheira com baixa concentração de nutrientes.

Estima-se que mais de 80% da biomassa arbórea na mata monodominante do presente trabalho (MB) seja constituída de *Brosimum rubescens* (item 6.2.1, presente capítulo). As folhas desta espécie, que predominam na serapilheira da MB, apresentam altos teores de manganês na fase madura dos indivíduos adultos ($> 500 \text{ mg.kg}^{-1}$, Marimon *et al.* 2001a, Capítulo 5, presente trabalho). A toxidez do manganês e seus efeitos negativos no metabolismo das plantas são amplamente conhecidos na literatura (Sommers & Shive 1942; Morris & Pierre 1947; Twyman 1951; Hackett 1964; Foy *et al.* 1978; Waldren *et al.* 1987; Kitao *et al.* 2001; Demirevska-Kepova *et al.* 2004; Pashke *et al.* 2005). O manganês em excesso no substrato pode ser absorvido em quantidades muito elevadas pela planta, causando alterações no metabolismo, principalmente do nitrogênio (Foy *et al.* 1978; Fernandes & Henriques 1991). Esses efeitos tóxicos surgem com frequência em condição de redução química em substratos orgânicos (El-Jaoual & Cox 1998), como é o caso da serapilheira sob alta umidade.

Além do manganês, as folhas de *Brosimum* apresentam diferenças de forma e densidade em relação à média das outras espécies (Capítulo 7, presente trabalho) características que podem influenciar na taxa de decomposição (Cornelissen *et al.* 1999; Perez-Harindeguy *et al.* 2000), com diferenças ainda na concentração de outros nutrientes (Capítulo 5, presente trabalho). A elevada relação Mg/Ca no solo, situação que ocorre na MB (Marimon *et al.* 2001a), é outra condição desfavorável à nutrição vegetal (Saník *et al.* 1952), além da baixa saturação de bases (18,5%, Tabela 3.1, capítulo 3, presente trabalho), que também dificulta o desenvolvimento vegetal (Mello *et al.* 1985). Essas condições edáficas e bióticas podem ter reflexos na serapilheira, influenciando na sua qualidade. Por outro lado, a MM, por sua condição bastante superior de saturação de bases (72,5%), pode apresentar serapilheira com menor quantidade de compostos secundário resistentes à decomposição, já que esta é uma característica de sítios mais férteis (Vitousek & Sanford 1986, Cornelissen *et al.* 1999 Monk 1966).

Com base nesses aspectos, investigamos comparativamente a MB e a mata mista adjacente (MM) para verificar se a dominância de *Brosimum rubescens*, ou baixa diversidade arbórea, afeta significativamente algumas funções-chave do ecossistema ligadas à ciclagem de nutrientes, com conseqüências biogeoquímicas favoráveis à espécie monodominante. Especificamente, três hipóteses relacionadas à qualidade da serapilheira foram testadas: (H1) ocorre sinergismo, com a taxa de decomposição na MM maior do que na MB (*efeito não-aditivo*); (H2) em função da taxa de decomposição

supostamente menor de *Brosimum rubescens* na MB, a quantidade dos elementos liberada durante a decomposição da serapilheira nesta mata é menor no primeiro ano e com alta relação Mg/Ca em comparação com a MM, situação desfavorável às outras espécies e (H3) a alta concentração de Mn nas folhas de *Brosimum rubescens* se reflete na serapilheira da MB, com liberação desse elemento em quantidades que podem ser tóxicas às outras espécies, em algum momento do primeiro ano de decomposição, possivelmente auxiliando na manutenção da monodominância.

6.2 MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1 Área de estudo

Os trabalhos foram conduzidos na Fazenda Vera Cruz, de propriedade de Jairo Machado Rezende, retiro Pau-Brasil, município de Nova Xavantina-MT. A floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (ou Mata de *Brosimum*, MB) situa-se a 14°50'47'' S e 52°08'37'' W e a floresta mista adjacente (Mata Mista, MM) a 14°49'32'' S e 52°06'20'' W. Ambas estão distantes aproximadamente 800 m uma da outra e fazem parte de uma área de aproximadamente 7.500 hectares de floresta de transição pré-amazônica, com *manchas de Pau-Brasil* (porções de mata monodominante), pertencente à área de reserva legal da fazenda. Informações detalhadas sobre solos, localização, clima e altitude estão no Capítulo 3 da presente tese.

Os estudos foram efetuados em 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m demarcadas na MB em 1996 (Marimon *et al.* 2001a) e 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m na MM adjacente, demarcadas em 2003 (Marimon 2005), onde *B. rubescens* é menos freqüente. O local está em perfeito estado de preservação e sem sinais evidentes de degradação (e.g. extração de madeira e queimadas).

6.2.2 Vegetação

As 10 espécies de maior Índice de Valor de Importância (IVI) na MB, representam quase 90% do total da comunidade em função da participação de *Brosimum rubescens*, que responde por 78,2% da área basal, com alturas médias superiores às demais espécies (Marimon 2005). Estas condições de área basal e altura do fuste indicam que a biomassa aérea de *Brosimum rubescens* muito provavelmente

corresponda a mais de 80% do total da comunidade, influenciando, de alguma forma, na ciclagem de nutrientes. Ao contrário, na MM, as 10 espécies de maior IVI representam 58% do total e a espécie mais importante, *Cheiloclinium cognatum*, participa com apenas 7,6% da área basal total, número dez vezes inferior ao de *Brosimum rubescens* na MB. Portanto, nenhuma espécie em particular na MM pode estar exercendo influência na serapilheira em nível tão elevado quanto *Brosimum rubescens* na MB. Maiores detalhes sobre a vegetação encontram-se no Capítulo 3 da presente tese.

6.2.3 Método experimental

A taxa de decomposição e liberação de nutrientes das folhas foi determinada através do método de confinamento de serapilheira (Falconer *et al.* 1933; Bockock & Gilbert 1957), utilizando-se sacolas de decomposição confeccionadas com telas de nylon medindo 20 x 24 cm, 2 mm de malha e lacradas com grampos de metal cobreado tamanho 26/6, cada uma contendo 5 gramas de folhas secas recém caídas. As malhas com aberturas de 2 mm são suficientemente pequenas para evitar perda de material durante a decomposição e grandes o suficiente para permitir a entrada da maioria dos organismos decompositores (Sundarapandian & Swamy 1999). O experimento foi iniciado no dia 05 de novembro de 2004, no início da estação chuvosa, e finalizado em 21/11/2005, com um total de 366 dias.

A escolha da fração foliar se deu em função de quatro fatores: (1) sua ampla utilização nos trabalhos de decomposição e representatividade na serapilheira total, participando com 50 a 80% do total de produção da serapilheira aérea em termos de biomassa (Sundarapandian & Swamy 1999); (2) a fração foliar da serapilheira é a principal fonte de entrada de nutrientes para o solo devido a sua alta concentração de nutrientes (Herborn & Congdon 1998); (3) é uma via crítica de matéria orgânica e fluxo de nutrientes para a maioria das florestas tropicais (Melillo *et al.* 1982; Proctor 1983) e (4) as folhas se decompõem mais rapidamente do que outros materiais (Anderson & Swift 1983), permitindo uma avaliação melhor da liberação de nutrientes e seu retorno ao sistema durante o período de um ano.

6.2.3.1 Delineamento experimental

Para testar a influência da serapilheira de *Brosimum rubescens* na ciclagem de nutrientes foi estabelecido um grupo de sacolas com folhas mistas (FM) e outro exclusivamente com folhas de *Brosimum* (FB). Com base nas FM, comparou-se a decomposição entre as duas matas para verificar uma possível relação entre diversidade arbórea e funções do ecossistema ligadas à ciclagem de nutrientes, verificando-se a taxa de decomposição (hipótese H1), a liberação de macronutrientes em quantidades significativamente menores no primeiro ano de decomposição e com alta relação Mg/Ca na MB (hipótese H2) e a liberação de Mn em quantidades que podem ser tóxicas às outras espécies, em algum momento da decomposição, favorecendo a monodominância na MB (hipótese H3). A Tabela 6.1 apresenta as comparações estabelecidas para testar essas hipóteses.

Tabela 6.1. Comparações para testar a influência da diversidade arbórea (dominância de *Brosimum rubescens*) em aspectos do ciclo biogeoquímico ligados à decomposição da serapilheira foliar. Experimento com sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

Hipóteses	Comparações
H1 – Taxa menor de decomposição na MB por <i>efeito não-aditivo</i> sinérgico.	FBMB x FMFB FBMM x FMFM FBMB x FBMM
H2 – Nutrientes liberados em quantidades menores na MB no primeiro ano e com alta relação Mg/Ca	FMFB x FMFM
H3 – Liberação de Mn em quantidades possivelmente tóxicas em algum momento da decomposição	

No outro grupo (FB), a utilização exclusiva das folhas de *Brosimum rubescens* na MB foi feita com o propósito de confirmar se é a serapilheira desta espécie que está exercendo influência nas funções biogeoquímicas investigadas no primeiro grupo (FM). Foi verificada também se a taxa de decomposição supostamente mais lenta das folhas

mistas na Mata de *Brosimum* é decorrência de *efeito não-aditivo* sinérgico, que prevê taxas maiores de decomposição da serapilheira mista em relação à soma das taxas individuais de cada uma das espécies que a compõe (Finzi & Canhan 1998; Smith & Bradford 2003b; Hättenschwiler *et al.* 2005). Como não foi possível testar a decomposição de cada espécie da serapilheira mista para comparar com a taxa da mistura, fez-se uma comparação entre FM e FB dentro da MB e outra dentro da MM (Tabela 6.1). Esperou-se que as folhas de *Brosimum*, com suas características químicas e físicas particulares (Capítulo 7, presente trabalho), fossem mais resistentes à ação dos agentes decompositores (e.g. Perez-Harindeguy *et al.* 2000), apresentando menor taxa de decomposição por falta de sinergia (isolamento dentro das sacolas do grupo FB). Foi comparada também a decomposição de FB entre as matas, esperando-se taxa maior na MM por *efeito não-aditivo* sinérgico de externo, por ação indireta da serapilheira da MM fora das sacolas, considerando esta é mais diversificada e, portanto, mais sinérgica.

As sacolas foram assentadas sob a camada de serapilheira, removendo-se a parte superior da camada e recolocando-a sobre as sacolas, sem pressionar o material, para que ficassem cobertas e protegidas do ataques de animais e ressecamento excessivo (Figura 6.2). Procurou-se não colocá-las diretamente em contato com o solo para manter a integridade do processo de decomposição e evitar problemas como a transferência precoce e excessiva de solo e outros detritos para o interior das sacolas (ação da fauna de artrópodes), além do eventual excesso de umidade proveniente do solo a partir do contato direto com o material. Esses cuidados se mostraram fundamentais nas duas áreas e nos dois grupos de folhas, conforme será discutido adiante.

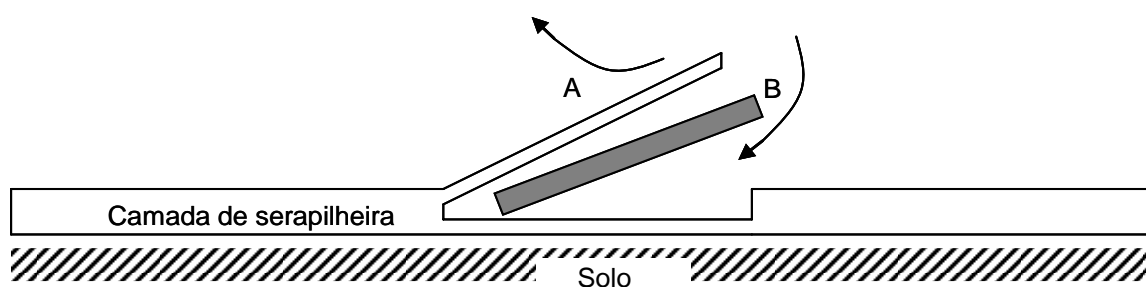


Figura 6.2 – A camada superior de serapilheira foi parcialmente retirada (A) para serem introduzidas as sacolas de decomposição (B) nos experimentos FB e FM na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e na floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT. A camada foi cuidadosamente recolocada na sua posição original.

Em cada área, foram escolhidos aleatoriamente 10 coletores de serapilheira como ponto de referência para a colocação de 11 sacolas de decomposição de cada grupo (FM e FB) por ponto, perfazendo um total de 110 sacolas por grupo em cada área (440 ao todo). Para evitar extravio e referenciar os posicionamentos, as sacolas foram amarradas por um fio de nylon à uma corda central fixada na base do coletor (Figura 6.3), ficando separadas a uma distância aproximada de 30 cm umas das outras (Villela & Proctor 2002). O conjunto foi orientado em direção aleatória e as sacolas numeradas de uma a onze em cada ponto em cada área, sendo as de FB posicionadas em fileira à direita da linha central e as de FM à esquerda, seguindo um desenho tipo “espinha de peixe” (Figura 6.3). Por medida de segurança, duas sacolas extras de cada grupo foram colocadas no final de cada linha, para o caso de danos eventuais provocados principalmente por formigas saúvas (*Atta* sp.), macacos-prego (*Cebus apella*) e queixadas (*Tayassu pecari*), muito abundantes nas áreas de estudo.

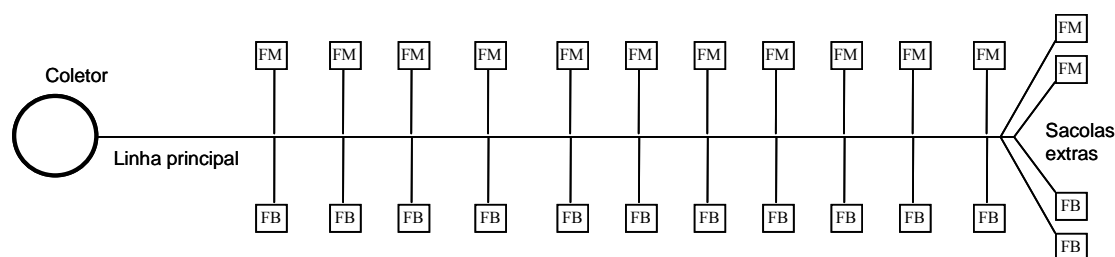


Figura 6.3 – Esquema da distribuição das sacolas de decomposição contendo folhas de *Brosimum rubescens* (FB) e folhas mistas sem *Brosimum* (FM) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e na floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.

6.2.3.2 Preparo das amostras para campo

Para o enchimento inicial das sacolas, as folhas senescentes mistas (FM) e de *Brosimum rubescens* (FB) foram coletadas no final da estação seca na própria mata, descartando-se as que apresentavam algum sinal de decomposição ou qualquer outro tipo de dano ou deformação. A coleta foi feita diretamente do piso florestal, selecionando-se folhas reconhecidamente recém-caídas. Em seguida, foram acondicionadas em sacos de papel, identificadas e levadas ao laboratório da Universidade do Estado de Mato Grosso em Nova Xavantina (UNEMAT-NX) e secadas à sombra e ao ar livre durante 72 horas (secagem leve, Perez-Harindeguy *et al.* 2000). Evitou-se a secagem sob temperaturas altas (70-90° C, até peso constante) para não

alterar a natureza do material (e.g. não esterilizá-lo, não deformá-lo). As folhas foram levemente limpas com escovas de cerdas macias e em seguida pesadas em balança de precisão para a colocação de cinco gramas por sacola de decomposição.

A secagem leve é necessária para diminuir a umidade das folhas e evitar o início precoce da decomposição ou contaminação externa. O material submetido a este tipo de secagem ainda apresenta umidade, o que superestima a massa seca. Para corrigir o erro e obter o peso real da amostra (matéria seca), a umidade do material foi previamente determinada em sub-amostras representativas (Cornelissen *et al.* 1999). Trinta sub-amostras de cada tipo foliar foram coletadas em cada mata no mesmo dia da coleta do material dos experimentos, secadas em estufa a 80° C até peso constante e pesadas em balança de precisão. O fator de correção (FC) foi obtido com base na umidade por meio da fórmula $FC = ((PU - PS)/PU)$, onde PU é o peso úmido e PS o peso seco. O resultado é o fator de correção a ser multiplicado pelo peso das folhas.

Quinze sub-amostras de cinco gramas de cada tipo foliar, em cada área, foram separadas para a determinação da concentração inicial dos macronutrientes e manganês. As sub-amostras foram limpas pelo mesmo procedimento das demais, secadas em estufa a 70-80 °C até peso constante e enviadas ao laboratório Agroanálise em Cuiabá-MT.

6.2.3.3 Coleta das sacolas em campo

As sacolas de decomposição foram coletadas aleatoriamente, sorteando-se uma das 11 sacolas a cada coleta em cada coletor, perfazendo um total de 10 sacolas por coleta de cada grupo, todas no mesmo dia (40 por coleta). Foram acondicionadas em sacos de papel, identificadas e encaminhadas para o laboratório da UNEMAT-NX para secagem em estufa a 70-80° C até peso constante. A primeira coleta foi feita aos 15 dias após o início do experimento e as demais a cada trinta dias, à exceção das coletas de nº 10, correspondente ao intervalo de 20/7 a 19/9/2005 (dois meses) e 11, correspondente ao período entre 19/9 e 21/11/2005 (dois meses, última coleta). Estes intervalos foram estabelecidos em função do período seco, que se estendeu até 25 de novembro, quando efetivamente começaram as chuvas no ano de 2005. As retiradas das sacolas foram aos 15, 30, 60, 90, 120, 150, 181, 212, 242, 303 e 366 dias do início do experimento, respectivamente. Quinze das vinte sacolas extras de decomposição foram usadas em função de danos causados nas sacolas principais por formigas saúvas e outros animais.

6.2.3.4 Preparação das amostras e análises químicas

Todas as 10 sacolas retiradas por grupo em cada área foram utilizadas para cálculo das taxas de decomposição e perda de massa. Cinco de cada uma das 10 por grupo e área foram selecionadas aleatoriamente para determinação da concentração de nutrientes e cálculos das quantidades de N, P, K, Ca, Mg, S e Mn liberadas em cada uma das onze coletas. O material foi cuidadosamente retirado das sacolas e previamente limpo com escova de cerdas macias para remover o excesso de solo e outros detritos que poderiam contaminar a amostra, a maioria introduzida pela fauna de artrópodes, fungos e raízes finas.

Após a limpeza e separação o material foi triturado em moinho tipo Willey, embalado, identificado e enviado para as análises químicas no laboratório Agroanálise (Souza Neto & Souza Ltda) em Cuiabá-MT. As amostras foram re-secadas em estufa a 80°C até peso constante, pesadas em balança analítica e submetidas ao processo de digestão por via úmida, que consiste no ataque com mistura triácida (ácido sulfúrico + ácido perclórico + ácido nítrico) por 48 horas em blocos de digestão a 320° C (Tan 1996). Os teores de Ca, Mg, Al e Mn foram determinados através de espectrofotômetro de absorção atômica, K por meio de espectrofotômetro de emissão de chama digital, P através de fotocolorímetro utilizando-se Vanado Molibdato de Amônia e N por destilação Kjeldahl (Allen 1974). O laboratório Agroanálise está inserido em âmbito nacional no Programa de Análise Qualidade de Laboratórios de Fertilidade para controle de qualidade (PAQLF, Embrapa Solos - RJ) e no Programa Interlaboratorial da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo (SBCS) para análise foliar (ESALQ-USP), com certificações atualizadas para 2006, ano em que as análises foram realizadas.

6.2.3.5 Cálculos de liberação de nutrientes e taxa de decomposição

A taxa de decomposição foi calculada a partir da constante de decomposição k , que expressa a quantidade de massa decomposta em um ano, assumindo-se uma situação próxima do *estado constante* (produção \pm = decomposição da serapilheira) (Olson 1963, revisado por Wieder & Lang 1982). Conforme proposto por Olson (1963), $k = 1$ indica que 100% do material foi decomposto em um ano, $k < 1$ em tempo superior a um ano e $k > 1$ inferior. Por exemplo, uma taxa $k = 4$ indica que a perda total de massa ocorre em 0,25 anos e $k = 0,25$ em 4 anos. Como a decomposição normalmente é uma

função exponencial, onde a velocidade inicial de perda de massa é maior do que a intermediária e a final, o parâmetro da meia-vida da serapilheira (Olson 1963) também foi utilizado para verificar o tempo em anos necessário para decompor 50% do material, obtendo-se uma idéia melhor da tendência da curva de decomposição no período do experimento. A meia-vida é calculada através do produto do logaritmo em base natural de 0,5 (meio ano) pela constante de decomposição ($t_{50\%} = \ln(0,5)/k$) (Olson 1963).

Uma vantagem da curva exponencial simples é que o tempo necessário para atingir a metade do nível assintótico é o mesmo requerido para a decomposição de metade do material orgânico produzido, momento em que a serapilheira atinge sua meia-vida (Olson 1963). Esta característica facilita a interpretação do processo, especialmente em períodos de experimentos iguais ou inferiores a um ano, fornecendo uma idéia mais precisa das etapas intermediárias da decomposição. Alternativamente, a taxa de decomposição também pode ser expressa em $1/k$, indicando a taxa de decomposição em anos.

Três fórmulas de equação de regressão para o ajuste da curva de perda de massa foram testadas dentre as propostas por Olson (1963) e revisadas por Wieder & Lang (1982): (1) linear ($X = C_1 - k_{1t}$); (2) exponencial negativa simples ($X_t/X_0 = e^{-kt}$) e (3) exponencial quadrática ($X = C_q + K_{1qt} + k_{2q}t^2$), onde k 's são as constantes de decomposição, C 's outras constantes e X é a proporção da massa inicial remanescente (X_0) no tempo t . Em muitos casos, a função linear ou quadrática produz melhor ajuste estatístico dos dados, mas ambas apresentam uma base biológica mais fraca que a exponencial para descrever a maioria dos padrões de decomposição da serapilheira (Wieder & Lang 1982). O modelo quadrático pode ser bastante robusto para experimentos de decomposição de curta duração (e.g. 75 a 100 dias), mas acima deste período os valores de previsão não apresentam sustentação em bases biológicas que possam descrever o processo de decomposição (Didhan 1998). Os ajustes foram testados através do valor de regressão (R^2) e de p (significância 5%, $p \leq 0,05$) nos dois grupos (FB e FM) nas duas áreas (MB e MM), utilizando-se o programa Biostat 3.0 (Aires *et al.* 2003).

A quantidade em gramas de cada nutriente liberado da serapilheira durante o processo de decomposição ao longo do experimento (366 dias) em cada uma das 11 coletas, bem como a porcentagem remanescente da massa seca inicial e dos nutrientes foram calculados, respectivamente, pelas fórmulas: $N_t = C_t(M_t / 1000)$; $N_{t(\%)} = (N_t / N_0)$

$\times 100$ e $M\% = (M_t / 5) \times 100$ onde N_t é a quantidade de nutrientes em gramas liberada no momento t (1- 11 coletas), C_t é a concentração de nutrientes no tempo t , M_t é a massa seca em gramas no tempo t , $N_{t(\%)}$ é o percentual de massa remanescente do nutriente e N_0 é a quantidade do nutriente em gramas na amostra inicial. Para cada grupo de folhas (FB e FM), foram traçados gráficos de concentração e porcentagem remanescente para cada nutriente, a fim de serem verificadas as suas tendências de liberação e disponibilização.

6.2.4 Análise estatística

As taxas de decomposição (k), a concentração inicial e a perda de cada nutriente em cada tipo foliar (FM e FB) foram testadas com relação à normalidade através do teste de Kolmogorov-Smirnov e comparados entre as áreas (MB e MM) e entre os experimentos através do teste Kruskal-Wallis (Zar 1999). Para comparar as variáveis dependentes FB e FM dentro e entre as duas matas, os dados foram ranqueados para a realização do teste de múltiplas comparações aos pares de Tukey, com significância de 5% de probabilidade (Zar 1999), gerando uma matriz de seis pares comparativos a partir de quatro níveis: (1) Folhas de *Brosimum* na Mata de *Brosimum* (FB/MB); (2) Folhas de *Brosimum* na Mata Mista (FB/MM); (3) Folhas Mistas na Mata de *Brosimum* (FM/MB) e (4) Folhas Mistas na Mata Mista (FM/MM). Os testes foram realizados para concentração de cada nutriente e massa seca remanescente da original em cada uma das 11 coletas para verificar em quais havia diferenças entre as quatro variáveis e em que data essas diferenças começaram a surgir. Também foi testada a quantidade em gramas remanescente da inicial para cada nutriente na coleta final (366 dias) e em duas coletas intermediárias (60 e 181 dias), para serem verificadas diferenças não só na concentração, mas também na quantidade efetiva do nutriente liberado no momento t . As análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa SYSTAT 7.0.

Para testar se a concentração é uma função da porcentagem original de massa seca (e.g. Villela & Proctor 2002), foram traçadas curvas de regressão entre o peso seco nas sacolas de decomposição e as concentrações de cada nutriente em cada grupo de folhas através do programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003).

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Constante de decomposição e perda de massa

A fórmula da exponencial negativa simples ($X_t/X_0 = e^{-kt}$) foi a que melhor se ajustou à curva de decomposição ao longo do período estudado (11 coletas, 366 dias) nas duas matas (MB e MM) e nos dois grupos (FM e FB), com valores de regressão fortemente significativo em todos os casos ($p < 0.0001$ e $R^2 > 0,74$, Figura 6.4). As FM apresentaram taxas de decomposição praticamente idênticas nas duas matas (Tabela 6.2). A maior taxa, verificada nas FM/MB ($k = 0,99$), não diferiu significativamente da menor (Tukey $p \leq 0,05$), registrada nas FB na MM ($k = 0,75$), com meia-vida de 0,69 e 0,92 anos, respectivamente (Tabela 6.2). As FB também apresentaram taxas muito semelhantes nas duas áreas, não diferindo significativamente entre si (Tukey $p \leq 0,05$).

Tabela 6.2 – Taxa anual de decomposição (k), meia vida da serapilheira foliar ($t_{50\%}$) e parâmetros de regressão usando modelo exponencial simples para perda de massa de folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

	k_e	$t_{50\%}$ (anos)	R^2	p
FB/MB	0,82	0,84	0,81	< 0,0001
FB/MM	0,75	0,92	0,82	< 0,0001
FM/MB	0,99	0,69	0,84	< 0,0001
FM/MM	0,98	0,71	0,75	< 0,0001

Não foram verificadas diferenças significativas no padrão de perda de massa entre os tipos de florestas e entre substrato em nenhuma das comparações nas duas últimas coletas (Tukey, $p \leq 0,05$). Verificou-se, contudo, uma tendência de perda de massa maior das folhas mistas na Mata de *Brosimum* (FM/MB) do que na Mata Mista (FM/MM) no começo do experimento, contrariando as expectativas.

Aos 60 e 90 dias (3ª e 4ª coletas) foram verificadas perdas de massa significativamente maiores na MB, com 30,3 % ou 1,52 g da massa média inicial de 5g de FM foi decomposta nesta mata aos 90 dias contra 23,84 % (ou 1,2 g) na MM (Figura 6.5). A tabela 6.3 apresenta os resultados de p (teste de Tukey) para biomassa seca e nutrientes remanescentes do original (%) ao final do experimento (366 dias).

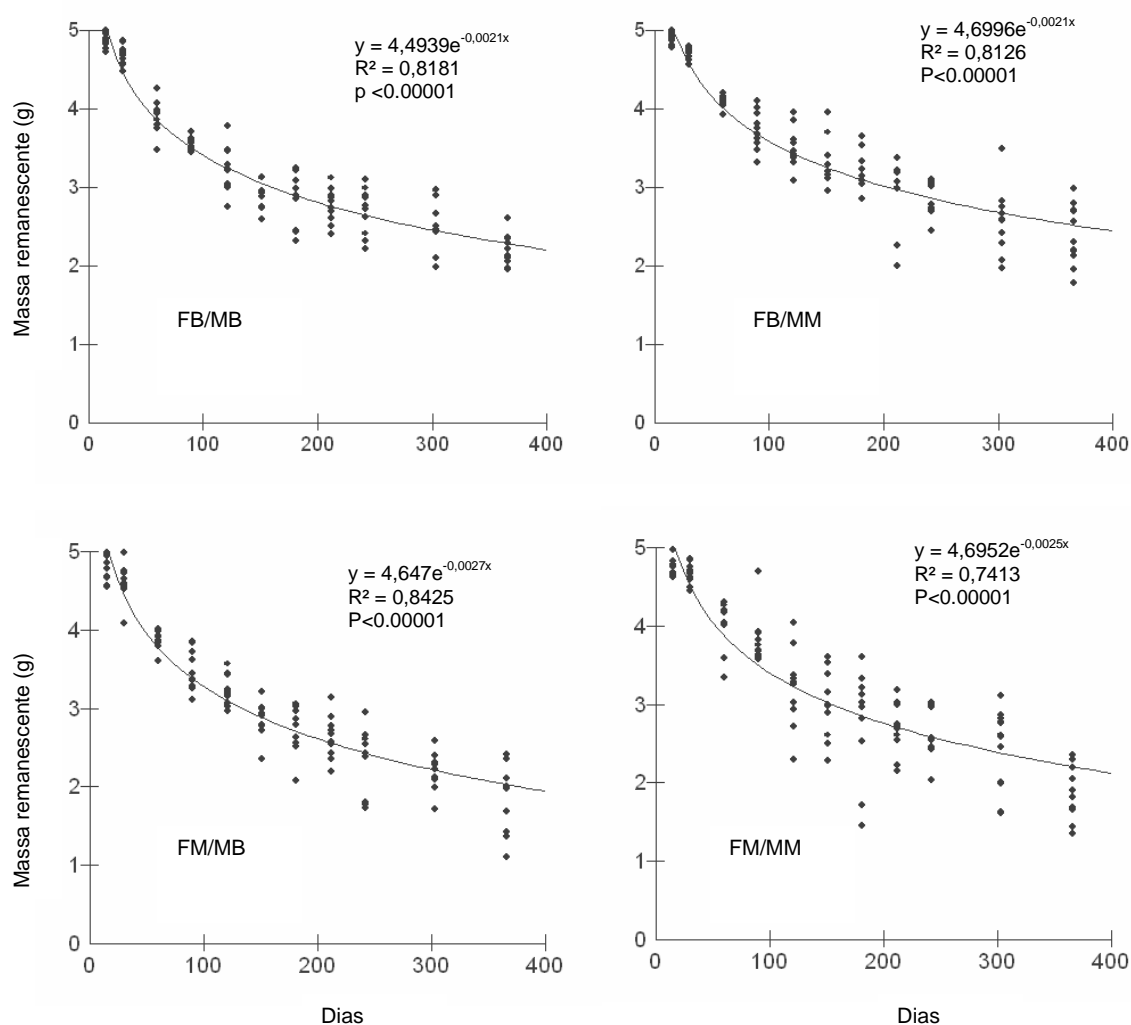


Figura 6.4 – Regressão exponencial simples para perda de massa ao longo do experimento (366 dias) nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na floresta monodominante de *B. rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

Tabela 6.3 – Resultados do teste de Tukey para biomassa seca e quantidade de nutrientes remanescentes do original (%) ao final do experimento (366 dias), nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na

floresta monodominante de *B. rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Valores em negrito, *p* significativo a 5% de probabilidade.

		Nitrogênio			
		FB/MB	FB/MM	FM/MB	FM/MM
Biomassa	FB/MB	1,000	0,633	<0,0001	0,001
	FB/MM	0,914	1,000	0,005	0,009
	FM/MB	0,223	0,061	1,000	0,992
	FM/MM	0,200	0,053	1,000	1,000
Kruskal-Wallis (massa) $H = 9,215$ $P = 0,027$					
Kruskal-Wallis (nitrogênio) $H = 13,674$ $P = 0,003$					
		Potássio			
		FB/MB	FB/MM	FM/MB	FM/MM
Fósforo	FB/MB	1,000	0,194	0,542	0,503
	FB/MM	0,001	1,000	0,877	0,013
	FM/MB	0,381	<0,0001	1,000	0,058
	FM/MM	0,039	0,208	0,001	1,000
Kruskal-Wallis (fósforo) $H = 14,651$ $P = 0,002$					
Kruskal-Wallis (potássio) $H = 9,039$ $P = 0,029$					
		Magnésio			
		FB/MB	FB/MM	FM/MB	FM/MM
Cálcio	FB/MB	1,000	0,412	0,981	0,003
	FB/MM	<0,0001	1,000	0,629	0,075
	FM/MB	0,316	<0,0001	1,000	0,007
	FM/MM	0,005	0,221	<0,0001	1,000
Kruskal-Wallis (cálcio) $H = 15,766$ $P = 0,001$					
Kruskal-Wallis (magnésio) $H = 11,002$ $P = 0,012$					
		Enxofre			
		FB/MB	FB/MM	FM/MB	FM/MM
Manganês	FB/MB	1,000	<0,0001	0,483	0,001
	FB/MM	0,004	1,000	0,008	0,605
	FM/MB	0,063	0,505	1,000	0,001
	FM/MM	<0,0001	0,043	0,002	1,000
Kruskal-Wallis (manganês) $H = 14,566$ $P = 0,002$					
Kruskal-Wallis (enxofre) $H = 14,769$ $P = 0,002$					

Aos 60 dias, a biomassa remanescente das FB na MM (81,76%) foi maior do que as FB e FM na MB, não diferindo estatisticamente das FM na mesma mata, enquanto na MB as FB apresentaram 78,06% de biomassa remanescente, não diferindo das folhas mistas (77,44%) na mesma mata e das FM na MM (80,36%) (Tukey $p \leq 0,05$). Aos 181 dias, a única diferença significativa na biomassa remanescente foi das FB na MM (63,94%) em relação às FM na MB (55,08%) (Tukey $p \leq 0,05$). Já nas demais coletas, apesar de mantida uma discreta tendência de maior perda de massa de FM na MB durante todo o período, não foram verificadas diferenças significativas das FM entre as duas áreas (Tabela 6.3). Estes resultados indicam um padrão anual de decomposição para perda de massa fortemente semelhante em todas as comparações, com perda média de biomassa seca em torno de 55% para as FB e 60% para as FM.

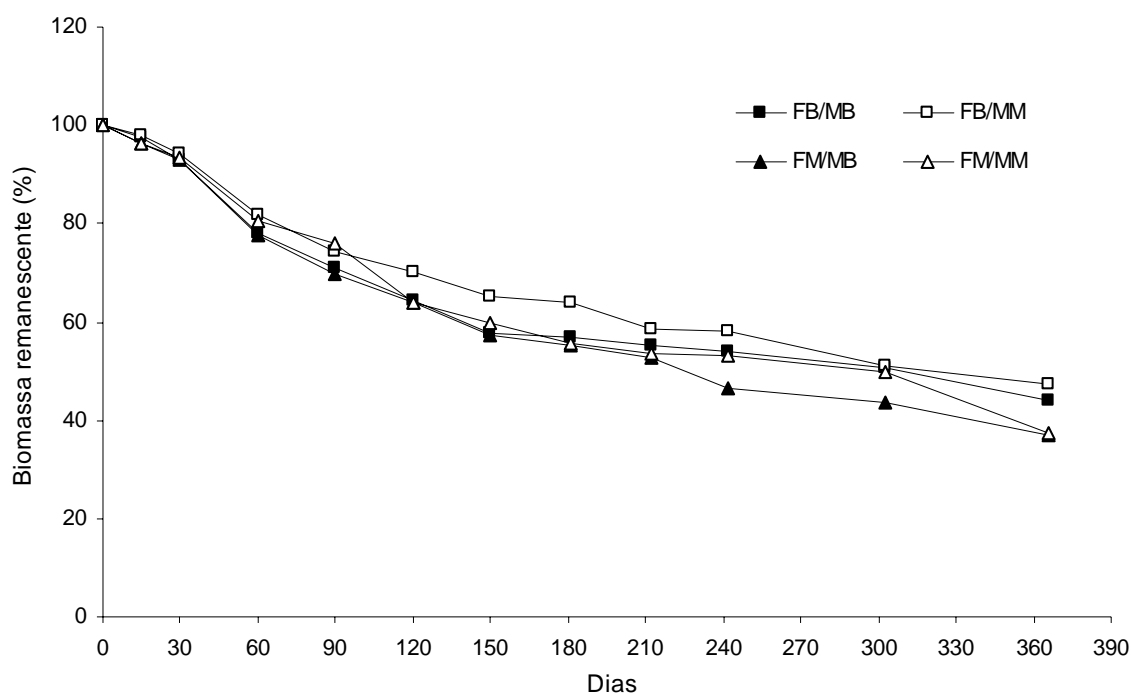


Figura 6.5 – Biomassa seca remanescente da original (%) ao longo do experimento nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na floresta monodominante de *B. rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

6.3.2 Concentração de nutrientes e relação Mg/Ca

6.3.2.1 Concentração inicial

A concentração inicial de nutrientes seguiu a ordem $N > Ca > K > Mg > S > P$ nos dois tipos de folhas, nas duas matas (Tabela 6.4). As FM apresentaram concentrações significativamente maiores de N ($15,95 \text{ mg.g}^{-1}$) na MB em relação à MM ($14,36 \text{ mg.g}^{-1}$) (Tukey $p \leq 0,05$). Esta maior concentração das folhas mistas, contudo, não se deve à influência das folhas de *Brosimum* na MB, que apresentaram teores praticamente iguais aos das folhas mistas quando comparado entre as áreas ($14,67 \% \text{ FB/MB}$ e $14,36 \text{ FM/MM}$) (Tukey $p \leq 0,05$).

As concentrações de P e K não apresentaram diferenças significativas nas folhas mistas entre as áreas, sendo que os teores dos dois elementos diferiram entre as FB na MB e FM na MM (Tukey $p \leq 0,05$). A concentração de P nas FB na MB foram significativamente menores do que das FM na MM e de K maiores (Tukey $p \leq 0,05$), demonstrando não haver influência das folhas de *Brosimum* na serapilheira mista na MB.

Os teores iniciais de Ca, Mg e S foram significativamente menores nas FM na MB do que nas FM na MM, mas as FB na MB apresentaram concentrações de Ca e Mg surpreendentemente maiores do que as FM (Tukey $p \leq 0,05$), situação inversa à da esperada, onde as folhas de *Brosimum* deveriam apresentar teores mais baixos desses elementos (maior EUN), influenciando na serapilheira mista. Condição semelhante também foi verificada no caso de S, onde as concentrações nas FB não diferem de FM na MB (Tukey $p \leq 0,05$), demonstrando não haver influência da qualidade das folhas de *Brosimum rubescens* na serapilheira mista.

O manganês foi o único elemento a confirmar o esperado, com concentrações iniciais significativamente maiores (menor EUN) das FM na MB ($306,4 \text{ mg.kg}^{-1}$) em relação às FM na MM ($259,9 \text{ mg.kg}^{-1}$) e nas FB na MB ($719,9 \text{ mg.kg}^{-1}$) em comparação com as FM na mesma mata (Tukey $p \leq 0,05$), comprovando a influência da espécie monodominante na serapilheira mista na MB.

A relação Mg/Ca variou de 0,52 (FM/MB) a 0,39 (FB/MB), valores considerados normais. A relação Mg/Ca nas FM na MB e nas FB em ambas as matas

não foi atípica, com maiores teores de Ca em relação ao Mg, sendo que a melhor relação observada foi justamente das FB na MB (0,39).

6.3.2.2 Concentração final

A concentração final de nutrientes nos dois tipos foliares seguiu a ordem $N > Ca > Mg > S > P \geq K$ na mata mista e $N > Ca > S > Mg > K > P$ na mata de *Brosimum*. As concentrações de N, K, S e Mn nas folhas mistas não diferiram significativamente entre as matas, da mesma forma que as FB/MB também não diferiram das FM/MM (Tukey, $p \leq 0,05$), demonstrando não haver influência da qualidade foliar de *Brosimum* nestes casos. As concentrações finais de N sofreram aumento médio em cerca de 30% (variação de 32,1%, FB/MB a 27,78%, FM/MM) em comparação com as iniciais, enquanto as concentrações de K sofreram drástica redução, caindo em média 85% ao final do experimento em todos os casos. Em contraste, as concentrações de S sofreram forte aumento, com acréscimo médio de quase 70% acima da inicial, variando de 38,3% nas FB/MM a 137,6% nas FM/MM. A concentração final de Mn aumentou mais do que o dobro nas FM/MM, com acréscimo de 110,5% em relação à inicial. Por outro lado, sofreu uma redução de 23,58% nas FB/MB. Nas FB/MM e FM/MM as concentrações aumentaram em 61,8% e 49,54%, respectivamente, comprovando a tendência de retenção de Mn das folhas mistas nas duas matas e compensando, de certa forma, o efeito de liberação das FB, ao menos durante o 1º ano.

As concentrações finais de P e Mg foram menores nas FM/MB em relação às FM/MM, assim como nas FB/MB em relação às FM/MM, confirmando a influência das folhas de *Brosimum rubescens* na maior liberação final destes dois elementos (Tukey $p \leq 0,05$). As concentrações finais de Mg foram 45,6% menores que as iniciais nas FB/MB, 31,4% nas FM/MB, 27,9% nas FB/MM e apenas 5,6% menores nas FM/MM, ficando evidente a influência das FB na maior liberação final desse elemento. A variação entre a concentração inicial e final de P foi aparentemente idiossincrática, com FM/MB apresentando decaimento de 38,9% em relação à inicial, FM/MM com diminuição de apenas 1,8% e FB/MM com acréscimo de 6% em relação à concentração inicial. Todas as concentrações finais de Ca e N foram maiores que a inicial. Os valores de concentração inicial e final dos nutrientes se encontram na Tabela 6.4.

Tabela 6.4 - Concentração inicial e final de nutrientes e relação Mg/Ca nas sacolas de decomposição com folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são médias (N = 15 inicial e N = 5 final), com desvio padrão entre parênteses. Letras iguais no primeiro ou segundo par indicam não haver diferença significativa entre as concentrações do nutriente entre tratamentos, dentro da coluna (Tukey, $P \leq 0,05$).

Inicial	mg.g ⁻¹						Mg/Ca	mg.kg ⁻¹
	N	P	K	Ca	Mg	S		Mn
FB/MB	14,67a (1,16)	0,43a (0,06)	3,76a (0,99)	5,44a (0,96)	2,17a (0,31)	0,81a (0,15)	0,39	717,9a (112,4)
FB/MM	13,87a (1,27)	0,45a (0,19)	3,59a (0,34)	6,53b (0,72)	3,08b (0,17)	0,94ab (0,05)	0,47	436,6b (80,21)
FM/MB	15,95b (1,56)	0,59b (0,06)	3,47ab (1,3)	4,47c (0,71)	1,81c (0,29)	0,88a (0,19)	0,52	306,4c (51,94)
FM/MM	14,36a (1,74)	0,53c (0,08)	2,87b (0,51)	5,88a (0,67)	2,46a (0,22)	1,09b (0,24)	0,41	259,9d (56,54)
Final	mg.g ⁻¹						Mg/Ca	mg.kg ⁻¹
	N	P	K	Ca	Mg	S		Mn
FB/MB	19,38ab (1,12)	0,36a (0,05)	0,66a (0,12)	5,64a (0,87)	1,18a (0,13)	1,66a (0,09)	0,2	548,6ab (145,9)
FB/MM	17,68b (0,97)	0,48ac (0,08)	0,23b (0,1)	9,66b (1,54)	2,22b (0,53)	1,3a (0,23)	0,22	706,6b (64,47)
FM/MB	20,54a (1,71)	0,36a (0,05)	0,68a (0,12)	5,04a (0,5)	1,24a (0,2)	1,74a (0,24)	0,24	458,2a (150,7)
FM/MM	18,34ab (1,08)	0,52bc (0,08)	0,51a (0,1)	8,02b (0,61)	2,32b (0,57)	1,5a (0,2)	0,94	547,2ab (82,49)

6.3.3 Liberação de nutrientes (%)

Como a quantidade de nutrientes liberada em determinado momento durante a decomposição depende da concentração do nutriente e do total da biomassa decomposta, os resultados foram apresentados em porcentagem remanescente da inicial, que indica o decaimento líquido no instante avaliado. Os cálculos foram realizados com base no peso remanescente em gramas de cada elemento, com os valores apresentados na Tabela 6.5.

Aos 60 dias do começo do experimento, as quantidades de N, P, S e Mn liberadas das folhas mistas foram significativamente menores na MB (Tukey, $p \leq 0,05$). No caso de Mn, as FB/MB não diferiram significativamente das FM/MM (Tukey $p \leq 0,05$), demonstrando que *B. rubescens*, aparentemente, não é o determinante no processo de liberação deste elemento nas primeiras etapas (Figura 6.5, Tabela 6.5). Aos 15, 30 e 60 dias, as folhas mistas na mata de *Brosimum* apresentaram forte acúmulo de Mn, chegando a ultrapassar os 200% do peso remanescente, valores muito superiores aos das folhas de *Brosimum* na mesma mata (94,5% aos 60 dias), o que demonstra uma forte sinergia de retenção das FM. Aos 181 dias do começo do experimento, as FM na MB ainda apresentavam grande acúmulo de Mn, com 143,4% do peso inicial, contra 72,9% das FB na mesma mata. Esta tendência de retenção do elemento pelas folhas mistas na MB se manteve até o final do experimento, quando ainda apresentavam quantidades significativamente maiores de Mn remanescente em relação às FB na MB (Tukey, $p \leq 0,05$). Por outro lado, verificou-se que esta retenção foi menor (61,1%) quando comparada com as folhas mistas na MM (97,4%), aos 366 dias. A rápida liberação de Mn começou aos 242 dias, no auge da estação seca (20/07/2005), quando a concentração do elemento nas FM/MB começou a declinar abruptamente e de forma paralela à queda do peso percentual remanescente, caracterizando forte inversão da tendência inicial de acúmulo (Figura 6.6).

Aos 15, 30 e 60 dias do começo do experimento, o peso remanescente de Ca aumentou acima dos 100% inicial em todos os casos (Figura 6.7), comportamento semelhante ao registrado para S, à exceção das folhas mistas na MM, que apresentaram pequenas diferenças, com decaimento desse último elemento para 94% do inicial, em média, nas três datas (Figura 6.8). Essa tendência de aumento no peso acima de 100% também foi verificada para Mg nas folhas mistas da MB e da MM aos 15 e 30 dias (Figura 6.9). Nas demais datas, houve queda constante e lenta no peso líquido e nas

concentrações de Mg em todos os tipos foliares nas duas áreas, com tendência de decaimento muito semelhante ao S para as FM na MM. A partir dos 181 dias, foi verificado decaimento no peso líquido de Ca em todos os casos, de forma gradual, até o final do período (366 dias). As concentrações de N, P mantiveram praticamente o mesmo padrão de lenta liberação e S manteve tendência de acúmulo em todos os casos durante os 366 dias do experimento, ocorrendo o contrário para K, que apresentou o maior decréscimo, tanto nas concentrações quanto na perda líquida de peso ao longo de todo o período, apresentando uma redução média em torno de 90% em relação ao peso inicial nos dois tipos de folhas e nas duas áreas (Figura 6.10).

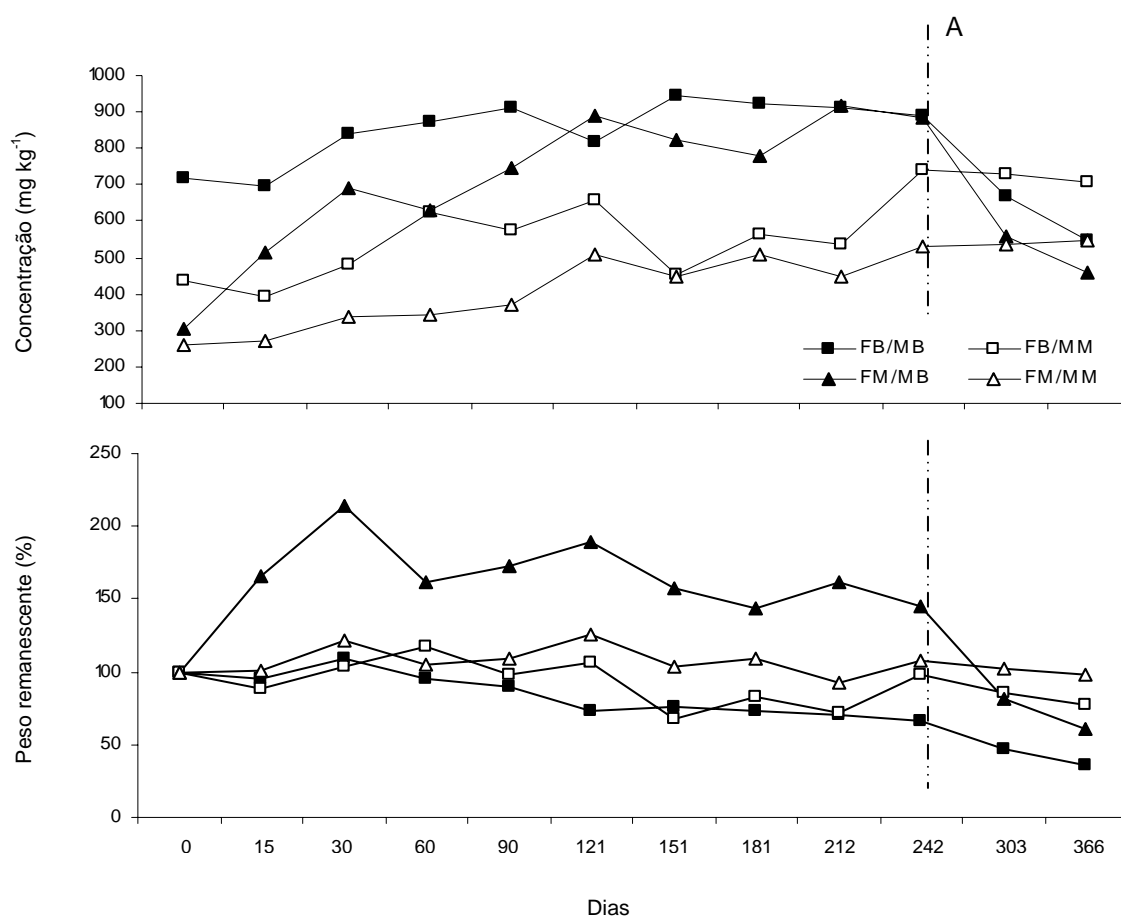
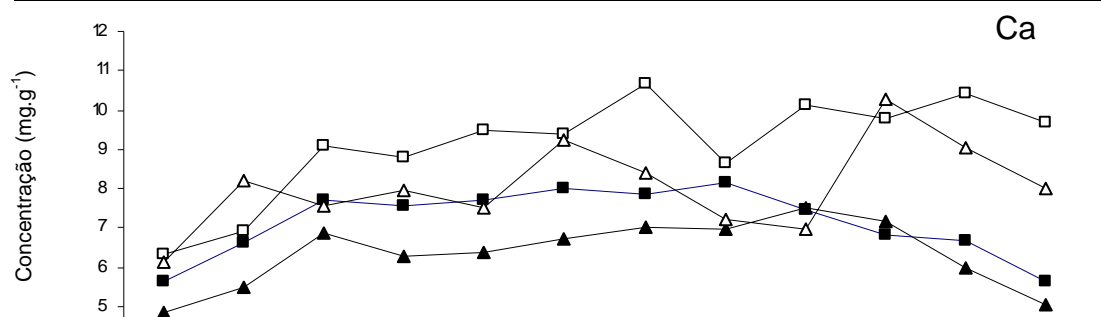


Figura 6.6 - Porcentagem do peso remanescente e concentração de manganês (Mn) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na floresta monodominante de *B. rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. A linha tracejada (A) mostra o ponto de inversão da tendência de acúmulo do elemento nas FM/MB, aos 242 dias.

Tabela 6.5 – Quantidade remanescente da original em porcentagem de biomassa seca e nutrientes em três tempos (início, meio e final) no experimento das sacolas de decomposição com folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na floresta

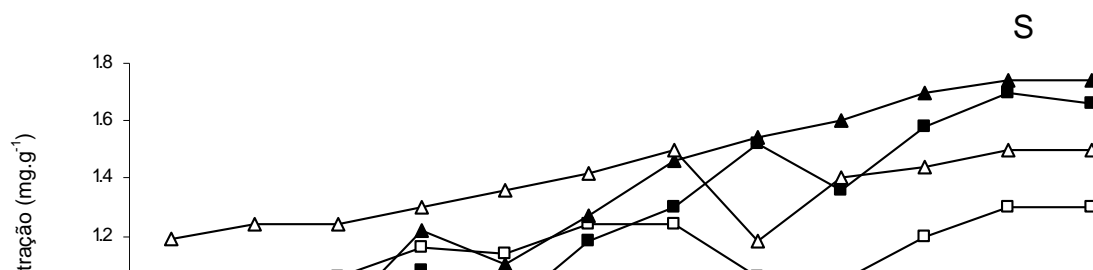
monodominante de *B. rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores são médias ($N = 10$ biomassa e $N = 5$ nutrientes), com desvio padrão entre parênteses. Letras iguais no primeiro ou segundo par indicam não haver diferença significativa da biomassa ou do nutriente entre tratamentos, dentro da coluna (Tukey $p \leq 0,05$).

Coleta (dias)	Folhas/ Matas	Peso remanescente (%)							
		Biomassa	N	P	K	Ca	Mg	S	Mn
3 (60)	FB/MB	78,06a (3,99)	98,1a (7,16)	86,7a (15,34)	18,9a (7,05)	104,9a (6,9)	79,9a (7,37)	117,1a (11,8)	94,5a (5,43)
	FB/MM	81,76bc (1,43)	91,7ab (5,42)	81,8ab (19,27)	43,7b (5,89)	113,9a (4,04)	81,3ab (10,54)	100,9b (7,78)	115,7a (16,61)
	FM/MB	77,44a (2,27)	97,7a (7,25)	93,7a (11,16)	23,4a (1,63)	100,5a (24,43)	71,9a (13,51)	131,2a (29,84)	162,3b (41,9)
	FM/MM	80,36ac (6,22)	84,3b (5,17)	68,3b (11,2)	52,6b (9,19)	104,6a (25,21)	98,3b (8,34)	87,1b (14,2)	105,6a (17,35)
7 (181)	FB/MB	56,82ab (6,64)	83,7a (3,1)	66,3ab (7,05)	17,2a (0,1)	82,2b (9,52)	51,3a (8,8)	120a (14,11)	72,9a (5,09)
	FB/MM	63,94b (4,8)	86,5a (1,13)	89,5b (17,83)	21,5a (10,2)	87,7b (6,24)	50,7a (4,48)	72,1b (14,9)	82ab (14,34)
	FM/MB	55,08a (6,32)	75,1b (6,05)	60,9a (6,48)	18,7a (1,16)	79ab (11,89)	52,8a (8,28)	117,8a (23,94)	143,4b (43,76)
	FM/MM	55,54ab (13,77)	65,6b (4,46)	66,6a (11,61)	16,1a (4,64)	65,7a (8,9)	52,6a (13,48)	54,6b (6,03)	108,5b (17,56)
11 (366)	FB/MB	44,02a (4,1)	72,7a (4,28)	47,4a (7,21)	7,9ab (2,58)	47,4a (7,38)	29,3a (2,84)	109,2a (5,9)	36,1a (9,61)
	FB/MM	47,14a (7,6)	69,6a (3,83)	76,7b (13,38)	4,8b (2,88)	73,5b (11,76)	34ab (7,18)	66,3b (11,96)	77bc (7,03)
	FM/MB	36,8a (8,75)	60,1b (5)	37,9a (5,76)	6,4ab (1,23)	41,7a (4,19)	30,2a (4,23)	96,7a (13,38)	61,1c (20,1)
	FM/MM	37,5a (7,02)	61,1b (3,61)	60,2b (9,67)	10,8a (2,64)	60,9b (4,65)	47,3b (11)	57,9b (7,7)	97,4b (14,65)



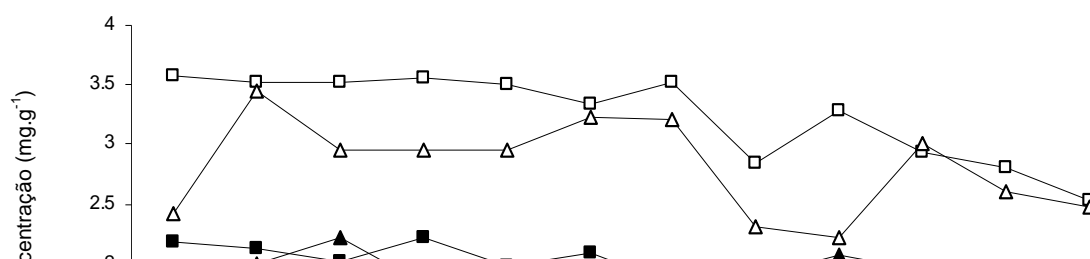
Aos 181 dias, as quantidades de N, P, K, Ca e Mg liberadas das folhas mistas não diferiram significativamente entre as áreas (Tabela 6.5). As folhas mistas liberaram cerca de duas vezes mais nitrogênio (34,4%) e cálcio (34%) nesta data do que as folhas de *Brosimum* na MM (16,3 e 17,8%, respectivamente), situação semelhante à observada na MB. Contudo, não foram observados os reflexos deste padrão menor de liberação de N e Ca das FB na serapilheira mista, que não diferiu entre as áreas aos 181, ao contrário do esperado. No caso do Ca, inclusive, as FB/MB liberaram quantidades significativamente maiores desse nutriente do que as FM/MM (58,3 e 39,1%, respectivamente).

Os padrões de concentração de N e Ca ao longo do experimento foram semelhantes em todas as comparações, com uma tendência constante de aumento até os 242 dias. A partir desta data, as concentrações de N continuaram aumentando, enquanto as de Ca passaram a apresentar queda, com quantidades liberadas pelas folhas mistas na MB (58,3%) significativamente maiores do que na MM (39,1%, Tabela 6.5).

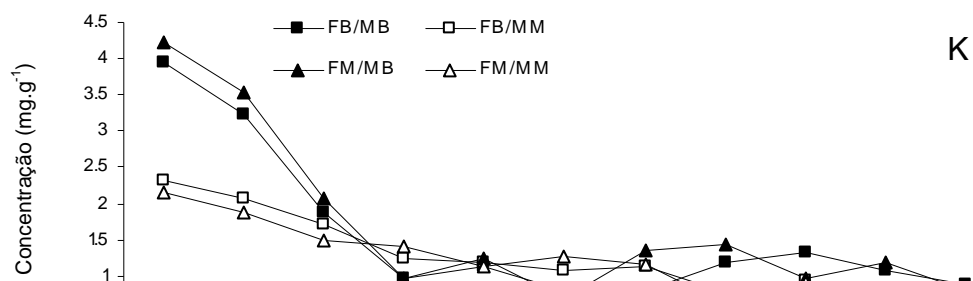


Dias

As quantidades de P liberadas pelas folhas mistas aos 181 dias foram 33,7% do total na MB e 33,4% na MM, não diferindo significativamente (Tukey, $p \leq 0,05$). Essas diferenças e valores líquidos ficaram próximos aos registrados para Mg, que apresentou liberação das FM um pouco maior, de 47,2% na MB e 47,4% na MM na mesma data (Figura 6.9). Aos 366 dias, houve uma inversão na tendência inicial de menor decaimento de P, com as FM/MB liberando quantidades significativamente maiores deste elemento do que as FM/MM (Tukey $p \leq 0,05$) (Figura 6.10), com o mesmo acontecendo para Mg. Os dois elementos apresentaram decaimento muito semelhante das folhas mistas na MB no final do experimento, com redução de 62,1% na quantidade líquida de P e 69,8% de Mg, valores significativamente maiores do que os verificados na MM (Tukey $p \leq 0,05$) (Tabela 6.5).



Apesar do aumento constante nas concentrações de N durante todo o período estudado, o peso líquido apresentou comportamento inverso, mantendo um padrão constante de decaimento (Figura 6.11), com apenas três pequenos picos passageiros de aumento. O primeiro e mais evidente ocorreu na mata mista, entre os 60 e os 90 dias com as folhas mistas, onde as quantidades remanescentes praticamente se igualaram às iniciais. O segundo entre 90 e 121 dias com FB/MM e o terceiro com FM/MB, entre 121 e 151 dias, com quantidades remanescentes mais altas que a anterior mas menores que as iniciais. A partir dessas datas, a tendência de queda lenta e gradual no peso remanescente prevaleceu em todos os casos.



A liberação líquida de N das folhas mistas não diferiu entre as áreas em nenhuma das onze coletas, ao contrário do observado em Ca, Mg e P, onde as FM/MM liberaram quantidades significativamente maiores desses elementos que FM/MB nas últimas coletas (Tukey $p \leq 0,05$). A partir da terceira coleta, aos 60 dias, as folhas de *Brosimum* começaram a apresentar concentrações de N significativamente maiores do que as FM nas duas áreas (Tabela 6.5), mas não o suficiente para influenciar no padrão das folhas mistas, conforme pode ser verificado na Figura 6.11.

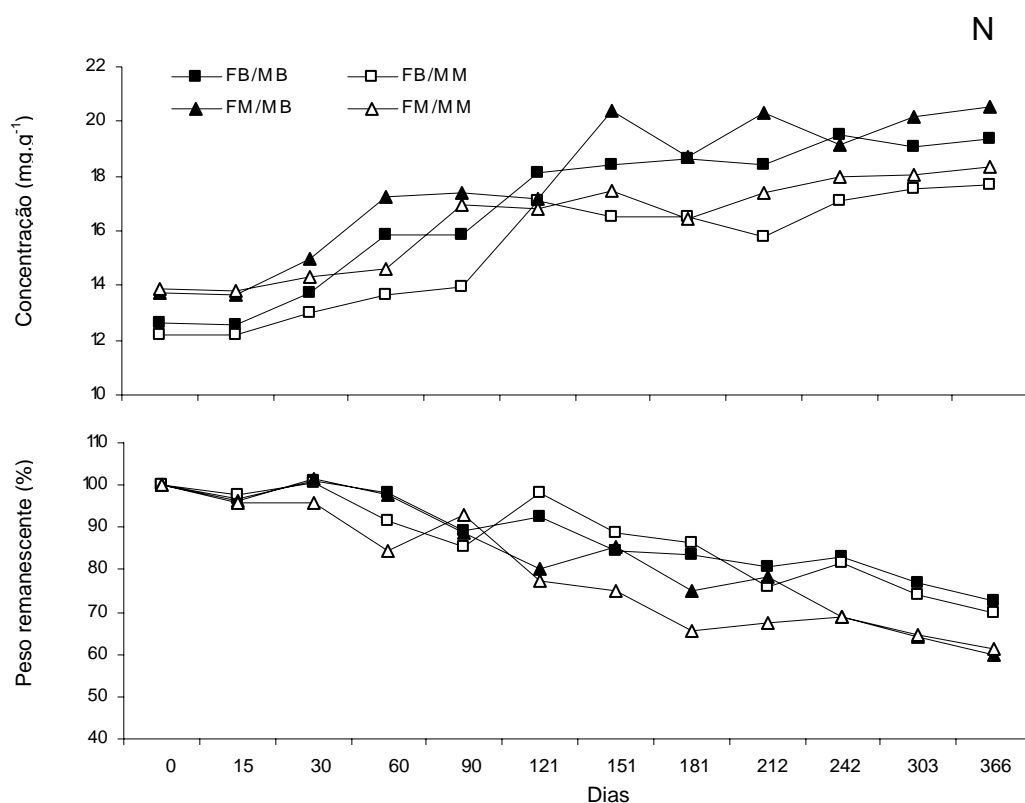


Figura 6.11 - Porcentagem do peso remanescente e a concentração de nitrogênio (N) ao longo de 366 dias nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

A análise de regressão revelou uma relação linear significativa entre material remanescente e a concentração de N ao longo do experimento ($p \leq 0,01$) nos dois tipos

foliares e nas duas matas, onde as perdas do nutriente se mantiveram mesmo com o aumento nos teores (Figura 6.12). Não foi verificada nenhuma relação significativa entre concentração e liberação líquida de fósforo ($p \geq 0,05$, Figura 6.13). A liberação de K seguiu uma proporção equivalente à diminuição de sua concentração, com ajuste de regressão linear simples altamente significativo em todos os casos ($R^2 > 0,96$; $p \leq 0,002$) (Figura 6.14).

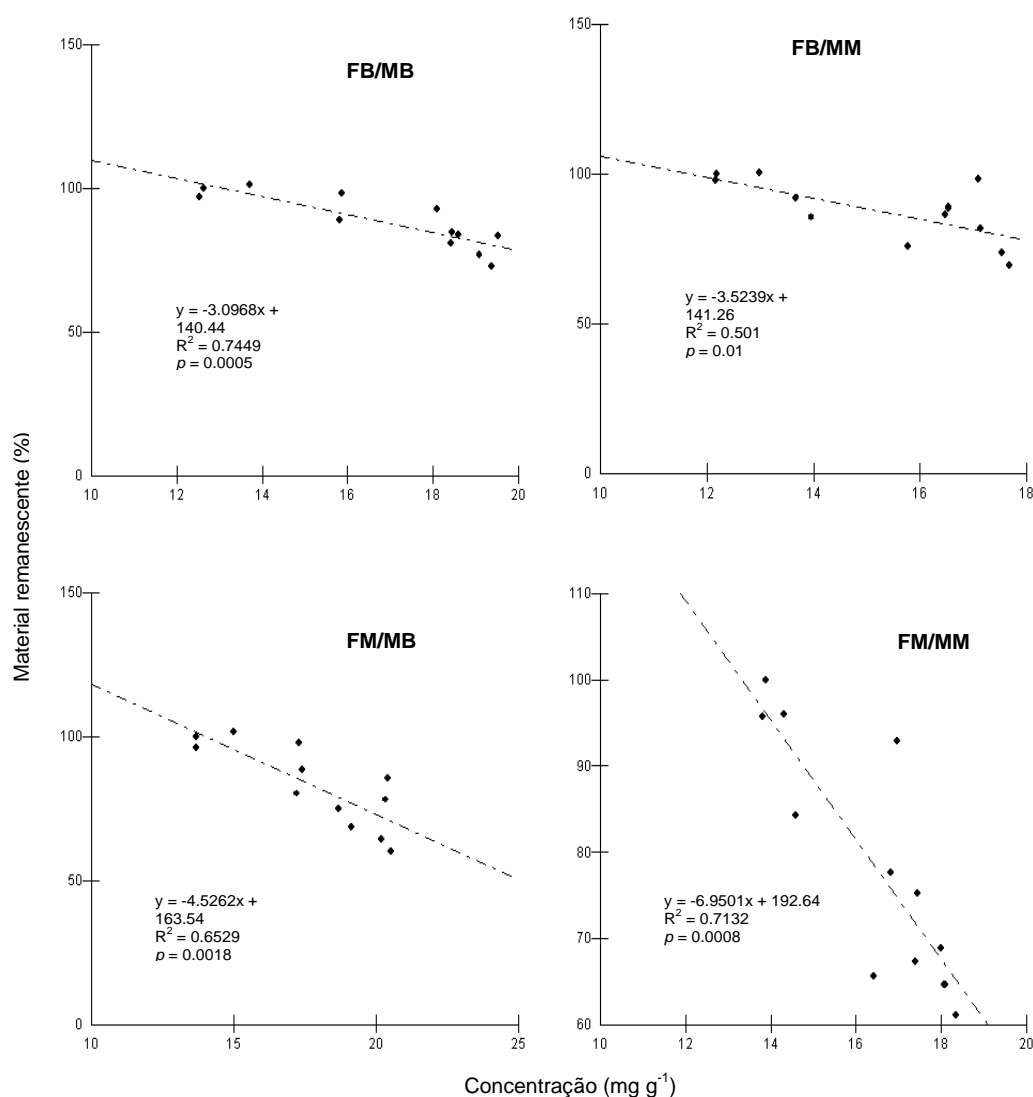


Figura 6.12 – Concentração de nitrogênio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples nos quatro casos. Valores de p significativos a 1% de probabilidade.

Não foi verificada relação entre a concentração e o peso remanescente de Ca em nenhum dos casos avaliados no presente estudo (Figura 6.15). Ao contrário, o padrão de

liberação de Mg foi de queda gradual, sem tendência inicial de acúmulo e apresentando curva contínua de liberação, com ajuste significativo de regressão entre concentração e peso remanescente ($p \leq 0,05$) em todos os casos (Figura 6.16).

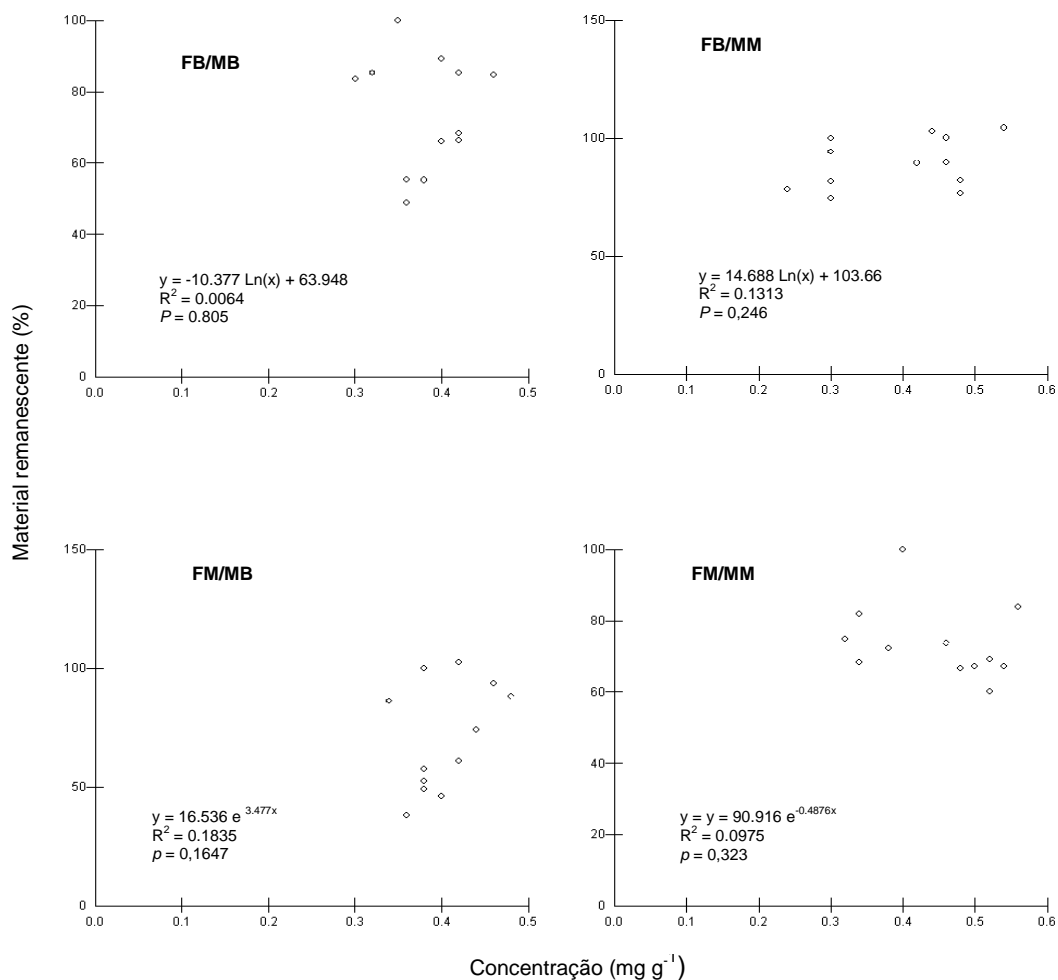


Figura 6.13 – Concentração de fósforo como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão logarítmica em FBMB e FBMM e exponencial em FMMB e FMMM. Valores de p não significativos a 1% de probabilidade.

O enxofre apresentou tendência de aumento de concentração nas folhas de *Brosimum* na MB ao longo do experimento, com curva de acúmulo exponencial em

relação à concentração (Figura 6.17). Nos demais casos, o elemento não apresentou relação significativa entre concentração e decaimento líquido, mas prevalecendo durante todo o experimento tendência de acúmulo nas FM e FB na MB. Para Mn, a regressão linear entre concentração e decaimento líquido se apresentou significativa ($p \leq 0,05$) apenas para FM na MB (Figura 6.18).

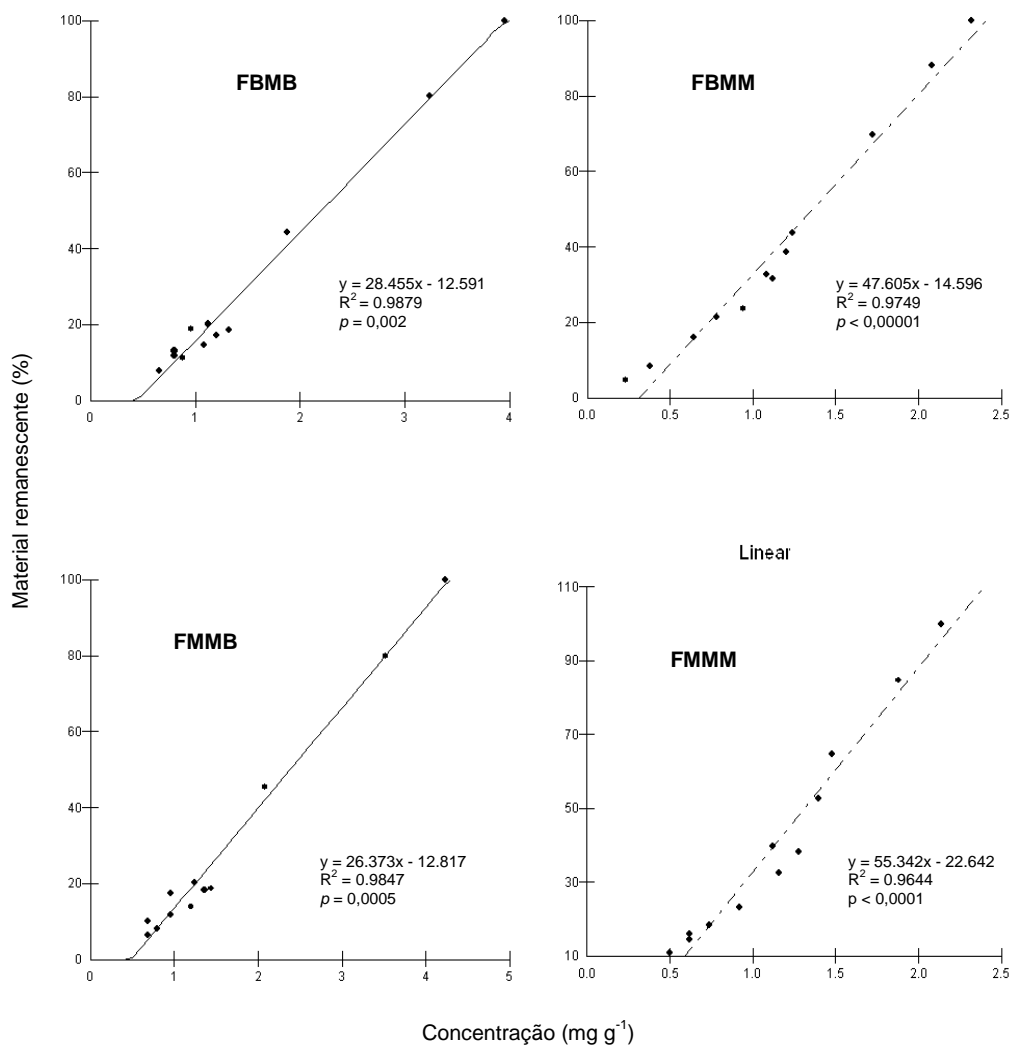


Figura 6.14 – Concentração de potássio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples em todos os casos. Valores de p significativos a 1% de probabilidade.

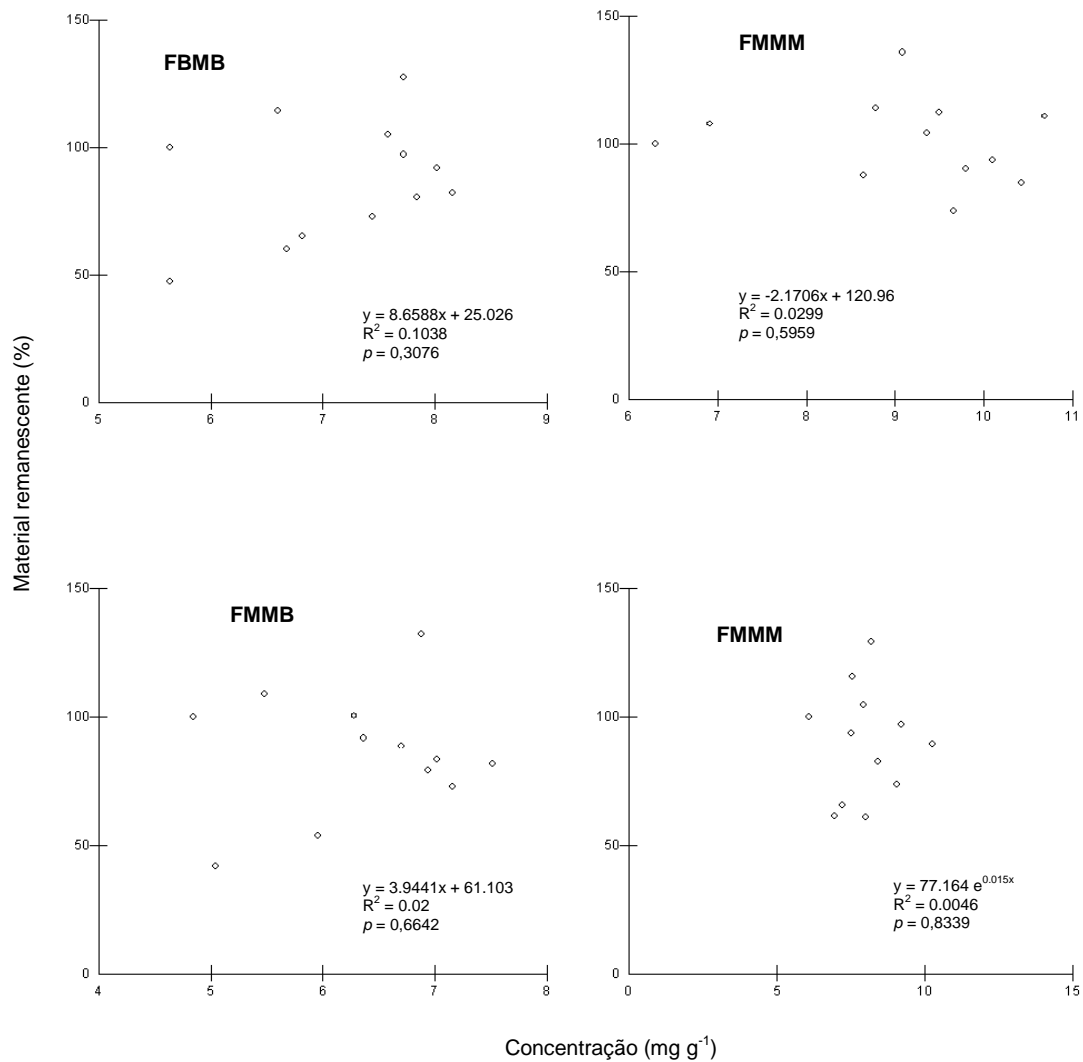


Figura 6.15 – Concentração de Cálcio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear simples nos quatro casos. Valores de p não significativos a 5% de probabilidade.

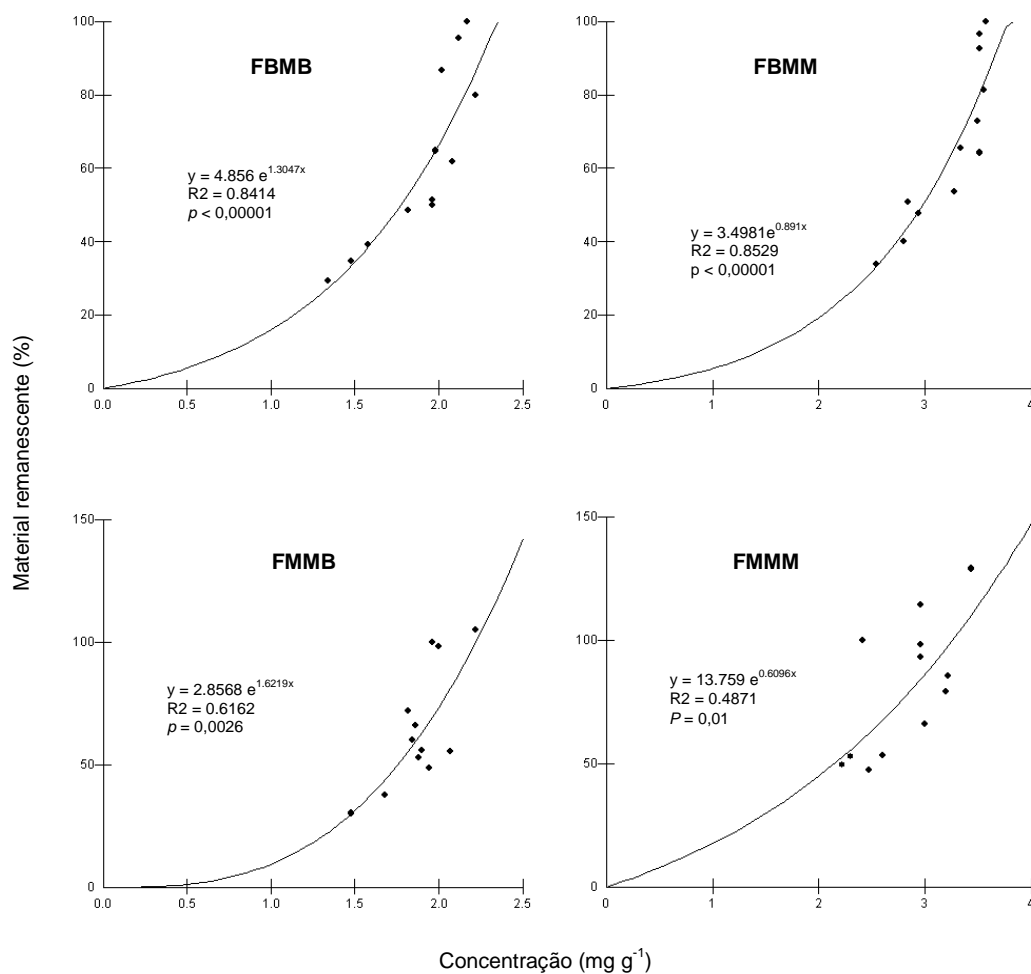


Figura 6.16 – Concentração de magnésio como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão exponencial simples em todos os casos. Valores de p significativos a 1% de probabilidade.

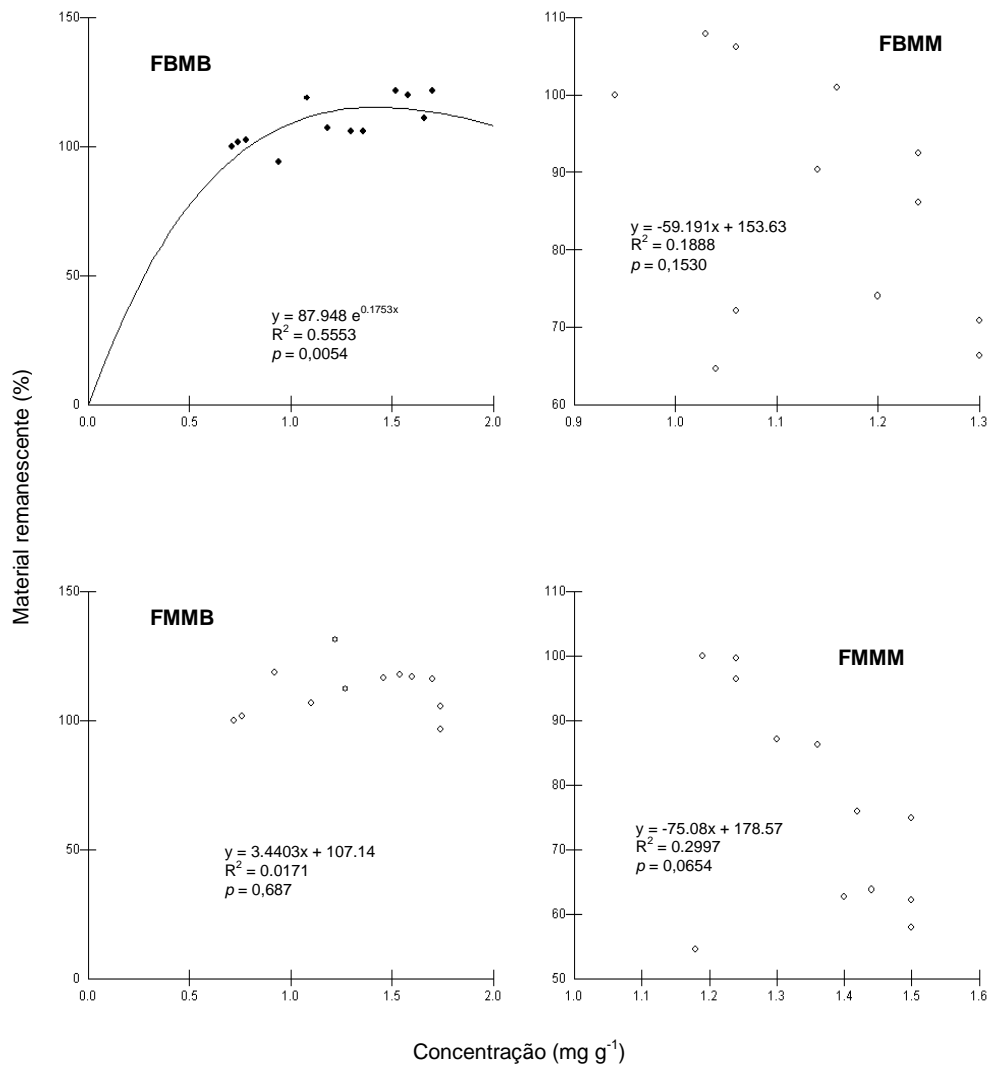


Figura 6.17 – Concentração de enxofre como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão exponencial significativa a 1% de probabilidade apenas para FB/MB. Demais casos regressão linear simples não significativa a 5% de probabilidade.

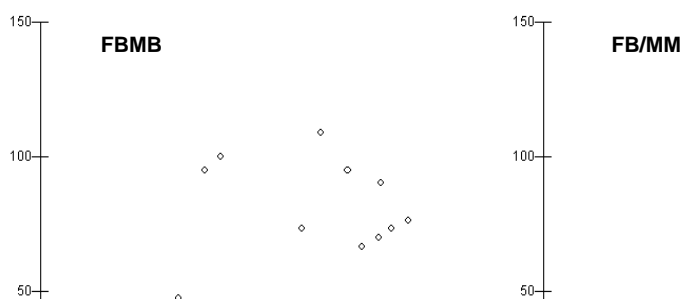


Figura 6.18 – Concentração de manganês como função da porcentagem original de massa seca remanescente nas sacolas de decomposição contendo folhas mistas (FM) e folhas de *Brosimum rubescens* (FB) na mata monodominante de *B. rubescens* (MB) e na mata mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Regressão linear significativa a 5% de probabilidade somente para FM/MB.

6.4 DISCUSSÃO

6.4.1 Padrões gerais de decomposição

Os valores das taxas de decomposição do presente estudo estão próximos ou pouco abaixo da média das florestas decíduas do sudeste do Brasil (Morellato 1992) e das florestas de terras baixas dos neotrópicos (taxas de 1,1 a 1,7), mas muito abaixo dos registrados para florestas do oeste da África, que apresentam taxas elevadas, entre 2,0 a 3,2 (Anderson *et al.* 1983). Em relação à floresta Amazônica, os valores são variáveis. Alguns trabalhos apresentaram média inferior aos obtidos na MB e na MM (e.g. Villela

& Proctor 2002, Mesquita *et al.* 1998), e outros mostram valores acima dos nossos (e.g. Scott *et al.* 1992a; Klinge 1973, 1977, Didhan 1998). Não foram encontradas referências de taxas de decomposição para as florestas de transição Cerrado-Amazônia, onde se localizam as áreas do presente estudo. No Bioma Cerrado, os trabalhos também são escassos, especialmente em matas de galeria, ciliares ou calcáreas. Parrón (2004) encontrou $k = 0,35, 0,41$ e $0,32$ em comunidade úmida, intermediária e seca, respectivamente, de mata de galeria no DF, valores muito inferiores ao do presente estudo. É provável que diferenças de sítio, como umidade e temperatura contribuam para as taxas menores verificadas no DF por Parrón (2004), já que essas comunidades de mata de galeria se encontram em altitude em torno de 1.000 metros, bem superior à do presente estudo (250 m).

As taxas são muito variáveis entre diferentes localidades em alguns ecossistemas tropicais (Tabela 6.6), provavelmente sem padrão definido para determinado bioma. Aparentemente, as variações entre sítios com condições edáficas e/ou climáticas semelhantes são maiores ao longo do espaço do que entre diferentes situações específicas, como qualidade da serapilheira e dominância arbórea (presente estudo), idades sucessionais (Xuluc-Tolosa *et al.* 2003), gradientes de altitude (Morellato 1992), tipos foliares (Mesquita *et al.* 1998), tamanho de fragmentos (Didhan 1998), composição de espécies (Hector *et al.* 2000), gradientes de umidade (Parrón 2004) ou ação dos artrópodes de serapilheira (Barajas-Guzmán & Alvarez-Sánchez 2003).

Algumas diferenças podem ocorrer em função do gradiente de fertilidade sugerido por Jordan & Herrera (1981), em que características gerais da ciclagem de nutrientes estão intrinsecamente relacionadas com a variação espacial na fertilidade do solo. Este processo ocorre porque as folhas provenientes de árvores de solos mais ricos concentram mais nutrientes e tendem a se decompor mais rapidamente que as de ambientes pobres (Vitousek & Sanford 1986, Cornelissen *et al.* 1999). Plantas de crescimento lento, como as de ambientes distróficos, tendem a produzir mais compostos secundários de defesa (Monk 1966), a maioria com altos teores de carbono, como ligninas e fibras (alta relação lignina/N ou C/N), levando a menores taxas de decomposição (Gallardo & Merino 1993; Cadish & Giller 1997).

Esse padrão de maior decomponibilidade em folhas de ambientes mais férteis não foi detectado no presente estudo, apesar da saturação de bases, que é um importante parâmetro de fertilidade, ser quase três vezes maior na MM do que na MB (Capítulo 3,

presente estudo). Seria esperado que a saturação de bases de 72,5% na MM, contra apenas 18,5% na MB, teria algum reflexo importantes na serapilheira, influenciando nas taxas de decomposição, o que não ocorreu.

Duas tendências podem ser observadas em florestas tropicais em relação à decomposição. Uma é a perda de biomassa mais rápida nos primeiros 20 a 40 dias do começo dos experimentos, com decaimento variando entre 40% até 90% da inicial (e.g. Barajas-Guzmán & Alvarez-Sanchez 2003; Ewel 1976; Lowman 1988). Outra é caracterizada por perda inicial mais lenta, abaixo de 20% nos primeiros 60 dias, como é o caso no presente estudo ou de Mesquita *et al.* (1998) e Villela & Proctor (2002), dentre outros. Esse padrão maior de decomposição nas fases iniciais é praticamente universal (Olson 1963; Wieder & Lang 1982), mas apresentam grandes variações em florestas tropicais, onde as curvas de decomposição diferem drasticamente em alguns casos. Esses aspectos serão discutidos com mais propriedade no item 6.4.2.

Não foi possível identificar na literatura padrões associados com dominância de espécies em ecossistemas naturais e bem preservados que pudessem servir de parâmetro para o presente estudo de decomposição, à exceção do trabalho de Villela & Proctor (2002). Os autores investigaram uma floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* (Caesapiniaceae) na Ilha de Maracá, no noroeste da Amazônia, e verificaram que as taxas de decomposição (Tabela 6.6) foram independentes da presença e dominância de *Peltogyne*, com valores abaixo dos encontrados na MB.

Outra inferência aos efeitos da dominância de espécies arbóreas na ciclagem de nutrientes, apesar de indireta, pode ser verificada em Villela *et al.* (2006), em floresta antropizada. Os autores compararam uma porção de Mata Atlântica submetida a corte seletivo de madeira com outra bem preservada e registraram aumento na abundância relativa de espécies secundárias na área alterada, com diminuição na produção de serapilheira e estoque de nutrientes na camada. São evidências de que as taxas de decomposição podem estar sendo influenciadas também, demonstrando uma relação direta com a dominância de espécies.

Tabela 6.6.– Taxas anuais de decomposição (k) e meia vida ($1/k$) da serapilheira e os respectivos modelos de estimativa (Fk) em diferentes substratos em alguns ecossistemas tropicais. ES=exponencial simples; L=linear; κ_L =medida direta na camada ($k=L/X$, Olson 1963).

Floresta/local	Tipo	Substrato	k	Fk	(1/k)	Referência
<i>Floresta Amazônica</i>						
Manaus	Secundária sob dossel fechado	<i>Cecropia sciadophila</i>	0,47	ES	2.13	Mesquita et al. (1998)
Manaus	Secundária sob dossel fechado	¼ <i>Pourouma</i> sp. ¼ <i>B. rossulairoides</i> ½ <i>C. sciadophila</i>	0,41	ES	2.44	Mesquita et al. (1998)
Manaus	Secundária sob dossel fechado	Mista natural	0,61	ES	1.64	Mesquita et al. (1998)
Manaus	Terra Firme (14 fragmentos)	<i>Vismia jurensis</i>	2,93	ES	0.34	Didhan (1998)
Manaus	Terra Firme	Mista natural	1,3	K _L	0.77	Klinge (1977)
Manaus	Terra Firme	Mista natural	1,5	K _L	0.67	Klinge (1973)
Ilha de Maracá	Semi Sempre verde	Mista natural	2,7	K _L	0.37	Scott et al. (1992a)
Ilha de Maracá	Sempre verde	Mista natural	2,9	K _L	0.34	Scott et al. (1992a)
Ilha de Maracá	Monodominante de <i>P. gracilipes</i>	<i>Peltogyne gracilipes</i>	0,57	L	1.75	Villela & proctor (2002)
Ilha de Maracá	Monodominante de <i>P. gracilipes</i>	Mista natural	0,51	L	1.96	Villela & proctor (2002)
Ilha de Maracá	Terra Firme	Mista natural	0,64	L	1.56	Villela & proctor (2002)
Ilha de Maracá	Terra Firme	<i>Ecclinusa guianensis</i>	0,76	L	1.32	Villela & proctor (2002)
Ilha de Maracá	Terra Firme	<i>Lueheopsis duckeana</i>	0,82	L	1.22	Villela & proctor (2002)
Ilha de Maracá	Terra Firme pobre em <i>Peltogyne</i>	<i>Peltogyne gracilipes</i>	0,65	L	1.54	Villela & proctor (2002)
<i>Floresta de Restinga</i>						
Ilha do Mel	Pós-Praia	Mista natural	0,93	K _L	1.08	Pires et al. (2006)
<i>Outros ecossistemas</i>						
Rio de Janeiro	Secundária	Mista natural	0,7	ES	1.43	Fernandes et al. (2006)
Botucatu	Estacional decídua	Mista natural	1,7	K _L	0.59	Vital et al. (2004)
Viçosa	Estacional semi-decidual inicial	Mista natural	0,78	K _L	1.28	Pinto (2005)
Viçosa	Estacional semi-decidual madura	Mista natural	1,32	K _L	0.76	Pinto (2005)
Jundiaí	Semi-decídua madura	Mista natural	1,6	K _L	0.63	Morellato (1992)
Jundiaí	Semi-decídua de altitude	Mista natural	1,3	K _L	0.77	Morellato (1992)
Havaí	Primária terra firme	<i>Metrosideros polymorpha</i>	1,28	ES	0,78	Austin & Vitousek (2000)
Porto Rico	Floresta de <i>D. excelsa</i>	<i>Dacryodes excelsa</i>	1,3	ES	0,76	Bloomfield et al. (1993)
Porto Rico	Floresta de <i>D. excelsa</i>	<i>Prestoea montana</i>	1,6	ES	0,63	Bloomfield et al. (1993)
Índia	Floresta decídua	<i>Dillenia pentagyna</i>	0,35	ES	2,85	Sundarapandian & Swamy (1999)

6.4.2 Curvas de decomposição e tendências de decaimento

Como os melhores ajustes do presente experimento foram obtidos pela curva exponencial negativa simples, pode-se assumir que a taxa de decomposição tende à linearidade após o período inicial de perda de massa mais rápida, o que é mais plausível em termos biológicos, considerando a predominância dos compostos recalcitrantes nas fases mais adiantadas. Esta previsão não seria possível com a exponencial dupla, que não considera nenhuma possibilidade de transformação do material de lábil para recalcitrante e representa um compromisso matemático entre a exponencial simples e a idéia de que cada uma das frações da serapilheira se decompõe exponencialmente e o total pode ser representado pela soma das frações individuais (Wieder & Lang 1982).

Os fatores responsáveis por diferenças entre taxas de decomposição nos trópicos estão relacionados especialmente com concentração de lignina e nutrientes, atividades da fauna e condições do húmus na camada orgânica (Anderson & Swift 1983), que não foram investigados no presente estudo. De acordo com Wieder & Lang (1982), a decomposição é um processo complexo e dinâmico que envolve dois passos. O primeiro é referente à fração lábil da serapilheira, representada por compostos relativamente mais degradáveis como açúcares, amidos e proteínas, utilizados mais facilmente pelos decompositores na síntese de biomassa durante a decomposição. O segundo envolve compostos mais recalcitrantes como celulose, lipídeos, ceras, taninos e ligninas, que são degradados muito mais lentamente. Contudo, o tempo de duração do experimento não permitiu comprovar com precisão se o processo de decomposição começou a entrar na segunda etapa aos 366 dias, com tendência a estabilizar a curva em direção a uma forma mais retilínea, indicando decomposição mais lenta. Estudos com tempo mínimo de dois anos seriam necessários para que mais informações importantes sobre as últimas fases da decomposição no presente estudo fossem levantadas.

Wieder & Lang (1982) demonstraram através de um estudo de revisão que a decomposição de material com grandes quantidades de compostos lixiviáveis e lábeis tende a seguir um modelo linear, pelo menos no primeiro ano. Como a curva de melhor ajuste no presente estudo foi a exponencial, é provável que a quantidade de compostos lábeis não deve ser muito grande. Contudo, é preciso notar que na MB predominam as FB, provenientes, em sua imensa maioria, de árvores adultas e dominantes no dossel (distribuições de alturas, Marimon 2005), com folhas expostas ao sol. Este tipo foliar, em geral, apresenta compostos mais resistentes à decomposição do que folhas de sombra no sub-bosque (Heath & Arnold 1966). O mesmo não pode ser afirmado com

segurança para a MM, uma vez que não foram identificados os tipos foliares dominantes na serapilheira.

Em 60 dias, as folhas investigadas perderam entre 18,24 (FB/MB) e 22,56% (FM/MB) de sua biomassa seca original (média de 20,48%), contra uma média de 26,5% entre 60 e 181 dias, evidenciando maior perda de massa na fase inicial da decomposição, o que pode ser observado nas curvas exponenciais (Figura 6.4). Praticamente a mesma proporção foi perdida em um período bem maior, entre 181 e 366 dias (média de 28,5%), demonstrando a tendência de linearização da curva após um período inicial de perda de massa mais acelerado. Por outro lado, Barajas-Guzmán & Alvarez-Sanchez (2003) verificaram perda muito maior, de até 70%, em média, do peso original em apenas 20 dias para folhas das angiospermas *Nectandra ambigens* e *Ficus yoponensis* em sacolas de decomposição individuais em uma floresta tropical no México, também com ajuste exponencial simples da curva de decomposição para esta última espécie. Ewel (1976) também verificou perda de massa alta, variando de 40 a 50% em apenas 35 dias em folhas de *Heliconia latispatha* (Musaceae), *Trema micrantha* (Ulmaceae), *Paspalum fasciculatum* (Poaceae), *Cochospermum vistifolium* e *Orbignia cohune* (Arecaceae) em sítios de várias idades sucessionais em floresta tropical na Guatemala. No caso, são diferentes tipos foliares e de famílias botânicas muito distintas. Por exemplo, *H. latispatha*, um tipo de “Bananeira-de-jardim”, possui folhas enormes e de consistência, dureza e outras características bastante diferentes das folhas do capim *P. fasciculatum* ou da palmeira *O. cohune*. Por sua vez, estas diferem em muito de *C. vistifolium*, uma eudicotiledônia típica dos neotrópicos. Esses tipos foliares tão distintos apresentaram padrão de decomposição muito semelhante, com pouca diferença relativa na perda inicial de massa, mesmo entre os sítios de diferentes idades sucessionais testados pelo autor, com uma ressalva para a palmeira, que decompôs mais lentamente.

Tais resultados, em comparação com outros neotropicais, revelam que as diferenças nas taxas de decomposição da serapilheira foliar provavelmente surgem mais em função de distância geográfica do que de variações localizadas ou tipos foliares, conforme foi discutido no item 6.4.1. Quando comparamos as taxas de decomposição de Ewel (1976) na Guatemala, ou Barajas-Guzmán & Alvarez-Sanchez (2003) no México, com as do presente estudo, encontramos taxas iniciais de decomposição muito diferentes, com 6,59% de perda média de massa nos primeiros 60 dias no nosso caso, contra 40-70% desses autores em condições edáficas e climáticas similares. Tais

diferenças aumentam ainda mais quando comparamos nossos dados com os de outros continentes. A floresta subtropical estudada por Lowman (1988) na Austrália, por exemplo, apresentou perda de toda a massa inicial (95%) de folhas de *Dendrocnide excelsa* em apenas 60 dias em sacolas de decomposição. No entanto, o esperado era o inverso, com taxas iniciais mais lentas, por se tratar de floresta sub-tropical, com temperaturas médias mais baixas. Este é o maior valor de perda inicial de massa dentre 38 referências específicas sobre decomposição da serapilheira foliar em florestas tropicais e sub-tropicais com sacolas de decomposição revisadas no presente estudo.

Outro caso é o de Bloomfield *et al.* (1993), que estudaram uma floresta sub-tropical úmida dominada por *Dacryodes excelsa*, em Porto Rico, também em solos distróficos, e encontraram cerca de 70% de perda de massa nas folhas de *Prestoea montana* e de 75% na espécie dominante apenas nos primeiros 30 dias, obtendo curva exponencial. Arunachalan *et al.* (1998) verificaram perda de massa em torno de 30% em média para a decomposição de folhas senescentes de *Quercus dealbata*, *Q. griffithii* e *Schima khasiana* em regenerações de floresta sub-tropical úmida em latossolo distrófico na Índia. Esses resultados são bem mais similares aos nossos, mas não se referem à floresta original e sim a fragmentos, que tendem a apresentar taxas de decomposição mais lenta (Didhan 1998,) e regeneração natural de floresta tropical, que apresenta variações na ciclagem de nutrientes em relação ao dossel não alterado (e.g. Villela *et al.* 2006).

Nossos resultados se aproximam mais dos reportados para a Amazônia brasileira, como é o caso da floresta dominada por *Cecropia* sp. na Amazônia Central, onde Mesquita *et al.* (1998) verificaram perda máxima de biomassa em torno de 38% nos primeiros 100 dias, com curva exponencial simples. Os autores também testaram abertura do dossel e não encontraram diferenças significativas para folhas mistas naturais do próprio ambiente e folhas de três espécies diferentes. Também na região amazônica, Villela & proctor (2002) encontraram em uma floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* cerca de 20% de perda de massa nas folhas de *Lueheopsis duckeana*, 28-30% em *Ecclinusa guianensis* e 33% na espécie monodominante aos 119 dias do começo do experimento com sacolas de decomposição, obtendo como melhor ajuste o modelo linear. Didhan (1998), verificou perda de massa de 49,3% após 75 dias com folhas de *Vismia jurensis* (Clusiaceae) em uma porção de Floresta Amazônica em Manaus, padrão semelhante ao do presente estudo. No mesmo trabalho, por outro lado, foi registrada perda de massa cerca de três a quatro vezes mais rápida em fragmentos

inferiores a 100 ha da floresta estudada. No caso, o autor usou folhas maduras, que decompõem mais rápido que as senescentes (Fonte & Schowalter 2004) e de uma única espécie, o que pode ter contribuído para afetar os resultados (Rubinstein & Vasconcelos 2005).

Nossos resultados se assemelham à maioria dos reportados para Floresta Amazônica e à algumas florestas do sudeste brasileiro em termos de perda inicial de massa e comportamento da curva de decomposição. O padrão de liberação inicial lenta dos nutrientes observado em todas as curvas de retenção/disponibilização dos dois tipos foliares nas duas matas, à exceção do potássio, é consistente com o previsto para solos distróficos nos trópicos (Vitousek & Sanford 1986).

6.4.3 Qualidade foliar e efeito não aditivo

Não foram detectados os efeitos da baixa diversidade e alta dominância de *B. rubescens* na decomposição da serapilheira foliar por unidade de massa, uma vez que as perdas de biomassa seca das folhas mistas foram praticamente idênticas nas duas matas (Tukey $p \leq 0,05$). Também não foram verificadas diferenças significativas na decomposição de FM e FB em nenhuma das comparações no final do experimento, aos 366 dias (Tukey $p \leq 0,05$), de forma que a hipótese de menor taxa de decomposição por efeito não aditivo sinérgico na serapilheira mista não foi confirmada.

Apesar das comparações entre decomposição das FM e FB não evidenciarem efeito não aditivo, não é possível afirmar a ocorrência do oposto, que é o efeito aditivo, onde a taxa de decomposição é a soma das taxas individuais de cada componente da serapilheira, um dos pressupostos para a curva exponencial dupla, segundo Wieder & Lang (1982). Para comprovar esse efeito, seria necessário um experimento com sacolas individuais de cada espécie foliar e sacolas mistas. Seria recomendável este estudo até porque os testes para comprovar efeito não aditivo são raros, não ultrapassando 30 casos ou pouco mais no mundo (Gartner & Cardon 2004).

A grande semelhança nas taxas de decomposição das FM e FB pode ter três explicações: 1) as FB não diferiram das FM nas quantidades relativas de compostos lábeis e recalcitrantes, 2) as diferenças verificadas nas concentrações de nutrientes não são biologicamente significativas e 3) a composição da serapilheira mista é suficiente para produzir efeito sinérgico ou antagônico, inclusive de fora para dentro das sacolas, equilibrando qualquer tendência das FB. Uma análise dos compostos orgânicos poderia

elucidar a primeira questão e estudos em condições controladas com FB e FM podem resolver a terceira questão. Poderíamos supor também que, caso as FB possuíssem mais compostos recalcitrantes que as FM, um *efeito não aditivo* antagônico, que retarda a decomposição, estaria agindo até o ponto de igualar as taxas. Do contrário, se as FB apresentassem menos compostos recalcitrantes, as FM, por sua vez, estariam determinando um aumento na taxa de decomposição da mistura e caracterizando *efeito não aditivo* sinérgico.

Segundo Finzi & Canhan (1998), a mistura de espécies em um determinado sítio e sua correspondente qualidade da serapilheira pode representar uma nova classe geral de fatores que controlam a decomposição e taxas de mineralização de nitrogênio em ecossistemas florestais, considerado que este é um dos principais elementos que dirigem os ciclos biogeoquímicos. Os autores levantaram vários argumentos consistentes com a hipótese de forte influência do N nas taxas de decomposição por efeito não aditivo, o que é corroborado por diversos outros trabalhos (e.g. Kelly & Beauchamp 1987; Briones & Ineson 1996; Knops *et al.* 1996; Wardle *et al.* 1997). O mecanismo de atuação do nitrogênio no efeito sinérgico da mistura de folhas observado em muitas situações de decomposição, especialmente em florestas temperadas, é bastante drástico e pode estar diretamente relacionado à atividade da respiração da fauna (Finzi & Canhan 1998) e outros organismos decompositores da serapilheira (Chapman *et al.* 1988). Provavelmente, esta ação transcorre pela anulação mútua ou anulação de compostos inibitórios da atividade biológica liberado por algumas espécies de folhas (Chapman *et al.* 1988). Além do N, a porcentagem dos outros macronutrientes na serapilheira também pode afetar a mistura de espécies. O fósforo é um dos elementos mais importantes ao lado do N, especialmente em termos de quantidades relativas. A relação N/P, por exemplo, é um forte determinante da qualidade foliar em muitas situações (Vitousek & Sanford 1986), bem como os teores de K, Ca, Mg e S, que podem influenciar nas taxas de decomposição em misturas (Hättenschwiler *et al.* 2005).

No presente estudo, as semelhantes taxas de perda de massa da mistura e das folhas individuais de *B. rubescens*, apesar de evidenciarem a falta de *efeito não aditivo*, não indicam o mesmo em termos de liberação de nutrientes. As taxas individuais de liberação de nutrientes diferiram para N e K das folhas mistas entre as duas matas (Tukey $p \leq 0,05$), para P, Ca, S e Mn das folhas de *Brosimum* entre as matas e para P, K, S e Mn entre folhas mistas e de *Brosimum* na MB.

Uma abordagem mais detalhada sobre a participação dos nutrientes no processo de decomposição está no item 6.4.4.2, onde avalia-se a influência da espécie dominante no ciclo biogeoquímico.

6.4.4 A dominância arbórea se reflete no ciclo biogeoquímico?

6.4.4.1 Taxa de decomposição

Como não foram observadas diferenças nas taxas de decomposição nas duas matas e nos dois tipos foliares (FB e FM), a dominância de *B. rubescens* parece ser indiferente ao processo de decomposição e vice-versa. Aparentemente a diversidade arbórea é bem menos importante do que o esperado e as principais funções do ecossistema ligadas ao ciclo biogeoquímico não são afetadas, mesmo em um nível tão baixo de diversidade arbórea como na MB. Por outro lado, seria mais prudente evitar uma simplificação das conclusões e analisar o processo mais profundamente, além de considerarmos a necessidade de estudos mais específicos da decomposição nas duas matas.

A questão pode ser avaliada, por exemplo, sob o ponto de vista do quanto seria necessário da diversidade arbórea do dossel dominante e do sub-bosque para manter os processos funcionais da ciclagem de nutrientes no ecossistema, partindo-se de um nível de detalhamento maior. A serapilheira da MB, apesar de dominada pelas FB, também apresenta uma fração considerável de folhas mistas, que é de aproximadamente 50% do total (Capítulo 4 da presente tese). O feito não aditivo na MB pode ser tão ou mais sinérgico que na MM, simplesmente porque a natureza dos decompositores não estaria sendo afetada pela qualidade das FB na serapilheira mista nas proporções verificadas.

Da mesma forma, a resposta esperada na decomposição das FB, isoladas nas sacolas exclusivas de decomposição, pode estar sendo fortemente influenciada pela ação dos decompositores da serapilheira que as envolve. Transformações importantes, como oxidações ou reduções químicas, que muitas vezes resultam em mudanças na condição de compostos lábeis em recalcitrantes e vice-versa (Hättenschwiler *et al.* 2005), podem estar ocorrendo por força de sinergia externa ao material confinado.

Uma quantidade considerável de raízes, hifas de fungos, solo e outros detritos foram adicionados naturalmente de fora para dentro das sacolas de decomposição em todos os casos, já a partir da primeira coleta, aos 15 dias do começo do experimento. Aos 181 dias, havia uma profusão enorme desse material externo, notadamente malha de raízes finas (Figura 6.19), onde, aparentemente, predominavam as de *B. rubescens* na MB. Em alguns casos, a quantidade era tão grande que foi necessário limpar o material em etapas, com uma minuciosa separação inicial, seguida de lavagem rápida com água destilada e filtragem em papel filtro, operações que chegavam a levar duas horas ou mais por amostra.

Uma situação semelhante à do presente estudo em termos de excesso de resíduos incorporados às sacolas de decomposição foi encontrada de por Ewel (1976), que chamou a atenção para as evidências em larga escala de atividade de organismos decompositores, com material aderido dentro e fora das sacolas em uma floresta tropical na Guatemala, já aos 14 dias do início do experimento.

Como as malhas de 2 mm das sacolas de decomposição excluem a macrofauna decompositora (Kurzatkowski *et al.* 2004), o efeitos observados na MB e MM se devem aos microorganismos e à meso e micro-fauna da serapilheira. A maior parte do trabalho destes invertebrados é por ação mecânica de fragmentação (Hättenschwiler *et al.* 2005), em geral representando 10% do fluxo de carbono e energia (Schaefer 1991) e 30% da ciclagem mineral (De Ruyter *et al.* 1993). A atividade microbiológica, por sua vez, é mais influente, apresentando um efeito positivo na eficiência da ciclagem de nutrientes e processos funcionais do ecossistema através da utilização de matéria orgânica, ou então por participação direta no nicho funcional complementar (Loreau 2001). Neste processo, um aumento da degradação da celulose está diretamente relacionado com a diversidade de espécies de fungos, ocorrendo sinergia positiva de decomposição (Setälä & McLean 2004).



Figura 6.19 – (A) Malha de raízes na mata de *Brosimum* aos 90 dias e (B) parte da camada de serapilheira retirada do piso florestal com as raízes firmemente aderidas ao solo. (C) Sacolas de decomposição com abundância de material externo agregado e (D) material externo retirado da mesma sacola, expondo a quantidade de resíduos incorporados internamente. (E) Fotografia em lupa estereoscópica (20 x) de folhas de *Brosimum* retiradas das sacolas, notando-se a profusão de raízes finas aderidas à superfície e (F) as mesmas folhas depois de limpas. A linha amarela demarca o limite do material lábil extraído da folha pelas raízes e fungos.

Em estudos de laboratório, Tiunov & Scheu (2005) verificaram aumento na taxa de decomposição da matéria orgânica por fungos com a passagem gradual na diversidade foliar de uma para cinco espécies. Processos como nitrificação, desnitrificação, oxidação por metano e a capacidade metabólica geral dos microorganismos também aumentam com o aumento da diversidade da serapilheira, especialmente pela ampliação das interações fungo-diversidade de folhas (Hättenschwiler *et al.* 2005). Todavia, esses efeitos não foram observados no presente estudo, já que as taxas de decomposição das FM não diferiram entre as matas.

A natureza dos decompositores, com suas características de ação microbiológica química (fungos e bactérias) e de fragmentação física (fauna), pode estar determinando fortemente a transformação de compostos lábeis em recalcitrantes e dirigindo o processo de decomposição nas duas matas. Hättenschwiler *et al.* (2005) fizeram uma extensa, minuciosa e atualizada revisão que inclui este tipo de ação dos microorganismos e da fauna da serapilheira. Segundo os autores, esta interação é uma forma de atuação muito complexa e ainda parcialmente elucidada, mas já sendo possível afirmar que envolvem respostas individuais dos decompositores à qualidade e riqueza de espécies foliares da serapilheira mista, com os seguintes aspectos: 1) efeitos interdependentes na dinâmica do nitrogênio, incluindo relação carbono/nitrogênio; 2) interações entre organismos e compostos específicos da serapilheira mista; 3) interações entre níveis tróficos; 4) diversidade de organismos do solo; 5) diversidade e quantidade relativa de fungos saprófitas; 6) diversidade proporcional e interações entre fungos saprófitas e micorrizas; 7) diversidade de artrópodes e 8) diversidade de algumas relações solo-planta e serapilheira-planta, como malha de raízes e exudação de compostos.

Estes fatores, por algum motivo, aparentemente não estão sendo afetados pela qualidade da serapilheira na MB e MM, pelo menos em relação às taxas de decomposição. A diversidade da serapilheira, neste caso, estaria sendo suficiente para a manutenção da velocidade de decomposição na MB em um patamar semelhante à MM. Se esses oito aspectos descritos por Hättenschwiler *et al.* (2005) e tidos como fundamentais na ciclagem de nutrientes fossem investigados e quantificados em estudos futuros nas duas matas, e não apresentassem diferenças significativas, provavelmente teríamos uma conclusão definitiva de que uma floresta tropical, em condições semelhantes às da MM do presente estudo, poderia ter sua diversidade diminuída ao ponto da existente hoje na MB sem prejuízos evidentes à ciclagem de nutrientes.

Não seria prudente excluir a participação e a influência de uma planta que domina mais de 80% a biomassa arbórea em uma floresta, como é o caso de *Brosimum rubescens*, dentro de um grupo funcional importante como das árvores do dossel, conhecidas por influenciarem sobremaneira o ambiente florestal. Essa capacidade das plantas de criar seu próprio ambiente trazem conseqüências na estrutura e funcionamento do ecossistema que ainda permanecem insuficientemente avaliadas (Lacroix & Abbadie 1998). Uma espécie que determina quase toda a estrutura do dossel de uma floresta, deve imprimir, de certa forma, algumas de suas características particulares de realização do nicho ecológico no nível do solo, da serapilheira e da interface entre ambos.

Segundo Tilman *et al.* (1997), a proporção do espaço total do nicho ocupado por um determinado número de espécies reflete a proporção dos recursos usados, o que pode ser tratado como uma função fundamental do ecossistema. A relação entre composição de espécies, estabilidade e funcionamento dos ecossistemas precisa ser investigada em larga escala no tempo e no espaço (Lacroix & Abbadie 1998), uma vez que somente o tempo máximo da decomposição pode prover informações precisas sobre a ciclagem de nutrientes (Prescott 2005) e as variações no espaço são muito maiores do que normalmente se prevê (Hättenschwiler *et al.* 2005).

Estudos comparativos de ecossistemas florestais nativos e bem preservados com outros alterados são bastante raros em termos de avaliação dos efeitos da biodiversidade nos aspectos funcionais dos ecossistemas. Trabalhos como de Villela *et al.* (2006) comparando uma floresta intacta de Mata Atlântica com outra submetida a corte de seletivo de madeira, remete indiretamente à conclusões a respeito dos efeitos da perda de biodiversidade em relação às funções do ecossistema. Os autores verificaram mudanças na composição e dominância de espécies e encontraram evidências de alterações na ciclagem de nutrientes na área explorada. O corte seletivo de árvores para a indústria madeireira ou produção de mourões de cerca têm sido comumente chamado de manejo florestal em diversas regiões do Brasil, uma prática largamente utilizada em áreas de fronteira agrícola. Este tipo de exploração, apesar do respaldo legal, na maioria das vezes, não encontra bases técnicas e científicas para sua execução, levando a alterações estruturais e funcionais ainda pouco conhecidas nos ecossistemas florestais.

Nosso estudo indica que ecossistemas de baixa diversidade natural aparentemente não sofrem alterações nas taxas de decomposição em relação aos correspondentes mais diversos (MM). Contudo, trabalhos futuros que levem em conta

os aspectos discutidos acima poderão elucidar dúvidas sobre a influência da diversidade arbórea em funções complexas do ecossistema ligadas à ciclagem de nutrientes. Investigações sobre a relação da decomposição com a diversidade de fungos, que aparentemente são abundantes nas duas matas estudadas, seriam bastante apropriadas. Da mesma forma, testes em ambientes controlados e/ou de longa duração em campo poderão responder às principais questões relacionadas à perda de biomassa durante a decomposição e às múltiplas interações ecológicas envolvidas no processo. É preciso verificar também a participação da meso e macro-fauna, microorganismos, compostos orgânicos (e.g. lignina e polifenóis) e relação C/N da serapilheira, dentre outros aspectos não investigados no presente trabalho, para os quais a influência da espécie monodominante pode estar sendo diminuída pela ação de outras plantas, talvez com predominância de alguns grupos funcionais específico, como sub-bosque, cipós e lianas.

6.4.4.2 Acumulação e liberação de nutrientes

Apesar da semelhança nas taxas de decomposição em todas as comparações realizadas no presente estudo, existem algumas diferenças na concentração e liberação líquida de nutrientes durante o processo de decomposição que podem estar relacionados com a dominância de *B. rubescens*. As concentrações de nutrientes nas folhas senescentes em florestas tropicais sobre solos distróficos são determinantes no processo de decomposição e importantes sob o ponto de vista da manutenção da fertilidade e da conservação da ciclagem de nutriente em níveis normais (Vitousek & Sanford 1986), garantindo o retorno dos nutrientes em quantidades possíveis de serem retidas através dos mecanismos de manutenção do sistema (Jordan & Herrera 1982). Apesar da participação de diferentes tipos foliares neste processo de liberação e posterior retorno de nutrientes à vegetação ainda não estar totalmente elucidada, existem várias evidências de múltiplos efeitos da diversidade de espécies na decomposição (Hättenschwiler *et al.* 2005), além de variações dentro da mesma espécie (intra-tipos), que podem influenciar significativamente na qualidade da serapilheira (Madritch & Hunter 2004).

Apesar de muitos trabalhos avaliarem os efeitos da diversidade da serapilheira em todos os macronutrientes, a maioria dos enfoques é dada ao N, pela forte participação desse elemento na qualidade foliar (e.g. Arunachalan *et al.* 1997; Hooper & Vitousek 1997; Wardle *et al.* 1997; Symstad *et al.* 1998; Mesquita *et al.* 1998; Perez-

Harguindeguy *et al.* 2000; Xulux-Tolosa *et al.* 2003; Semwal *et al.* 2003, dentre outros). Para Madritch & Hunter (2004), por exemplo, até mesmo variações intra-específicas na qualidade da serapilheira se devem em grande parte ao N, em função de respostas nutricionais co-relacionadas ao elemento, como o fluxo de NO₂ e respiração microbiana.

A qualidade foliar, como função da diversidade da serapilheira na ciclagem de nutrientes, vem sendo estudada desde a década de 1930, quando Falconer (1933), um dos pioneiros em estudos de decomposição de serapilheira em campo, verificou que no Canadá as acículas do pinheiro *Jack-Pine* decompunham mais lentamente do que as de *White-Pine*, por apresentarem maiores teores de lignina e menores concentrações de compostos hidrossolúveis, todos relacionados direta ou indiretamente ao nitrogênio. Atualmente, as quantidades foliares de N ou relações específicas como C/N têm sido consideradas entre os principais parâmetros de decomponibilidade do material (e.g. Arunachalan *et al.* 1998; Mesquita *et al.* 1998; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000; Barajas-Guzmán & Alvarez-Sanches 2003; Semwal *et al.* 2003; Shiels 2006; Xulux-Tolosa *et al.* 2003). Por esses aspectos, que representam forte estímulo na comunidade de decompositores, o teor inicial de N é uma excelente referência de qualidade foliar (Taylor *et al.* 1989). Além disso, o elemento dirige parte significativa da decomposição através de diversos outros mecanismos complexos (Melillo *et al.* 1982), onde a concentração inicial e relações como C/N (Taylor *et al.* 1989; Zang & Zak 1995) e/ou lignina/N, são essenciais na manutenção dos processos de decomposição (Melillo *et al.* 1982).

A forte influência exercida por N na serapilheira através da formação de compostos recalcitrantes (Aerts 1997), pode ser uma importante função do ecossistema que garante a retenção de N e evita perdas por lixiviação. Talvez seja este o motivo pelo qual as concentrações do elemento durante a decomposição foliar na MB e MM aumentaram drasticamente até os 121 dias e a sua liberação líquida se manteve estável, com queda percentual lenta e gradativa, apresentando três pequenos picos de aumento no peso remanescente total (Figura 6.11). Este padrão, apesar de semelhante ao de algumas outras florestas neotropicais (e.g. Aidar & Joly 2003; Parrón 2004), foi o inverso do encontrado por Villela & Proctor (2002) na floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes*, onde a curva de liberação de N apresentou queda bastante acentuada, com grandes quantidades do elemento sendo liberadas das folhas da espécie monodominante até os 180 dias, aproximadamente, período após o qual houve forte

tendência à linearização. Os autores verificaram que a floresta monodominante, a floresta pobre em *P. gracilipes* e a mista (sem *P. gracilipes*) adjacentes não diferiram entre si nas diversas situações testadas, apresentando todas praticamente a mesma tendência de forte liberação inicial de N. Estes fatos demonstram que a espécie monodominante não contribui para modificar o processo, o mesmo que no presente estudo. Na floresta monodominante de *Dacryodes excelsa* em Porto Rico (Bloonfield *et al.* 1993) as perdas líquidas de nitrogênio também se aproximaram dos nossos valores aos 180 dias, apesar das quedas maiores, variando de 45% de peso remanescente em folhas de *Prestoea montana* e 55% em *D. excelsa* (valores aproximados). Outro caso onde a curva de liberação de N apresentou-se diferente da verificada na floresta de *Peltogyne* (Villela & Proctor 2002) e semelhante à nossa, foi de Xuluc-Tolosa *et al.* (2003), onde a quantidade remanescente de N aumentou até 190 dias do começo do experimento em três espécies foliares em floresta tropical secundária no México.

Como os quatro estudos foram iniciados no começo da estação chuvosa, não podemos atribuir as diferenças ao fator seca/chuva. Na floresta de *D. excelsa*, inclusive, a forte média anual de precipitação (4.000 mm, Bloonfield *et al.* 1993) e o fato do período do experimento ter sido no auge da estação chuvosa, não resultou em forte perda de nitrogênio. Nesses casos, à exceção da floresta monodominante de *Peltogyne*, o mecanismo de economia de nitrogênio pode estar mais fortemente ligado ao processo de decomposição da camada de serapilheira do que ao solo e/ou relações interface serapilheira-solo. Situação curiosa é que na floresta monodominante de *Peltogyne* praticamente não existe malha de raízes, algo totalmente atípico nos trópicos, especialmente em solos distróficos (Jordan & Herrera 1981). A ausência de malha de raízes e a fraca retenção de nitrogênio na camada de serapilheira indicam que outros mecanismos compensatórios estão atuando para evitar as perdas de N na floresta de *Peltogyne* e em outras formações da Ilha de Maracá (ver Scott *et al.* 1992a).

No presente estudo, as concentrações iniciais de N são significativamente maiores na MB (Tukey, $p \leq 0,05$), mas não em função das folhas da espécie monodominante, que não diferiram das FM. A concentração inicial do elemento nas FM foi de 1,59% na MB e 1,43% na MM, valores que, apesar de estatisticamente diferentes (Tukey $p \leq 0,05$), são biologicamente muito semelhantes e dentro da faixa considerada normal para solos de baixa fertilidade (1,27% a 1,93%) segundo Vitousek & Sanford (1986). Infelizmente, não foi possível determinar os teores de carbono orgânico e de compostos complexos como ligninas, taninos e polifenóis, que poderiam trazer

respostas à algumas questões importantes acerca da influência da diversidade arbórea na qualidade da serapilheira. Fica a indicação para que outros estudos sejam feitos nesse sentido.

Os trabalhos com decomposição em diversas florestas brasileiras apresentam grandes variações nas concentrações de nitrogênio em folhas senescentes, mesmos em solos de mesma classe de fertilidade, indicando muita variação espacial. Parrón (2004) encontrou média mais baixa que na MB e MM, de 0,84% de N em folhas mistas em um gradiente de umidade em mata galeria no DF. Aidar & Joly (2003) encontraram valor bem maior, de 2,02% em folíolos de *Centrolobium tomentosum* em mata ciliar em São Paulo e Mesquita *et al.* (1998) determinaram teores de 1,3% de N em folhas mistas naturais em floresta sucessional em Manaus. Os únicos valores encontrados para floresta monodominante foram os de Villela & Proctor (2002), variando entre 0,64 e 0,8% em folhas de *Ecclinusa guianensis* e *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá e de Bloonfield *et al.* (1993) para folhas de *Dacryodes excelsa* (monodominante) em Porto Rico (0,57%).

Apesar da importância do nitrogênio no processo de decomposição aparentemente a dominância de *Brosimum rubescens* não teve reflexo evidente na serapilheira na MB em termos da liberação líquida do nutriente, uma vez que não foi verificada diferença significativa das FM entre as matas (Tukey, $p \leq 0,05$). A partir dos 181 dias até o final do experimento, aos 366 dias, as folhas de *Brosimum* liberaram menos nitrogênio do que as mistas em ambas as áreas, sugerindo que possa ter ocorrido sinergia de liberação do elemento na mistura. A relação linear significativa entre material remanescente e a concentração de N ao longo do experimento ($p \leq 0,01$) nos dois tipos foliares e nas duas matas, com perdas do nutriente se mantendo mesmo com o aumento quase constante nos teores (Figura 6.11), mostra um comportamento sinérgico e equilibrado entre folhas de *Brosimum* (que retém N) e folhas mistas (que liberam). Não temos uma hipótese para explicar este caso, que pode ser benéfico na prevenção de perdas do elemento, uma vez que a liberação gradual dos elementos facilita a absorção pela malhas de raízes, impedindo a lixiviação excessiva (Jordan & Herrera 1981).

As concentrações iniciais de K, Ca e Mg das folhas de *Brosimum rubescens* não apresentaram teores menores em relação às folhas mistas nas duas áreas como esperado. Somente P e S tiveram suas concentrações consistentes com a hipótese de menor liberação de elementos na serapilheira foliar de *B. rubescens* (H2). Contudo, ao se comparar as folhas mistas de ambas as áreas, verifica-se que P não difere na

concentração entre as áreas (Tukey $p \leq 0,05$), demonstrando que as diferenças nas folhas de *Brosimum* não foram suficientes para garantir influência no processo, o que descarta a hipótese H2 (nutrientes liberados em quantidades menores no primeiro ano). O único macro-elemento que confirmou a influência da espécie dominante foi o enxofre, ao apresentar teores significativamente menores nas FB e FM na MB. Contudo, as concentrações iniciais não são, por si só, os principais indicadores da influência de uma espécie na liberação de nutrientes durante a decomposição, já que a curva de disponibilização e liberação varia conforme múltiplas interações, algumas vezes independentemente da concentração inicial do elemento.

Nas concentrações finais, onde os teores de P, Ca e Mg das folhas mistas diferem significativamente entre áreas, as comparações com folhas de *Brosimum* confirmam a influência da espécie monodominante (Tukey $p \leq 0,05$). O fósforo e o magnésio apresentaram concentrações finais mais baixas por influência de *B. rubescens*. A liberação líquida de cada um desses nutrientes em porcentagem do peso inicial total do elemento também foi significativamente maior, o que indica relação entre concentração final de nutrientes e perda líquida de peso. Contudo, quando se considera o período total do experimento através de análise de regressão logarítmica nas FB/MB e FB/MM e exponencial nas FM/MB e FM/MM, não se verifica nenhuma relação significativa entre concentração e liberação líquida de fósforo (Tukey $p \geq 0,05$) (Figura 6.13). Este comportamento é diferente do verificado para nitrogênio, potássio e Magnésio, onde a regressão entre concentração e liberação líquida do elemento foi significativa (Tukey $p \leq 0,05$), demonstrando relação entre a serapilheira e a disponibilização/retenção de nutrientes no ciclo biogeoquímico.

Este comportamento complexo de P, aparentemente idiossincrático e de difícil compreensão, também foi verificado por Aidar & Joly (2003) em uma mata ciliar no Rio Jacaré-Pepira no interior de São Paulo, em relação à liberação líquida do elemento ao longo do tempo de decomposição. Da mesma forma, Bloonfield *et al.* (1993) não conseguiram identificar nenhum padrão de concentração inicial de P em relação à perda de massa após 180 dias do início de um experimento em floresta monodominante de *Dacryodes excelsa* em Porto Rico, um ambiente pobre no elemento, semelhante às duas matas do presente estudo (ver Marimon *et al.* 2001). Como P é um importante regulador do ciclo biogeoquímico nos trópicos (Gower 1987), a sua baixa disponibilidade pode limitar o decaimento dos nutrientes na serapilheira e a produção primária líquida em ecossistemas tropicais (Cuevas & Medina 1988). Com base nesse pressuposto,

Bloonfield *et al.* (1993) afirmaram que a falta de relação entre as taxas de decomposição e o decaimento de P verificada na floresta monodominante de *D. excelsa* é algo surpreendente e aparentemente paradoxal.

Contudo, a questão levantada por Bloonfield *et al.* (1993) em relação ao comportamento idiossincrático do P pode ter uma explicação. Segundo Vitousek & Sanford (1986), o ciclo desse elemento é o mais complexo de todos, especialmente quando comparado ao N, que é muito mais intimamente ligado à matéria orgânica. O fósforo, ao contrário, provém na maior parte da intemperização do material parental, e é perdido ao longo do tempo pela forte intemperização nos solos tropicais de baixa capacidade de troca catiônica (CTC) e baixa saturação de bases (V%). Os autores afirmam que os fosfatos são adsorvidos muito mais por constituintes inorgânicos no solo, como os sesquióxidos presentes nos Latossolos e Plintossolos, do que diretamente por co-valência com o carbono. Conseqüentemente, o fósforo é reciclado no solo independentemente da matéria orgânica, o que pode explicar esse comportamento idiossincrático do peso remanescente líquido em relação à concentração do elemento no nosso e em outros trabalhos em ecossistemas tropicais, como a floresta monodominante de *D. excelsa* estudada por Bloonfield *et al.* (1993).

As concentrações finais de K não diferiram entre as áreas e a liberação deste elemento seguiu uma proporção equivalente à diminuição de sua concentração, com ajuste de regressão linear simples altamente significativo em todos os casos ($R^2 > 0,98$, $p \leq 0,002$). Este foi o único nutriente a apresentar decaimento linear, com um padrão de perda líquida muito rápido e fortemente proporcional à diminuição da sua concentração (Figura 6.14). A queda extremamente acentuada de potássio nas primeiras semanas da decomposição, acompanhada de forte diminuição nas concentrações do nutriente, é semelhante ao observado na maioria dos outros trabalhos em floresta tropical (e.g. Attwill 1967; Villela & Proctor 2002; Aida & Joly 2003; Parrón 2004).

Este comportamento do potássio se deve à sua condição de íon prontamente móvel e altamente lixiviável, mas que pode ser facilmente imobilizado em grandes quantidades pelos microorganismos nas fases finais da decomposição (Gosz *et al.* 1973), evitando perdas maiores. Curvas logarítmicas, em que o potássio é perdido rapidamente em grandes quantidades no início (Anderson & Swift 1983) e tendem à estabilização no final da decomposição, principalmente pela retenção dos decompositores (Gosz *et al.* 1973), são muito comuns. Por outro lado, a tendência fortemente linear da regressão entre concentração e perda líquida de K no presente

estudo revela uma situação um pouco diferente. Apesar da perda inicial rápida, o elemento não foi imobilizado em nenhum momento até final dos 366 dias e não há nenhuma evidência de que isto estaria por acontecer. Caso aconteça, será em fases mais adiantadas da decomposição, quando as concentrações na serapilheira já não serão suficientes para fornecer o elemento nas quantidades necessárias às plantas. Neste caso, ambas as matas possuem algum outro tipo de mecanismo para reter potássio no sistema que provavelmente não tem nenhuma relação com a curva de retenção/disponibilização deste elemento na serapilheira, mas sim com a malha de raízes e/ou comunidade de fungos (e.g. Jordan & Herrera 1981). Como o experimento foi iniciado no período chuvoso, o potássio nas duas matas também pode estar sendo prontamente solubilizado e absorvido pelos fungos que ocorrem em grande quantidade na camada de serapilheira. Provavelmente, estes são os principais responsáveis pela transferência de grande parte dos nutrientes da serapilheira para a malha de raízes através de uma forte conexão formada pela densa massa de hifas nas florestas tropicais, especialmente em solos distróficos (Went & Stark 1968). Seriam convenientes trabalhos futuros que verificassem a participação de grupos de fungos nestas inter-relações, identificando grupos importantes como ectomicorrizas, uma vez que não foi verificada ocorrência de endomicorrizas nas duas matas (ver Marimon 2005). Algumas revelações de processos-chave do ecossistema poderiam ser levantadas desses estudos.

Apesar de o cálcio ter apresentado concentrações maiores nas folhas mistas da MB no final do experimento, a quantidade líquida liberada desse nutriente no final do experimento foi significativamente maior do que na MM. A partir dos 180 dias, verificou-se a inversão de uma tendência de retenção do elemento pelas folhas de *Brosimum* na MB, que se manifestava fortemente até aquele momento, com reflexos na serapilheira mista. Como esta tendência não foi observada para Mg, uma provável relação desfavorável Mg/Ca pode ter ocorrido na primeira fase da decomposição, até os 180 dias, quando a quantidade de Mg liberada pelas folhas mistas da MB foi quase 50% da inicial, contra menos da metade de Ca (21%).

O cálcio, ao lado do fósforo, é um dos elementos mais limitantes em ecossistemas de florestas tropicais sobre solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986). Os efeitos de uma severa retenção de Ca na fase inicial da decomposição poderia favorecer a espécie arbórea que melhor realiza a colonização da serapilheira recém-caída com suas malhas de raízes. No nosso experimento, a quantidade de raízes aderidas às folhas dentro das sacolas de decomposição nos primeiros 15 dias era

surpreendentemente alta. Em uma separação preliminar, foi possível notar que essas raízes finas, em sua grande maioria, eram muito semelhantes às de *Brosimum rubescens*. Infelizmente, não foi possível pesar separadamente as raízes e realizar as análises de DNA que determinassem sua origem, confirmando uma possível predominância de *B. rubescens* na realização desse nicho nutricional.

Bloonfield *et al.* (1993) verificaram relação entre concentração de Ca e taxas de decomposição, sugerindo que o elemento pode estar desempenhando um importante papel na regulação de processos do ecossistema na floresta monodominante de *Dacryodes excelsa* em Porto Rico, padrão que poderia se repetir em outras florestas tropicais úmidas. Como aquela floresta ocorre sobre Ultissolos, que são inundáveis e pobres em bases trocáveis (ver Brady & Weil 1996), o cálcio deve ser reciclado o mais superficialmente possível para evitar lixiviação. Por esse motivo, o elemento pode estar se concentrando mais na serapilheira da floresta de *Dacryodes excelsa* do que na camada superficial do solo, dirigindo o processo de decomposição, o que parece não ocorrer no presente estudo ou na floresta monodominante de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá (Villela & Proctor 2002). Além do mais, pelo fato da floresta de *D. excelsa* ser sub-tropical, com médias de temperaturas anuais inferiores às do Brasil e solo sazonalmente encharcado, uma quantidade maior de matéria orgânica provavelmente deve estar se acumulando na superfície do solo e concentrando nessa porção a maior parte das bases trocáveis como cálcio, magnésio e potássio.

Não foi verificada relação entre a concentração e o peso remanescente de Ca em nenhum dos casos avaliados no presente estudo (Figura 6.15). É possível que o Ca, à semelhança do fósforo, tenha fortes relações com a fração mineral do solo. A alta acumulação inicial de Ca verificada até os 60 dias (acima de 100%), prolongando-se até os 180 dias nos dois tipos foliares e nas duas matas pode ser explicada, em parte, pela ação de fungos. Segundo Fahey (1983), o cálcio pode ser transferido do solo ou da interface superficial serapilheira/solo através de conexões com as hifas dos fungos, principalmente para utilização no metabolismo dos carboidratos.

O mesmo padrão do presente estudo, de liberação inicial mais lenta de cálcio das FB na MB até os 180 dias (17,8% de perda líquida), seguido de uma taxa mais rápida, chegando a 52,6% de decaimento líquido aos 366 dias, também foi verificado nas folhas de *P. gracilipes* na floresta investigada por Villela & Proctor (2002), só que de forma mais acentuada. Os autores verificaram perda líquida de Ca em torno de apenas 10% aos 100 dias do começo do experimento, aumentando severamente para mais de 80%

por volta dos 150 dias. Um decaimento acelerado nas quantidades de cálcio também foi observado por Aidar & Joly (2003) em folhas de *Centrolobium tomentosum* em mata ciliar em São Paulo. Neste caso, a perda líquida do elemento foi de pouco mais de 15% até os 100 dias e em torno de 60% aos 250 dias. Parrón (2005) verificou acúmulo de Ca acima de 100% em três comunidades de mata de galeria no DF. Na comunidade intermediária e úmida, o elemento ultrapassou os 130% até aproximadamente os 60 e 120 dias, respectivamente, período após o qual começou a declinar rapidamente, chegando aos 56% na comunidade úmida ao final do experimento.

Ao contrário do cálcio, que não apresentou relação entre concentração e decaimento líquido em nenhum dos casos avaliados (Figura 6.15), a liberação de Mg seguiu um padrão melhor bem definido de queda gradual, sem tendência inicial de acúmulo e apresentando uma curva contínua de liberação, com ajuste significativo de regressão entre concentração e peso remanescente ($p \leq 0,05$) em todos os casos avaliados (Figura 6.16). Esta relação foi muito semelhante à do potássio, com a única diferença de Mg apresentar uma curva exponencial, com queda pouco mais acentuada no começo do experimento e leve tendência à linearização no final. Esse padrão de queda lenta e contínua do Mg e tendência de estabilização da curva também foi verificado por diversos autores em outros ecossistemas tropicais (e.g. Palm & Sanchez 1990; Zaharah & Bah 1999; Parrón 2004; Aidar & Joly 2003).

Comportamento semelhante de rápido decaimento líquido de Mg em uma primeira fase da decomposição seguido de um período mais lento foi observado por Osono & Takeda (2004) em floresta temperada fria no norte do Japão, demonstrando que este comportamento não é exclusivo das florestas tropicais. Zaharah & Bah (1999) verificaram perda líquida de 70% do Mg total e 75% do Ca em folhas de *Gliricidia cepium* em apenas 23 dias do começo do experimento em uma floresta tropical chuvosa na Malásia. No final dos trabalhos, aos 70 dias, as folhas de *G. Cepium* haviam perdido 82% do Mg, apresentando decaimento exponencial duplo.

A rápida liberação de Mg e K, que apresentaram comportamentos semelhantes no presente trabalho, se deve à presença destes elementos na forma de cátions móveis em grandes quantidades nos fluídos celulares, especialmente no citosol (Zaharah & Bah 1999), que são rapidamente liberados pelo rompimento da parede celular (Jordan 1985). A diferença entre os dois elementos é a liberação mais lenta de Mg, devido à sua participação na célula vegetal sob a forma de moléculas mais complexas e resistentes à

solubilização, como clorofila e pectina (Zaharah & Bah 1999). A relação entre a concentração de Mg e seu decaimento líquido foi significativa ($p \leq 0,01$), demonstrando que a liberação do elemento está relacionada diretamente com a decomposição e, assim como K, não apresentando tendência de retenção.

O enxofre, por outro lado, apresentou um comportamento distinto dos demais nutrientes na mata de *Brosimum*, com tendência de aumento da concentração nas folhas de *Brosimum* desta mata ao longo do experimento, com curva de acúmulo exponencial em relação à concentração (Figura 6.17). Nos demais casos, o enxofre não apresentou relação significativa entre concentração e decaimento líquido. Mesmo assim, durante todo o experimento, prevaleceu a forte tendência de acúmulo nas FM e FB na MB, o que é consistente com a hipótese de menor taxa de liberação de nutrientes na MB.

Nos demais casos, o S apresentou um comportamento idiossincrático das concentrações em relação ao decaimento líquido durante a decomposição. Esse comportamento complexo das folhas mistas nas duas áreas e nas folhas de *Brosimum* da mata mista é semelhante ao de P nos mesmos casos, o que constitui uma exceção aos demais. A única diferença para o padrão de P é que o S apresentou uma forte e inesperada tendência de concentração nas FB na MB durante todo o experimento. Aos 180 dias, o elemento chegou aos 120% do peso inicial e continuou acima dos 100% aos 366 dias nessas folhas, confirmando a participação da espécie monodominante no processo de retenção.

A retenção de S na serapilheira pode estar associada a sua imobilização no protoplasma dos organismos decompositores (Gosz *et al.* 1973), ou mesmo na estrutura foliar, caso apresente certas condições de dureza física e composição química (Cornelissen *et al.* 1999; Perez-Harguindeguy *et al.* 2000). Esta forte retenção do enxofre pode estar favorecendo a espécie monodominante caso sua malha de raízes seja mais vigorosa do que das outras espécies, penetrando o tecido foliar em decomposição e extraíndo diretamente dele os nutrientes, mesmo antes de serem liberados por completo.

O comportamento de retenção de enxofre é semelhante ao de N em todos os casos no presente estudo, com tendência contínua de aumento da concentração até o final do experimento. Assim como N, mais de 90% do S é encontrado na forma orgânica nos solos florestais, tendo uma forte relação com a atividade microbiana da serapilheira e participando em diversos processos de oxi-redução dos decompositores (Likens *et al.* 2002). Muitas evidências sugerem que o enxofre, sob a forma de SO_2 ,

influencia na abundância e fisiologia de fungos saprófitas no solo e na serapilheira de ecossistemas naturais (Newsham 2003). Grupos diferentes de fungos decompositores da serapilheira com diferentes demandas nutricionais exercem sinergia quando associados, aumentando as taxas de decomposição e afetando os padrões de liberação de nutrientes (Hao *et al.* 2006). Estudos com as populações de fungos na MM e MB seriam necessários para comprovar possíveis conseqüências de interações (ou a falta destas) na hipótese de ocorrerem diferentes associações desses saprófitas em função das diferenças na biodiversidade das duas matas.

Poucos trabalhos de decomposição da serapilheira em florestas tropicais levam em conta o enxofre. Além disso, a maioria dos estudos disponíveis sobre o elemento não enfoca aspectos relacionados à biodiversidade e funções do ecossistema (e.g. Boxman *et al.* 1995; Bressan & Paoletti 1997; Kuperman 1999; Houle *et al.* 2001; Wood *et al.* 2006). Os nutrientes com propriedades biológicas como S e N, que estão intimamente relacionados aos microorganismos e à dinâmica da matéria orgânica, devem ser os mais afetados pela perda da biodiversidade em ecossistemas alterados ou diferenciados da média natural, como do presente estudo. Foram justamente os elementos S e o N que apresentaram maior retenção na biomassa da serapilheira foliar no final do experimento (366 dias), com diferenças altamente significativas entre as FB/MB e FM/MM (Tukey, $p \leq 0,001$). O nitrogênio apresentou 72,7% do peso remanescente líquido nas FB/MB e 61,5% nas FM/MM. O enxofre apresentou diferença ainda maior, de 109,2% nas FB/MB contra apenas 57,9% nas FM/MM. Contudo, as FM não apresentam as mesmas diferenças significativas entre as áreas para N, indicando que as forças de retenção sobre este elemento foram rompidas pela sinergia da mistura (FM/MB).

Em outras palavras, as FB não influenciaram o suficiente para reter o nitrogênio na serapilheira mista do mesmo modo que nas folhas exclusivas de *Brosimum* na MB. O contrário, porém, ocorreu para S que apresentou diferenças significativas das FM entre as áreas (Tukey $p \geq 0,05$), com 96,7% de retenção nas FM/MB, contra apenas 57,9% nas FM/MM, indicando a forte influência das folhas da espécie monodominante no padrão de retenção de S.

6.4.4.3 Manganês como elemento tóxico.

As folhas de *Brosimum* na MB apresentaram forte tendência de liberação de Mn aos 181 e 366 dias, diferindo significativamente das FM/MM (Tukey $p \leq 0,05$). As FM/MM apresentaram forte sinergia de retenção do elemento, com 105,6% de peso líquido remanescente do inicial aos 60 dias, 108,5% aos 181 dias e 97,4% no final do experimento, praticamente retendo todo o Mn original ao longo de um ano inteiro de decomposição. Este mesmo padrão de forte retenção de Mn foi observado nas FM na MB, que apresentaram 162,3% de Mn remanescente aos 60 dias e 143,4 aos 181 dias. Essas folhas ainda concentravam grandes quantidades de Mn no tecido foliar aos 212 dias (161,2%), e aos 242 dias (145,3%), com regressão linear significativa ($p \leq 0,05$) entre concentração e peso remanescente líquido (Figura 6.18). Contudo, a partir dos 242 dias do começo do experimento, a força de retenção das FM/MB foi abruptamente quebrada, com a maior parte do Mn sendo liberado a partir desta data, chegando a apenas 61,1% do inicial aos 366 dias. A velocidade de liberação do Mn na MB nesse período foi de 20,4% ao mês ou 0,68% ao dia, contra um acúmulo médio de aproximadamente 45% nos períodos anteriores.

Estes dados de decaimento indicam um pulso de liberação de 84,2% do Mn original (variando entre 143,5 e 61,1%) em apenas 124 dias nas FM/MB, padrão distinto dos outros casos. Nas FB/MB, o decaimento manteve-se praticamente constante até o final do experimento, com apenas um pequeno pico de aumento aos 30 dias, confirmando a influência destas folhas na liberação de Mn. O comportamento das FB/MM também apresentou tendência de queda gradual, apesar de menor do que na mata de *Brosimum*.

A forte sinergia de retenção das FM faz com estas desempenhem um papel de *filtros de excesso* no sistema durante o período inicial da decomposição (até 242 dias). Não foi possível entender a origem desse mecanismo de retenção e nem a causa do rompimento repentino do mesmo nas FM/MB após os 242 dias. Pode ser algo ligado à transformação de compostos recalcitrantes em lábeis por ação de fungos (Hättenschwiler *et al.* 2005) ou ação rápida da fauna de artrópodes da serapilheira (Barajas-Guzmán & Alvarez-Sánchez 2003).

De qualquer forma, nossos dados são consistentes com a hipótese de influência de *Brosimum rubescens* na liberação de Mn em quantidades possivelmente tóxicas às outras espécies. Este efeito faria com que diminuísse o potencial das competidoras no dossel dominante, provavelmente contribuindo para a monodominância na MB. Este mecanismo de participação de *Brosimum rubescens* no ciclo biogeoquímico pode ser

explicado por analogia ao processo de *nucleação* das espécies pioneiras em áreas que perderam sua capa de solo. Estas plantas ocupam o espaço produzindo serapilheira que enriquece a superfície do regolito com matéria orgânica. Consequentemente, forma-se a camada de serapilheira e inicia-se a ciclagem de nutrientes, função ecossistêmica fundamental para a manutenção das florestas tropicais, especialmente sobre solos distróficos (Jordan & Herrera 1981). No caso em questão, estamos nos baseando em um dos pressupostos da manutenção da monodominância na MB, em que grupos de indivíduos de *B. rubescens* ocupam a comunidade a partir das clareiras (Marimon 2005). Essa “população pioneira” dos indivíduos jovens de *B. rubescens* passa a influenciar na qualidade da serapilheira, tornando-a saturada de Mn conforme evolui ao clímax. Da mesma forma que nos solos serpentinos, esse ambiente restringiria a competição às espécies mais tolerantes ao Mn, que são as acumuladoras como *B. rubescens*. Neste caso, a espécie dominante passa a ser a maior beneficiária das alterações que a baixa diversidade arbórea e alta dominância produziu neste compartimento específico do ciclo biogeoquímico.

Desse modo, a monodominância de *B. rubescens* seria um processo pelo qual esta espécie envolve-se em um círculo virtuoso e crescente de exclusão competitiva a partir de um fato gerador, que é a clareira. Em outras palavras, a espécie monodominante passa a ser a maior beneficiária das alterações nos processos do ecossistema que ela própria produziu através de alterações na camada de serapilheira, resultando em diminuição da diversidade dos grupos funcionais e da *guilda ecológica* como um todo. Não seria inadequado chamar este processo de *síndrome da oligarquia arbórea*, quando uma única espécie passa a controlar o ecossistema, assumindo para si as principais funções dos elementos-chave ligados à economia de nutrientes. Deste modo, cria-se um ciclo biogeoquímico com características próprias da espécie oligárquica, as quais ela suporta e controla mais eficientemente do que qualquer outra do grupo funcional. Neste caso, também pode estar sendo evidenciado uma forma de *encaixe mínimo*, conforme discutido no Capítulo 4 do presente trabalho.

Uma das chaves do processo no presente estudo pode ser o efeito tóxico do Mn, que é amplamente conhecido no metabolismo das plantas (e.g. Sommers & Shive 1942; Morris & Pierre 1947; Twyman 1951; Hackett 1964; Foy *et al.* 1978; Waldren *et al.* 1987; Demirevska-Kepova 2004; Pashke *et al.* 2005). Substratos com grandes quantidades de Mn provocam inibição do crescimento da malha de raízes finas (Lidon 2002) e reduzem o desenvolvimento das plantas por deficiência de outros nutrientes

(Langheirich *et al.* 1992), como cálcio e magnésio (Marschner 1995). Neste caso, *B. rubescens* pode estar se beneficiando de duas maneiras: (1) inibindo a malha de raízes das outras plantas e aproveitando a segunda fase da decomposição (entre 181 e 366 dias), onde P, Ca e Mg são liberados em maiores quantidades no substrato e (2) autorregulando a absorção do Mg em excesso no solo da MB por meio da inibição que grandes quantidades de Mn provocam neste elemento (e.g. Davis 1996). Uma evidência da inibição da malha de raízes de outras plantas é a quantidade aparentemente muito grande de raízes finas de *Brosimum* nas sacolas de decomposição (Figura 6.19). É altamente recomendável estudos posteriores com malha de raízes nas duas matas.

Mesmo desconhecendo os mecanismos de absorção e acumulação do Mn no tecido de *B. rubescens*, é possível supor que alguma habilidade do metabolismo das plantas o torna um acumulador eficiente, mesmo em solos com baixos teores de Mn, como da MB. A habilidade e eficiência das plantas em retirar Mn do substrato está na maior parte relacionada com a acidificação do solo pela rizosfera (Randall *et al.* 1975, Marschner 1995), característica também associada aos solos calcários (Tong *et al.* 1997), que contém altos teores de Ca e Mg. Como existe uma grande quantidade de Mg e uma relação Mg/Ca desfavorável na MB, pode estar havendo compensação do excesso de Mg pela acumulação de Mn no tecido de *B. rubescens*, uma vez que o aumento na relação Mg/Mn nos tecidos está diretamente relacionado com a diminuição da toxicidade de ambos (Davis 1996). Segundo Paschke *et al.* (2005), existem dois mecanismos de tolerância ao excesso de Mn. Um é relativo à tolerância interna do tecido, para o qual altas concentrações do elemento são permitidas (acumuladoras de Mn), e o outro é evitando a absorção do solo e o conseqüente excesso no tecido. Claramente, *B. rubescens* se encaixa na primeira alternativa, uma vez que é acumuladora de Mn (Marimon *et al.* 2001a) e no pressuposto de Mahmoud & Grime (1977), segundo o qual a susceptibilidade de uma determinada espécie aos altos níveis de Mn está relacionado à sua ecologia e habilidade de tolerar solos ácidos.

Outro possível mecanismo de toxicidade do Mn na serapilheira, que é a principal fonte de nutrientes em florestas tropicais sobre solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986), é a relação Fe/Mn. Em um extenso e minucioso trabalho, Twyman (1951) verificou que em condições de altas quantidades de Mn e suprimento adequado de Fe, as plantas normalmente apresentam sintomas de toxicidade de Mn, através de três processos: (1) competição entre Fe e Mn pelos íons ferro-receptores; (2) antagonismo entre Fe e Mn pelo qual Mn em alta concentração inativa os íons ferro-receptores e (3)

ação tóxica direta do Mn no metabolismo do Fe. Não sabemos exatamente em qual das três situações *B. rubescens* se enquadra

A toxicidade de Mn é observada com muita frequência em condições de redução química bi-valente criada pela acumulação de matéria orgânica (Foy *et al.* 1978; El-Joual & Cox 1998), situação semelhante a que ocorre na camada de serapilheira. Considerando que entre 70 a 90% do total de nutrientes requerido pelas plantas provém da decomposição da serapilheira (Waring & Schlesinger 1985), a qualidade do material em decomposição torna-se um fator fundamental na manutenção das florestas (Jordan & Herrera 1981; Vitousek & Sanford 1986), com várias implicações no ciclo de nutrientes (Swift *et al.* 1979; Anderson & Swift 1983; Hättenschwiler *et al.* 2005). Esta seria uma evidência de que o Mn em excesso na serapilheira pode provocar efeitos tóxicos com prováveis mudanças na competição interespecífica, onde as espécies mais tolerantes seriam beneficiadas. A toxicidade de Fe e Mn também pode excluir certas espécies em solos encharcados (Martin 1968; Jones 1971), ambientes onde esses elementos tendem a apresentar alta toxicidade em função de reações de redução química e processos anaeróbicos (Foy *et al.* 1978). A habilidade de *B. rubescens* em resistir aos altos níveis de Mn liberados por ele próprio pode ser análoga às de algumas espécies de sítios encharcados, incluindo as que realizam monodominância, como *Dacryodes excelsa* em Porto Rico (Bloomfield *et al.* 1992) ou *Vochysia divergens* em Mato Grosso (Nascimento e Cunha 1989). Por outro lado, ainda não há um consenso sobre a influência da toxidez de certos elementos no solo e a monodominância. Read *et al.* (2006), por exemplo, verificaram que os limites de florestas monodominantes na Nova Caledônia não estavam relacionadas à solos ultramáficos, como se pensava anteriormente.

Nossos resultados indicam que a diversidade da serapilheira pode funcionar como um mecanismo tampão protegendo o ecossistema contra pulsos tóxicos, baixa qualidade nutricional e liberação excessivamente lenta ou rápida de nutrientes durante a ciclagem. A espécie que rompe este equilíbrio, por influência direta sobre a qualidade da serapilheira, torna-se prisioneira de sua própria ação na comunidade, podendo manter uma crescente tendência de expansão sobre a floresta mais diversa que a cerca, como uma reação em cadeia. Teoricamente, tal reação seria bloqueada somente quando a expansão encontrasse condições edáficas e topográficas desfavoráveis, ou sofresse ataque de patógenos e herbívoros ou ainda alterações climáticas (e.g. El Niño) e passagem de fogo.

6.5 CONCLUSÕES

6.5.1 Taxas de decomposição

A hipótese de que ocorre sinergismo nas folhas mistas da MM por efeito não-aditivo (H1) não foi confirmada. A função de decaimento de biomassa da serapilheira aparentemente não foi alterada pela dominância de *Brosimum rubescens*, apesar da espécie ser responsável por cerca de 80% da biomassa arbórea na MB. Este fato indica que, mesmo sob baixa diversidade e alta dominância arbórea, o ecossistema de floresta tropical estudado pode manter padrão similar das taxas de decomposição em relação à floresta mista adjacente. Desta forma, uma importante função do ecossistema ligada ao ciclo biogeoquímico pode não estar sendo afetada pela baixa diversidade arbórea.

6.5.2 Liberação de nutrientes

A hipótese de que a quantidade de elementos liberada durante a decomposição da serapilheira na MB no primeiro ano seria menor e com relação Mg/Ca desfavorável (H2) foi confirmada parcialmente. A relação Mg/Ca não diferenciou entre as áreas. Contudo, apesar de não haver influência de *Brosimum rubescens* no decaimento da biomassa seca, a dinâmica dos nutrientes foi afetada em alguns casos. Podemos considerar esta participação da biodiversidade no ciclo biogeoquímico através de duas vias principais:

1) *Quantidade total de nutrientes retornável para o sistema.* A forte dominância de *Brosimum rubescens* no dossel afeta, de certa forma, a concentração de nutrientes na serapilheira. Na MB foram verificadas quantidades iniciais significativamente maiores de Mn e menores Ca, Mg e S nas folhas senescentes. As quantidades iniciais de K não apresentaram diferenças significativas entre as áreas e, apesar das concentrações foliares de N e P serem maiores na MB em termos estatísticos (Tukey $p \leq 0,05$), seus valores ficaram muito próximos. Portanto, é mais seguro sugerir que N e P não tenham sofrido alterações biologicamente importantes com a dominância de *Brosimum rubescens*.

2) *Quantidade de nutrientes liberada por fase da decomposição.* Da mesma forma que afeta a concentração inicial de nutrientes em alguns casos, a espécie monodominante interfere nas fases de retenção/liberação de nutrientes. No início da

decomposição, P e Ca foram liberados em quantidades menores na MB, mas a partir do 181º dia passaram a ser liberados em quantidades líquidas bem maiores até o final do experimento, apesar da menor concentração inicial de Ca. O único elemento que apresentou forte tendência de retenção na MB durante o ano todo foi S, mantendo-se praticamente com 100% da quantidade original aos 366 dias. O magnésio manteve liberação maior na MB durante todo o período, chegando ao final do experimento com quantidade líquida liberada significativamente maior, mesmo tendo apresentado menor concentração inicial, como Ca. Da mesma forma, o manganês concentrou-se fortemente até 242º dia, quando também foi liberado repentinamente. A diferença é que ocorreu um pulso de decaimento onde mais de 80% do peso original do elemento foi perdido em apenas 124 dias.

6.5.3. Possíveis conseqüências da dominância de *Brosimum rubescens*

As concentrações iniciais de muitos nutrientes diferem entre as áreas conforme a fase de decomposição. Contudo, como a taxa de decomposição é praticamente a mesma na duas matas, pode estar havendo diferenças na ação dos decompositores em relação ao material lábil e recalcitrante de cada mata. Considerando que parte significativa do material ainda não se decompôs no presente experimento, seria necessário acompanhar o processo por mais um ano para saber se no final a liberação de nutrientes é equivalente ou não entre as áreas. O manganês, por exemplo, se concentra nas FM da MM até o ponto em que pode começar a ser rapidamente liberado (pulsos), situação semelhante ao Mg na floresta de *Peltogyne gracilipes* na Amazônia (Villela & Proctor 2000) e *Nothofagus* na Nova Caledônia (Read *et al.* 2006), podendo ser o caso também de *Vochysia* no Pantanal de Mato Grosso (Nascimento & Cunha 1989), onde a decomposição ocorre em ambiente inundável e por isso dominado por reações de redução química bi-valente, que favorecem a liberação excessiva e sazonal de Mn e Fe (Foy *et al.* 1978; El-Joual & Cox 1998).

A retenção de Ca e P nas primeiras fases da decomposição, seguida de forte liberação nas fases seguintes também pode estar favorecendo a espécie monodominante em detrimento das outras de dossel, caso a malha de raízes desta espécie também seja dominante na serapilheira. Os nutrientes liberados de forma concentrada em determinado período serão absorvidos mais eficientemente pela espécie que domina a serapilheira com sua malha de raízes finas. Atenção especial a este fato deve ser dada ao

S, que também deverá ser liberado, talvez de forma concentrada como Mn, em algum momento após os 366 dias.

A repentina liberação de Mn é consistente com a hipótese de que as altas concentrações de Mn nas folhas verdes da espécie monodominante se refletem na serapilheira com possíveis efeitos tóxicos (H3). Este pulso poderia prejudicar as outras espécies e beneficiar *Brosimum rubescens*, que é forte acumuladora do elemento e, portanto, tolerante. A consequência deste padrão de liberação de nutrientes pode ser o favorecimento da monodominância e sua sustentabilidade pelo tempo em que se mantiverem estas condições, caso as outras espécies não tenham mecanismos eficientes para evitar o Mn.

As taxas de decomposição, que apresentaram algumas diferenças entre folhas de *Brosimum* e folhas mistas e entre alguns nutrientes e biomassa em algumas datas iniciais, apresentaram-se praticamente idênticas entre as áreas no final do experimento. Esta também é uma situação semelhante às encontradas no Capítulo 4 e 5 do presente trabalho, onde diferenças específicas deixaram de existir no nível maior da comunidade, fato consistente com a explicação que denominamos de *encaixe mínimo*.

CAPÍTULO 7. CARACTERIZAÇÃO DA CAMADA DE SERAPILHEIRA DE UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MSTA ADJACENTE.

7.1 INTRODUÇÃO

A maioria dos estudos edáficos dispensa atenção maior às propriedades da fração mineral do solo em detrimento da camada orgânica, à exceção dos trabalhos com ciclagem de nutrientes. O maior interesse pelo solo mineral é explicado pela necessidade crescente de produção agropecuária, dominada pelo modelo tradicional do agronegócio. No entanto, nas últimas décadas, o solo tem sido considerado como um corpo natural sistêmico, dotado de estrutura organizada (Brady & Weil 1996), como qualquer ecossistema, onde funções complexas envolvem inter-relações importantes entre as espécies e a camada de serapilheira, que compreende os horizontes L, F e H do solo (Hoover & Lunt 1952), com interpenetração no horizonte A (Figura 7.1).

Os estudos ecológicos sobre a participação da biodiversidade nas funções do ecossistema, como ciclagem de nutrientes e produtividade primária nas florestas tropicais (Silver *et al.* 1996; Hooper & Vitousek 1997), têm aumentado de forma crescente nos últimos dez anos (Orians *et al.* 1996; Wright 1996; Loreau 1998; Schwartz *et al.* 2000; Tilman 2000; Giller & O'Donovan 2002; Hooper *et al.* 2005; Fitter *et al.* 2005; Tilman *et al.* 2006; Yamamura 2006). No entanto, poucos têm focado aspectos específicos da camada de serapilheira e avaliado de que forma a biodiversidade pode afetar parâmetros importantes, como estoque de nutrientes, densidade e espessura ou mesmo a umidade da camada, fatores que influenciam de forma significativa os ciclos biogeoquímicos nas florestas tropicais (Jordan 1982), funcionando como peças-chave no sistema solo-planta.

A camada de serapilheira e seus componentes biológicos (microorganismos, artrópodes, fungos, micorrizas etc.), fazem parte do perfil do solo e desempenham papel relevante na sua fertilidade (Prado 2003), além de protegê-lo contra a ação deletéria da chuva direta que destrói os agregados do solo e provoca a selagem dos poros de infiltração de água (Nill & Nill 1993). A estrutura do solo e suas propriedades hidráulicas são influenciadas pela redistribuição da camada de serapilheira para o interior do perfil pela atividade da macro e meso-fauna de artrópodes (Swift & Bignell 2000), como cupins e formigas, que atuam como auxiliares indiretos na redução da

lixiviação (Hairia *et al.* 2006). A camada atua também como proteção mecânica contra a evaporação, incidência de radiação solar direta (Park *et al.* 1998; Gonzalez-Sosa *et al.* 1999) e ventos, o que a torna fundamental para o equilíbrio hídrico do perfil. Além do mais, é a chave dos recursos alimentares de invertebrados que exercem importante força reguladora nas funções ecossistêmicas do solo (Lavelle & Spain 2001, Lavelle *et al.* 2001). Por esses motivos e por refletir muito bem o balanço entre entrada e decaimento de material orgânico no ecossistema, a camada de serapilheira medida por sua espessura pode ser um importante parâmetro para verificação do estado de preservação de comunidades naturais (Vorobeichik 1997).

A participação da camada de serapilheira no ciclo biogeoquímico não envolve apenas os nutrientes minerais, mas também uma quantidade substancial de carbono, uma vez que parte significativa do material orgânico fica acumulado na camada, no interior da malha de raízes e ainda na interface horizonte-orgânico/solo (Sampaio 1992). A malha de raízes e a camada de serapilheira são inter-relacionadas (Sayer *et al.* 2006), funcionando como um mecanismo único e vital na manutenção do ciclo de nutrientes das florestas tropicais (Jordan & Herrera 1981; Jordan & Escalante 1980; Herrera *et al.* 1978; Stark & Jordan 1978; Cuevas & Medina 1988; Jordan 1985). Contudo, é necessário investigar até que ponto a participação da diversidade de espécies arbóreas é relevante no equilíbrio desse

sistema de interação solo-planta, onde a espessura da camada de serapilheira (Vorobeichik 1997), seu estoque de nutrientes e a biomassa, podem ser indicadores da situação biogeoquímica do ecossistema (Jordan & Herrera 1981). Um dos reflexos mais evidentes da influência da diversidade arbórea na camada orgânica do solo, por exemplo, pode ser verificado nas concentrações atípicas de nutrientes na folhas senescentes de

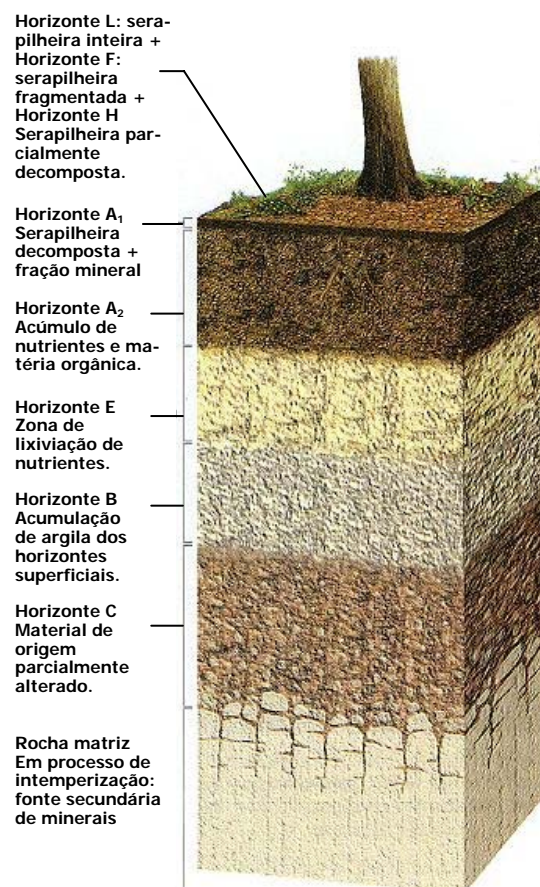


Figura 7.1- Perfil de um solo florestal com os horizontes superficiais segundo Hoover & Lunt (1952). A camada de serapilheira é a principal fonte de nutrientes e importante regulador bioquímico e hídrico: inter-relações entre fração orgânica e mineral mantidas pela ciclagem. Esquema adaptado de Tarbuck & Lutgens (1997).

algumas espécies, como os altos teores de Mg em *Peltogyne gracilipes* em uma floresta monodominante na Ilha de Maracá (Amazônia), investigada por Vilela & Proctor (1999, 2002), ou os altos teores de Mn nas folhas senescentes de *Brosimum rubescens* (Capítulo 6, presente estudo) que é monodominante em uma floresta da transição Cerrado-Amazônia no Leste Mato-grossense. Da mesma forma, outros efeitos da dominância arbórea também podem se refletir no horizonte superficial do solo, com prováveis conseqüências na ciclagem de nutrientes.

O objetivo do presente trabalho foi testar a hipótese de influência da baixa diversidade e alta dominância arbórea de *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae) na estrutura física e composição nutricional da camada de serapilheira de uma floresta monodominante no Leste Mato-grossense, em comparação com uma floresta mista adjacente, de alta diversidade arbórea.

7.2 MATERIAL E MÉTODOS

7.2.1 Área de estudo

A área de estudos situa-se na fazenda Vera Cruz, de propriedade de Jairo Machado Rezende, retiro Pau-Brasil, município de Nova Xavantina-MT. A floresta monodominante de *Brosimum rubescens*, ou mata de *Brosimum* (MB), e a floresta mista adjacente, ou Mata Mista (MM), se encontram na Reserva Legal da fazenda, onde ocorrem manchas de Pau-Brasil (porções de matas de *Brosimum*) distribuídas em uma matriz de floresta mista de transição pré-amazônica. A floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) situa-se a 14°50'47'' S e 52°08'37'' W e a floresta mista (Mata Mista, MM) a 14°49'32'' S e 52°06'20'' W. O clima é fortemente estacional, com época seca bem definida. Os solos são concrecionários e rasos, com baixa fertilidade e baixa capacidade de retenção de água. Outras informações sobre solos, vegetação e histórico estão no Capítulo 3 do presente trabalho.

Os estudos foram efetuados em uma área previamente estabelecida com 60 parcelas permanentes de 10 m x 10 m em cada mata (Marimon *et al.* 2001a; Marimon 2005). A MB possui acentuada dominância de *Brosimum rubescens*, com mais de 80% da biomassa arbórea total constituída unicamente por essa espécie (Marimon 2005). Na MM adjacente existem poucos indivíduos de *Brosimum* e a estrutura e composição florística desta mata é típica das florestas de transição pré-amazônicas da região.

Estruturalmente, a MB apresenta estrato rasteiro mais aberto, com volumoso banco de plântulas e maior altura do fuste e da copa das árvores, bem como dos diâmetros. Conseqüentemente, apresenta maior biomassa aérea arbórea. Apenas *Brosimum rubescens* responde por cerca de 80% desta biomassa, o que é completamente atípico em uma floresta tropical, situação compartilhada, em parte, por apenas dois casos no Brasil e outros poucos no mundo (Marimon 2005).

7.2.2 Coleta e preparação das amostras

Foram realizadas cinco coletas da camada de serapilheira representativas da estação seca e cinco da chuvosa em cada área. As primeiras foram tomadas em 15 de dezembro de 2005 e a última em 10 de dezembro de 2006. As outras foram em fevereiro, abril, junho, julho, agosto, setembro, outubro e novembro de 2006, perfazendo um total de dez coletas por ano. Foram selecionados aleatoriamente 10 pontos em cada área, sorteando-se uma parcela por ponto com auxílio de uma tabela de números aleatórios. O ponto exato dentro da parcela era escolhido lançando-se uma bola ao acaso e adotando-se o local onde caía.

As amostras da camada de serapilheira foram tomadas utilizando-se uma ferramenta desenvolvida especialmente para este fim durante o presente estudo, denominada coletor M-H (Figura 7.2), patenteada sob nº PI-0505830-9 (INPM), que permite, além das tomadas de amostras, a determinação direta da espessura da camada (Figura 7.3). O uso da ferramenta foi testado em campo e comparado com os métodos usuais, mostrando-se significativamente mais preciso e rápido na medição da espessura (Marimon & Hay, dados não publicados). A metodologia usual apresenta erros de medição e muitas tomadas de amostras dependem da locação de perfis de solos ou de outros pontos para estudos edáficos, tornando o método muito dependente da intuição do pesquisador, além da baixa acurácia (Vorobeichik 1997). A maioria dos estudos que envolvem camada de serapilheira utiliza métodos imprecisos, como a interceptação do número de folhas por uma lança (Molofsky & Augspurger 1992; Torti *et al* 2001), sonda de serapilheira (Mayor & Henkel 2006), ou métodos simplesmente estimativos (Roovers 2005) ou ainda, mais comumente, os que desprezam a espessura e levam em conta apenas a biomassa (Scott *et al.* 1992a; Vu & Nguyen 2000; Vital *et al.* 2004; Tápia-Coral *et al.* 2005; Peña *et al.* 2005; Sayer *et al.* 2006).

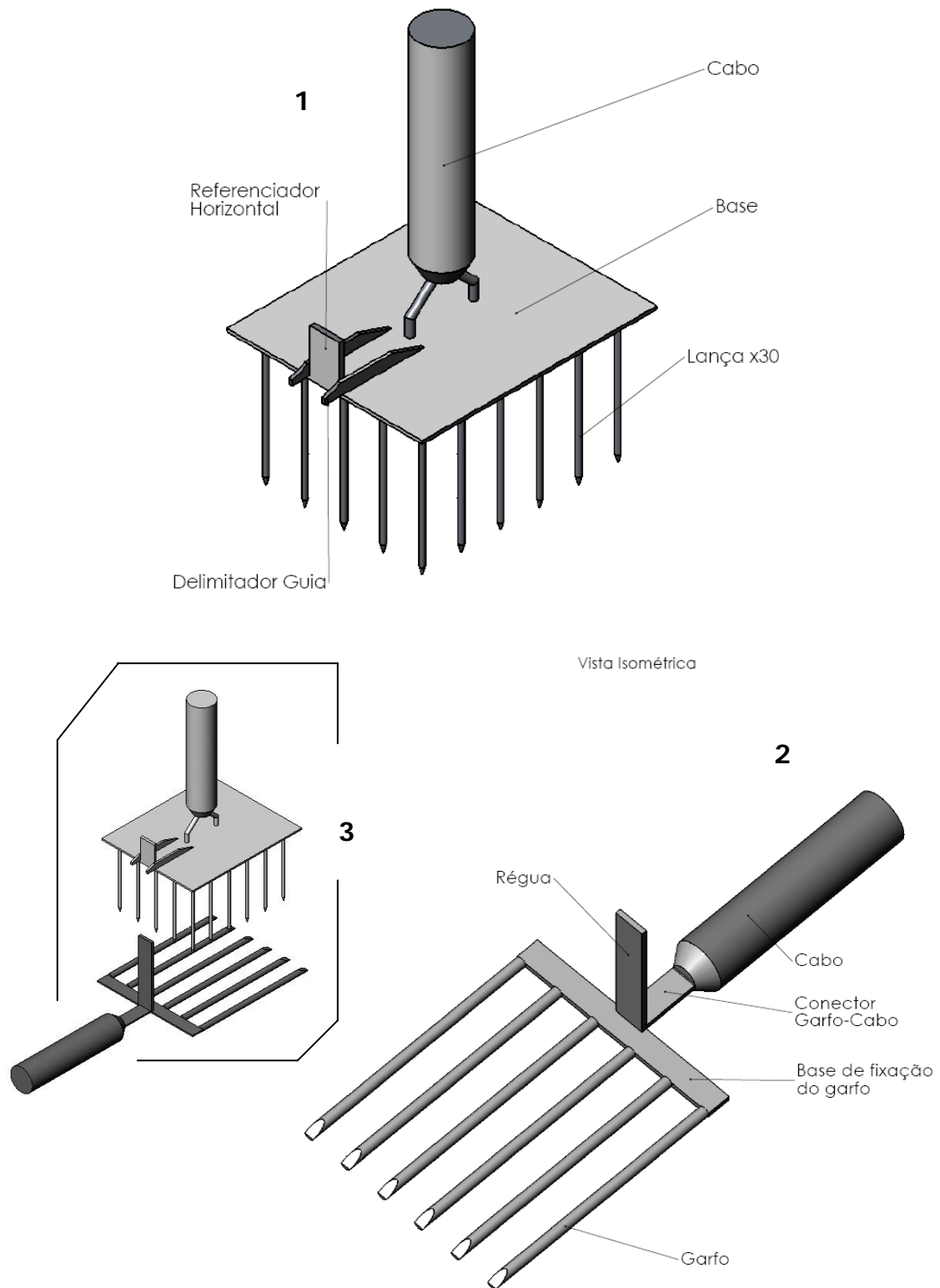


Figura 7.2 - Coletor-medidor de serapilheira M-H (Patente INPM nº PI-0505830-9) desenvolvido para as coletas do presente trabalho: (1) base de lanças múltiplas utilizada para tomar as amostras da camada diretamente do piso florestal; (2) garfo de medição da amostra e no detalhe (3) esquema mostrando o sentido de encaixe durante a manipulação da ferramenta.

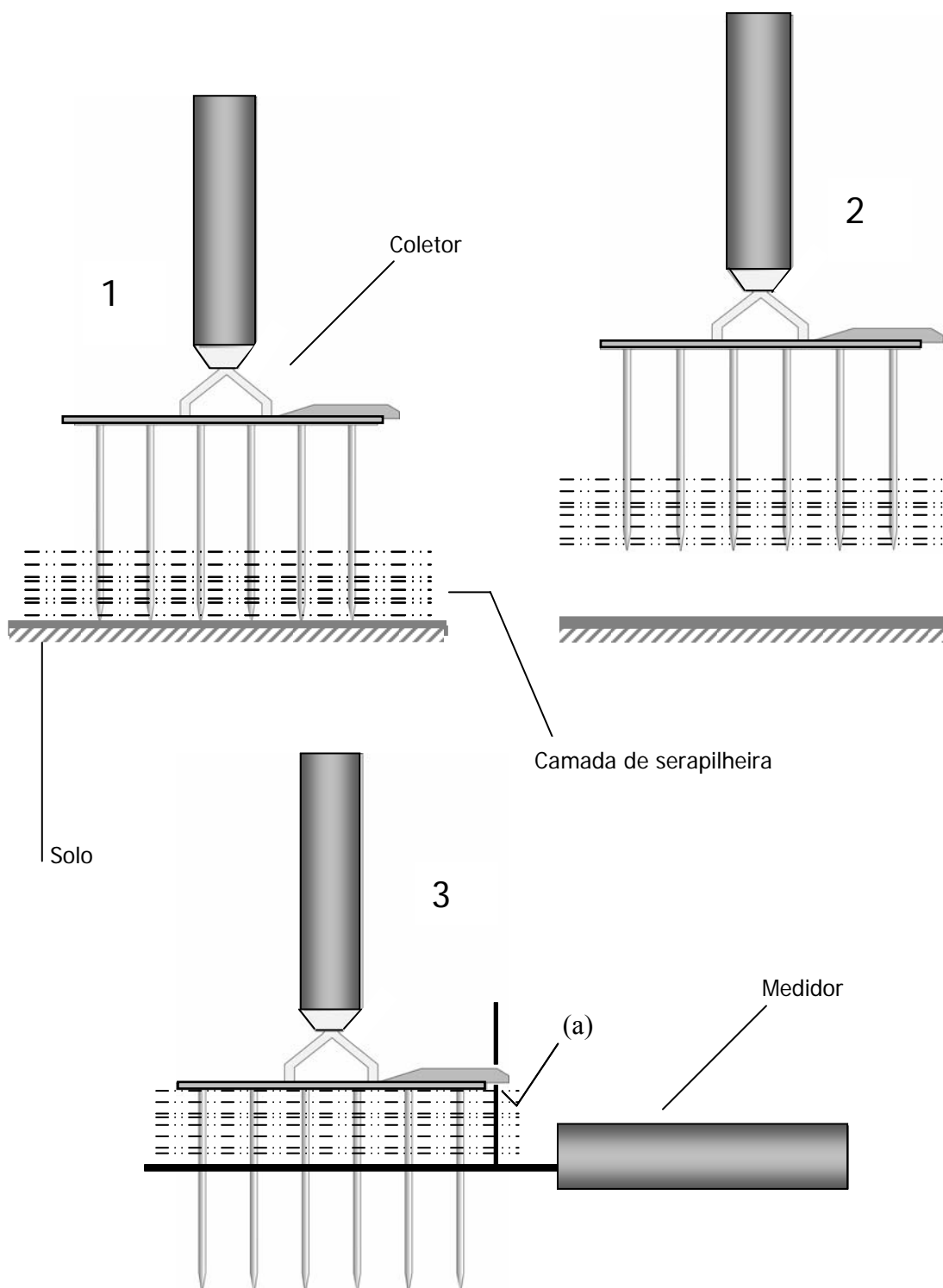


Figura 7.3 - Esquema do funcionamento do Coletor-medidor M-H durante a operação de tomada de amostras da camada de serapilheira: a base de lanças múltiplas é introduzida diretamente na camada (1); a amostra é sacada para fora do piso (2), o medidor ou garfo é introduzido e deslocado até a amostra encostar na base do delimitador guia (3), onde procede-se à leitura (a), evitando-se pressão excessiva para não compactar. Após a leitura, a alíquota é coletada para a determinação dos outros parâmetros, caso necessário. O processo, se conduzido com o devido cuidado, não deforma a amostra.

Após a extração da amostra e verificação da espessura, o material foi refileado no próprio coletor com a ajuda de uma tesoura de poda para a padronização da área da amostra. Em seguida, com o auxílio de uma bandeja retangular, a amostra era rapidamente vistoriada, checando-se a presença de material estranho, como excesso de solo mineral ou concreções que pudessem interferir nos parâmetros avaliados. Havendo a presença de algum corpo estranho, o material era descartado. Caso contrário, era acondicionado em um recipiente plástico, lacrado com fita adesiva para evitar a perda de umidade, identificado e encaminhado ao laboratório.

7.2.3 Determinação dos parâmetros físicos

Os parâmetros físicos de volume, densidade e umidade foram determinados no laboratório de biogeoquímica da Universidade do Estado de Mato Grosso em Nova Xavantina (UNEMAT-NX). As fitas eram retiradas e as amostras pesadas, com o recipiente, em balança de precisão para a determinação do peso úmido. Após secagem em estufa a 75-80° C até peso constante, as amostras eram re-pesadas e calculada a umidade na base de massa através da fórmula: $U_m(\%) = [(P_t - P_r) - P_s] / P_u \times 100$, onde $U_m(\%)$ é a umidade percentual na base de massa, P_t é o peso total (com recipiente), P_r é o peso do recipiente (previamente determinado) e P_s é o peso seco da amostra.

Com base na espessura (determinada em campo) e no peso seco, foi calculado o volume e a densidade em g.cm^{-3} de cada amostra e a biomassa total da camada em Mg.ha^{-1} por mata, por estação do ano e o total anual. Foi calculado também o quociente de decomposição k_L , obtido através da divisão da biomassa de serapilheira anual produzida pela média anual da biomassa da camada de serapilheira (Olson 1963), que fornece uma estimativa apenas aproximada da taxa de decaimento total da camada (Spain 1984). Mesmo assim, o índice é utilizado em muitos estudos e a sua determinação é recomendável para comparações com outros trabalhos (Scott *et al.* 1992a). A fórmula utilizada, segundo Olson (1963), foi $k_L = L/X$, onde L é a serapilheira produzida em um ano e X é a média anual da biomassa na camada. O coeficiente k_L assume que a decomposição da serapilheira ocorre conforme a curva de decaimento exponencial negativa simples (a mesma que melhor se ajustou no presente trabalho, Capítulo 6) em uma situação de *estado constante* (Olson 1963).

Com base nos valores de k_L , foi calculado, ainda, o tempo médio de renovação da camada de serapilheira ($1/K$), além do tempo necessário para decompor 50% ($T_{0,5}$) e 95% ($T_{0,05}$) do material (Olson 1963). Outros parâmetros físicos, menos usuais, como compressibilidade, resistência à secagem e distribuição do tamanho das partículas da camada (granulometria ou textura), não foram determinados no presente estudo. Não existe um protocolo totalmente definido para análise desses parâmetros ou dados comparativos em relação à camada de serapilheira que possam servir de referência.

7.2.4 Determinação dos parâmetros químicos

Foram verificadas as concentrações de N, P, K, Ca, Mg, S, Mn, bem como estimado o estoque desses nutrientes na camada de serapilheira para cada estação do ano e média anual, além do estoque médio anual de carbono orgânico, considerando-se que este elemento representa 50% da biomassa seca total. Outros parâmetros químicos também importantes, porém menos usuais, como pH e teores de lignina ou polifenóis não foram determinados. Para análise dos teores de nutrientes, foram feitas amostras compostas misturando-as de cinco em cinco por cada amostragem, por estação do ano e por área. Com isso, foram obtidas duas amostras compostas de cada uma das amostragens por estação, perfazendo um total de vinte amostras compostas por mata, sendo dez por estação do ano.

As concentrações de nutrientes das amostras foram determinadas no laboratório Agroanálise (Souza Neto & Souza Ltda) em Cuiabá-MT, que segue um protocolo de análises químicas certificado pela Embrapa através do Programa de Análise Qualidade de Laboratórios de Fertilidade para controle de qualidade (PAQLF, Embrapa Solos - RJ). Para análise foliar, o laboratório é certificado pelo Programa Interlaboratorial da Sociedade Brasileira de Ciência do Solo (SBCS - ESALQ-USP). As duas certificações são atualizadas. Os programas de controle de qualidade são de âmbito nacional e garantem a precisão necessária para as análises do presente estudo.

No laboratório, as amostras foram re-secadas em estufa a 80° C até peso constante, pesadas em balança analítica e submetidas à digestão por via úmida, através da mistura triácida (ácido sulfúrico + ácido perclórico + ácido nítrico) por 48 horas em blocos de digestão a 320 °C (Tan 1996). Os teores de Ca, Mg, S e Mn foram determinados através de espectrofotômetro de absorção atômica, K por meio de

espectrofotômetro de emissão de chama digital, P através de fotocolorímetro utilizando-se Vanado Molibdato de Amônia e N por destilação Kjeldahl (Allen 1974). Foi analisado um total de 40 amostras (10 por mata, por estação do ano) e feitas 280 determinações de teores.

A partir das concentrações, foram calculadas as quantidades de cada nutriente na camada de serapilheira das duas matas em cada estação do ano e no total anual em $\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$. Foi calculada também a quantidade de cada nutriente liberado pelas folhas mistas no primeiro ano de decomposição dessa fração (2005), utilizando-se dados do Capítulo 4 e 6 do presente estudo, com a seguinte fórmula: $Q_1 = A_p - D_e$, onde Q_1 é a quantidade do nutriente liberada anualmente; A_p é o aporte anual de nutrientes (Capítulo 4, presente estudo) e D_e é a quantidade de folhas mistas decompostas no ano de 2005 (Capítulo 6, presente trabalho). Foi calculada, ainda, a relação entre o aporte anual de nutrientes e a média anual da quantidade desses nutrientes presentes na camada ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), relação denominada quociente a/b por Scott *et al.* (1992a), que segue o mesmo princípio do quociente k_L (Olson 1963), bastante utilizado para estimar o decaimento de biomassa.

7.2.5. Análises estatísticas

Foram calculadas as médias de todos os parâmetros físicos e químicos, incluindo concentração e quantidade de cada nutriente da camada de serapilheira em cada mata, em cada estação do ano. A normalidade da distribuição dos valores foi verificada através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rolf 1981). Foi realizado teste-t pareado para comparar as diferenças entre estações do ano dentro de cada mata e teste-t para as diferenças entre áreas em cada coleta, por estação do ano e no total anual de cada um dos parâmetros físicos e químicos (Zar 1999).

Foi feito também um teste de correlação de Spearman para verificar se havia alguma relação entre as áreas para espessura, densidade, umidade e biomassa da camada de serapilheira. Análises de regressão linear foram realizadas para verificar se a variação na biomassa da camada ao longo do ano era dependente da espessura ou da densidade da camada (Ayres *et al.* 2003).

Como as distribuições não foram normais em nenhum dos casos, os dados foram log-transformados para a realização dos testes. Os testes de correlação de Spearman e a análise de regressão linear foram feitos através do programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003) e os demais cálculos através do programa Systat 7.0 (SPSS Inc. 1997).

7.3 RESULTADOS

7.3.1. Concentração de nutrientes

Na estação seca, somente Ca apresentou diferenças significativas entre as duas matas (teste-t $p \leq 0,05$), com teores mais altos na MM (8,46 mg.g⁻¹) em relação à MB (7,18 mg.g⁻¹), provavelmente refletindo as maiores concentrações do elemento no solo desta mata (Tabela 7.1). Os teores de Mn foram praticamente idênticos entre a MB e MM na estação seca. O elemento diferiu somente na estação chuvosa, com concentrações significativamente maiores na MB (702 mg.g⁻¹) em relação à MM (480 mg.g⁻¹) (teste-t $p \leq 0,05$), refletindo uma taxa provavelmente maior de decomposição das folhas de *Brosimum* e a conseqüente liberação de quantidades também maiores desse nutriente.

Tabela 7.1 - Concentração de nutrientes na camada de serapilheira nas duas estações do ano na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Teste-t para comparação entre matas dentro de cada estação e teste-t pareado para a comparação entre estações do ano dentro de cada mata ($p \leq 0,05$; ns = não significativo; s = significativo). Desvio padrão entre parênteses.

Estação	Mata	Concentração de nutrientes					ppm
		(g.kg ⁻¹)					
		N	P	K	Ca	Mg	Mn
Seca	MB	14,70 (0,84)	0,49 (0,08)	1,78 (0,42)	7,18 (0,95)	2,40 (0,24)	560 (67)
	MM	14,51 (1,01)	0,46 (0,08)	1,92 (0,47)	8,46 (1,04)	2,72 (0,42)	555 (52)
	Teste-t	ns	ns	ns	s	ns	ns
Chuva	MB	15,30 (0,93)	0,53 (0,04)	0,98 (0,3)	6,27 (0,59)	2,17 (0,21)	702 (106)
	MM	13,73 (0,96)	0,51 (0,07)	0,52 (0,14)	7,96 (1,47)	2,49 (0,36)	480 (104)
	Teste-t	ns	ns	s	s	ns	s
Seca	x MM	ns	ns	s	s	ns	s
Chuva	MB	ns	ns	s	ns	ns	ns

Os demais elementos que diferiram durante a estação chuvosa foram somente Ca e K, o primeiro com maiores concentrações na MM (7,96 mg.kg⁻¹) em relação à MB (6,27 mg.kg⁻¹) (teste-t $p \leq 0,05$) e o segundo com maiores concentrações na MB (0,98 mg.kg⁻¹), contra 0,52 mg.kg⁻¹ na MM (teste-t $p \leq 0,05$). A ordem de concentração dos nutrientes na MB e MM na estação seca e MB na estação chuvosa foi N>Ca>Mg>K>Mn>P, enquanto que na MM durante a estação chuvosa a ordem foi N>Ca>Mg>K>P>Mn.

Os resultados demonstraram que a variação sazonal na concentração dos nutrientes é pouco maior na MB, onde K, Ca e Mn apresentaram diferenças significativas entre estações do ano (teste-t pareado; $p \leq 0,05$). Na MM, somente K diferiu entre as estações do ano, refletindo a alta solubilidade desse cátion, uma propriedade que facilita a sua lixiviação e o torna mais sazonal (Malavolta 1976). Esse comportamento do K em relação à sazonalidade foi verificado também na MB. As maiores concentrações de Mn na camada de serapilheira na MB durante a estação chuvosa chamam a atenção pelo fato do elemento não estar sendo lixiviado e, portanto, diluído, mas sim acumulado por concentração, o que pressupõe provável liberação pela decomposição. Não foram registradas diferenças significativas entre estações do ano para N, P e Mg nas duas matas (teste-t $p \leq 0,05$).

7.3.2 Biomassa, decomposição e quantidade de nutrientes

. A biomassa não diferiu estatisticamente entre as áreas (teste-t; $p \leq 0,05$) em nenhuma das duas estações, apesar da tendência da MB em apresentar valores um pouco menores na seca (5,79 Mg.ha⁻¹) e na chuva (4,27 Mg.ha⁻¹) em relação à MM (5,96 Mg.ha⁻¹/seca e 4,74 Mg.ha⁻¹/chuva) (Tabela 7.2). Dentre os nutrientes, somente Ca diferiu significativamente entre as áreas (teste-t $p \leq 0,05$), tanto na estação seca quanto chuvosa, com a MM apresentando os maiores valores. Contudo, em relação à sazonalidade, tanto a MB, quanto a MM diferiram significativamente entre as duas estações do ano para biomassa e todos os nutrientes na camada, sem nenhuma exceção (teste-t pareado, $p \leq 0,05$). Os maiores valores foram registrados para N (86,47 kg.ha⁻¹, MM/seca) e os menores para P (2,26 kg.ha⁻¹, MB/chuva). A ordem de quantidade de nutrientes na camada foi N>Ca>Mg>K>Mn>P nas duas matas e estações do ano. Somente na MM/chuva o teor de P foi pouco maior do que Mn.

Tabela 7.2 - Quantidade de nutrientes e biomassa na camada de serapilheira nas duas estações do ano na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Teste-t para comparação entre matas dentro de cada estação e teste-t pareado comparando cada mata entre estações ($p \leq 0,05$). Desvio padrão entre parênteses.

Estação	Mata	Biomassa (Mg.ha ⁻¹)	Quantidade (kg.ha ⁻¹)					
			N	P	K	Ca	Mg	Mn
Seca	MB	5,79 (1,03)	85,11 (7,20)	2,83 (0,96)	10,31 (1,21)	41,57 (7,63)	13,89 (2,32)	3,24 (0,94)
	MM	5,96 (1,28)	86,47 (13,36)	2,74 (0,9)	11,44 (1,17)	50,42 (8,67)	16,21 (3,96)	3,28 (1,10)
teste-t		ns	ns	ns	ns	s	ns	ns
Chuvosa	MB	4,27 (0,74)	65,33 (11,34)	2,26 (0,97)	4,18 (1,18)	26,77 (9,21)	9,27 (2,36)	2,99 (1,12)
	MM	4,75 (0,63)	65,22 (10,86)	2,42 (1,01)	2,47 (1,05)	37,81 (11,26)	11,83 (3,29)	2,28 (1,96)
teste-t		ns	ns	ns	ns	s	ns	ns
Teste-t pareado								
MB Seca x Chuva		s	s	s	s	s	s	s
MM Seca x Chuva		s	s	s	s	s	s	s

Considerando a média anual da camada de serapilheira as duas matas também não apresentaram diferenças significativas entre si (teste-t, $p > 0,05$) para a maioria dos nutrientes, carbono orgânico e biomassa (Tabela 7.3). Na mata mista, o valor de Ca foi significativamente maior (44,12 kg.ha⁻¹) que na MB (34,17 kg.ha⁻¹), mas para Mn, o valor maior foi na MB (3,12 kg.ha⁻¹) em relação à MM (2,78 kg.ha⁻¹) (teste-t, $p > 0,05$). A ordem de quantidade média anual de nutrientes na camada serapilheira foi: N>Ca>Mg>K>Mn>P.

Verificou-se uma grande variação nos resultados do quociente a/b (Tabela 7.3), onde K apresentou os maiores valores (MB, 4,94 kg.ha⁻¹; MM, 4,88 kg.ha⁻¹) e Mn os menores (MB, 0,99 kg.ha⁻¹; MM, 1,06 kg.ha⁻¹), além de Ca na MB (0,97 kg.ha⁻¹). A ordem de a/b na MB foi K>N>P>Mn>Ca. As duas matas apresentaram valores anuais muito semelhantes do coeficiente de decomposição k_L , tempo médio de renovação ($1/k_L$), tempo necessário para decompor 50 e 95% da serapilheira total ($T_{0,5}$ e $T_{0,05}$). Esses valores estão apresentados juntamente com os de produção de serapilheira e biomassa anual da camada na Tabela 7.4.

Tabela 7.3. Média anual de carbono orgânico (C_{or}), aporte de nutrientes pela queda de serapilheira e estoque de nutrientes acumulado na camada, com os respectivos valores do quociente a/b na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Teste-t para comparação entre matas ($p \leq 0,05$). Desvio padrão entre parênteses.

Parâmetro	Mata	C_{or} (Mg.ha ⁻¹)		Nutrientes (kg.ha ⁻¹)				
		¹ C	N	P	K	Ca	Mg	Mn
Produção de serapilheira (Mg.ha ⁻¹)	MB	3,48 (0,73)	106,69 (12,74)	3,51 (0,38)	32,20 (5,15)	30,84 (4,31)	13,26 (2,38)	2,91 (0,26)
	MM	3,65 (0,69)	113,44 (17,01)	4,05 (0,73)	29,26 (4,44)	56,76 (7,37)	19,96 (3,36)	2,67 (0,29)
	Teste-t	ns	ns	ns	ns	s	ns	ns
Camada de serapilheira (Mg.ha ⁻¹)	MB	2,51 (0,58)	75,22 (10,11)	2,55 (0,92)	7,24 (1,52)	34,17 (3,61)	11,58 (2,17)	3,12 (0,13)
	MM	2,67 (0,57)	75,85 (13,21)	2,58 (0,88)	6,96 (1,1)	44,12 (7,20)	14,02 (3,06)	2,78 (0,19)
	teste-t	ns	ns	ns	ns	s	ns	s
Quociente a/b	MB	-	1,41	1,37	4,65	0,91	1,15	0,93
	MM	-	1,50	1,56	4,49	1,29	1,43	0,97

¹Estimativa considerando-se C=50% da biomassa seca

Os resultados de liberação de nutrientes foliares na camada de serapilheira, resultantes da decomposição no ano de 2005 (Capítulo 6, presente trabalho), e que foram estimados pela diferença entre a serapilheira foliar produzida e a decomposta (Tabela 7.5), revelaram um padrão bastante semelhante em quase todos os casos. Apenas para Mn foram registrados valores muito distintos entre as áreas, com a MB apresentando 0,86 kg.ha⁻¹, contra apenas 0,04 kg.ha⁻¹ na MM, uma quantidade mínima em comparação com a MB.

Tabela 7.4 - Média da biomassa acumulada na camada de serapilheira e biomassa produzida na queda de serapilheira durante o ano de 2006 (Mg.ha⁻¹) na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM), com respectivos valores da taxa de decomposição total (k_L); tempo médio de renovação ($1/k$); tempo necessário para decompor 50% ($T_{0,5}$) e 95% ($T_{0,05}$) da serapilheira total. Teste-t para verificar diferenças entre as matas ($p \leq 0,05$). Desvio padrão entre parênteses.

Mata	¹ Produção de serapilheira	Camada	K_L	$1/K_L$ (anos)	$T_{0,5}$ (anos)	$T_{0,05}$ (anos)
MB	6,97 (1,46)	5,03 (1,16)	1,38	0,72	0,50	2,17
MM	7,30 (1,39)	5,35 (1,15)	1,37	0,73	0,51	2,20
Teste t MBxMM	ns	ns				

A pequena quantidade de Mn liberada na MM no primeiro ano contrasta também com a quantidade bem superior do elemento presente na camada de serapilheira (estoque) da mesma mata (2,78 kg.ha⁻¹, Tabela 7.3), revelando que esta mata apresenta elevada capacidade de retenção de Mn na serapilheira, pelo menos no primeiro ano de decomposição. O nutriente liberado em maior quantidade durante a decomposição do primeiro ano foi N (MB, 27,2 kg.ha⁻¹; MM, 25,8 kg.ha⁻¹) e em menor quantidade foi Mn (MB, 0,91 kg.ha⁻¹; MM, 0,04 kg.ha⁻¹). A ordem de liberação dos nutrientes nas duas matas foi N>K>Ca>Mg>P>Mn.

Tabela 7.5 - Quantidade total de nutrientes liberada da serapilheira foliar (Q_l) no ano de 2005 na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT.

Mata	Nutrientes (kg.ha ⁻¹)																	
	N			P			K			Ca			Mg			Mn		
	A _p	D _e	Q _l	A _p	D _e	Q _l	A _p	D _e	Q _l	A _p	D _e	Q _l	A _p	D _e	Q _l	A _p	D _e	Q _l
MB	68.2	39.9	27.2	1.49	62.1	0.93	19.7	93.6	18.5	21.1	58.3	12.3	8.83	69.8	6.16	2.2	38.9	0.86
MM	66.2	38.9	25.8	1.92	39.8	0.76	15.6	89.2	13.9	33.7	39.1	13.2	13.8	52.7	7.25	1.57	2.6	0.04

*Os valores do aporte de nutrientes (A_p) (kg.ha⁻¹) e da decomposição (D_e) (% decomposta do total inicial), são do Capítulo 4 e 6 do presente trabalho, respectivamente.

7.3.3. Parâmetros físicos

A espessura da camada de serapilheira na MB variou de 1,30 cm no mês de junho/06 a 2,73 cm no mês de novembro/06 (Figura 7.4). O mesmo padrão foi verificado na MM, que apresentou valor máximo e mínimo nas mesmas datas, sendo 1,34 cm em junho/06 e 2,72 cm em novembro/06. A média de espessura na estação chuvosa foi de 1,97 cm na MB e 1,99 cm na mata mista. Na estação seca foi de 1,88 cm na MB e 1,82 cm na MM. A média anual foi 1,92 cm na MB e 1,90 na MM. A espessura na MB não apresentou diferenças significativas entre a estação seca e a chuvosa (teste-t pareado $p \leq 0,05$), ao contrário da MM, onde a maior espessura média foi na estação chuvosa (teste-t pareado $p < 0,001$), o que já era esperado em função da maior sazonalidade desta mata, com pico de queda de serapilheira no final da estação chuvosa (Capítulo 4, presente estudo) e o conseqüente reflexo na camada de serapilheira nos primeiro meses da estação chuvosa.

A única diferença significativa na espessura verificada entre as áreas, ao longo do ano, foi no mês de fevereiro (teste-t $p \leq 0,05$), com a MM apresentando camada significativamente maior. No teste de correlação de Spearman, as duas áreas apresentaram correlação alta e positiva entre si para a variação anual na camada de serapilheira ($r_s = 0,951$; $p < 0,0001$), demonstrando a grande similaridade no padrão de variação (Figura 7.5).

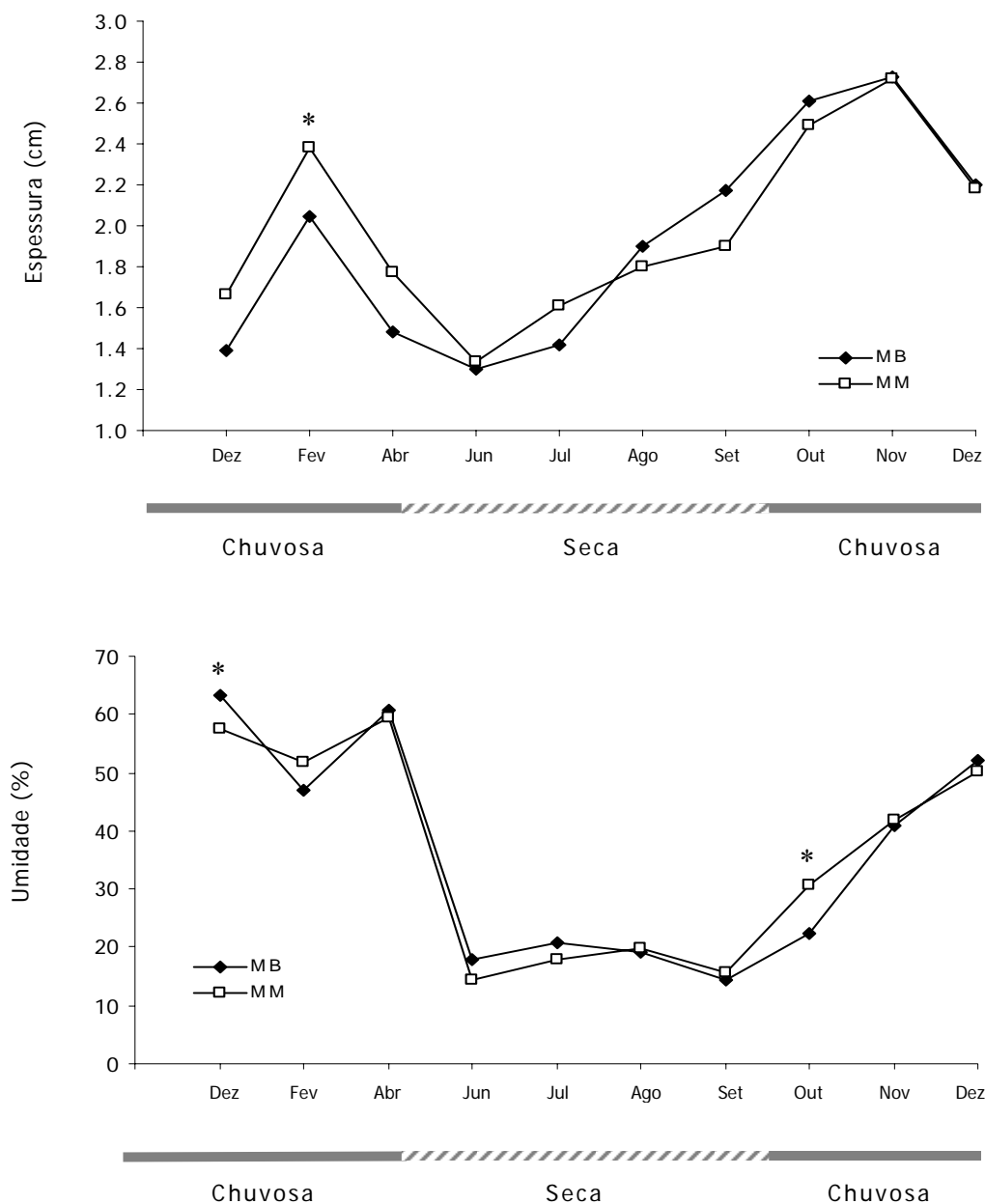


Figura 7.4 - Variação anual na espessura (cm) e umidade (%) da camada de serapilheira e estações do ano na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. O asterisco (*) indica diferença significativa entre as áreas (teste-t $p \leq 0,05$).

A umidade da camada de serapilheira variou drasticamente ao longo do ano (Figura 7.4), com diferenças significativas de sazonalidade nas duas áreas (teste-t pareado $p < 0,0001$). O maior valor na MB foi de 63,44% de umidade no mês de dezembro/05 e o menor foi 14,41% no mês de setembro/06. O maior valor verificado na MM foi no mês de abril (57,74%) e o menor foi no mês de junho (14,5%).

A umidade apresentou poucas diferenças entre as áreas, com a MB revelando um valor significativamente maior no mês de dezembro/05 (teste-t $p \leq 0,05$), com 63,44% contra 57,43% na MM. Já no mês de outubro/06, foi a MM que apresentou o maior valor entre as duas matas, com 30,81% de umidade contra 22,44% na MB. Nas demais datas de coleta, as matas não apresentaram diferenças significativas (teste-t $p \leq 0,05$). Além de muito pouca diferença ao longo do ano, as duas áreas também apresentaram correlação alta e positiva na variação anual da umidade (Figura 7.5), obtida pelo teste de correlação de Spearman ($r_s = 0,953$; $p < 0,0001$).

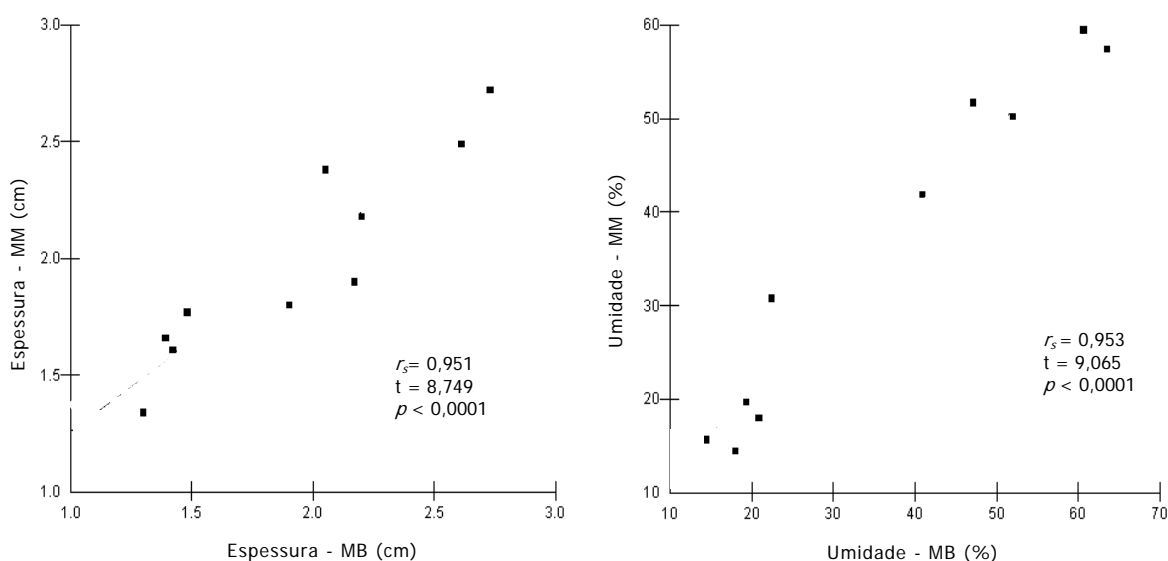


Figura 7.5. Correlação da espessura (cm) e umidade (%) da camada de serapilheira entre as duas matas: MB, floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e MM, floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.

A densidade da camada foi significativamente maior na MM (teste-t $p \leq 0,05$), em quase todos os meses amostrados (Figura 7.6). Somente em abril/06 as duas áreas não apresentaram diferenças significativas (teste-t $p \leq 0,05$). Mesmo assim, a MB e MM foram correlacionadas de forma positiva e significativa em relação à variação na densidade ao longo do ano, pelo teste de correlação de Spearman ($r_s = 0,55$; $p = 0,048$) (Figura 7.7).

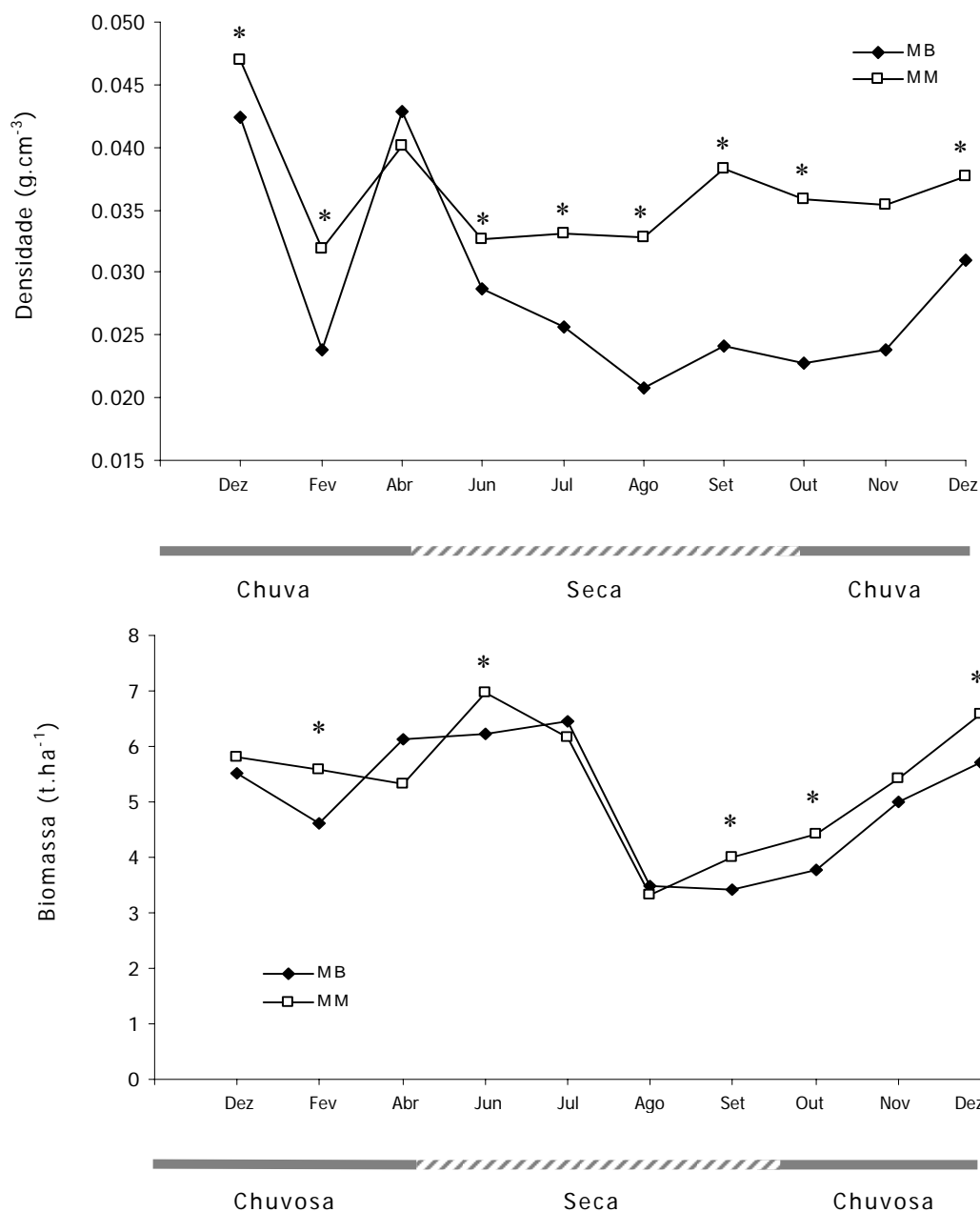


Figura 7.6 - Variação anual na densidade (g.cm⁻³) e biomassa seca (Mg.ha⁻¹) da camada de serapilheira e estações do ano na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. O asterisco (*) indica diferença significativa entre as áreas (teste-t $p \leq 0,05$).

O maior valor de densidade na MM foi 0,047 g.cm⁻³ em dezembro/05 e o menor 0,033 g.cm⁻³ em fevereiro/06. Na mata de *Brosimum*, os valores variaram de 0,021 g.cm⁻³ (agosto/06) a 0,043 g.cm⁻³ (abril/06). A densidade nas duas áreas apresentou sazonalidade, com valores significativamente maiores na estação chuvosa (teste-t $p \leq 0,05$).

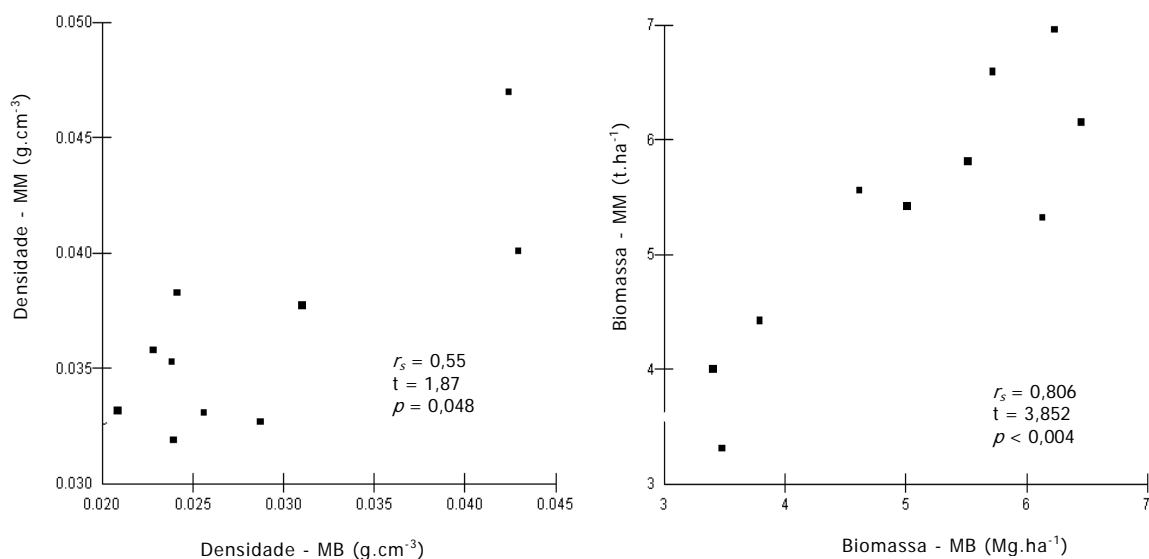


Figura 7.7 - Correlação de Spearman para a densidade (g.cm^{-3}) e biomassa seca (Mg.ha^{-1}) da camada de serapilheira entre as duas matas: MB, floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e MM, floresta mista adjacente em Nova Xavantina-MT.

A biomassa da camada de serapilheira foi significativamente maior na estação seca nas duas áreas (teste-t $p \leq 0,05$). O maior valor foi na MM em junho/06 ($6,6 \text{ Mg.ha}^{-1}$) e o menor, também na MM, em agosto/06 ($3,31 \text{ Mg.ha}^{-1}$). A mata mista apresentou tendência de maior biomassa na camada durante o ano todo, com valores significativamente maiores (teste-t $p \leq 0,05$) em fevereiro/06, junho/06, setembro/06, outubro/06 e dezembro/06 (Figura 7.6). Nas demais datas, as matas não diferiram.

A análise de regressão linear na MB e MM não revelou relação significativa entre biomassa da camada de serapilheira e densidade (MB, $r^2 = 0,587$ e $p = 0,058$; MM, $r^2 = 0,036$ e $p = 0,917$) e entre biomassa da camada e espessura (MB, $r^2 = 0,613$ e $p = 0,059$; MM, $r^2 = 0,238$ e $p = 0,509$), o que indica a participação de outros fatores na variação da biomassa, como decomposição. Neste caso, seria necessário experimentos com sacolas de decomposição colocadas mês a mês, ao longo de um ano, pelo menos, para determinar a variação nas taxas em cada período. A biomassa da camada de serapilheira foi significativamente correlacionada entre MB e MM pela correlação de Spearman ($r_s = 0,806$; $p = 0,004$) (Figura 7.7), indicando a mesma tendência das duas áreas na variação anual, à semelhança de densidade espessura e umidade.

7.4 DISCUSSÃO

7.4.1 Parâmetros químicos da camada

7.4.1.1 Concentração e estoque de nutrientes

A maioria dos trabalhos com ciclagem de nutrientes enfoca o aporte de nutrientes através da serapilheira produzida e não da quantidade presente na camada (e.g. Klinge & Herrera 1978; Meguro et al. 1979; Morelato 1992; Oliveira 1997; Parrón 2004; Vital *et al.* 2004). Por esse motivo, não são muitas as informações disponíveis sobre concentração e estoque de nutrientes na camada de serapilheira em florestas tropicais. Comparando alguns casos de florestas na Amazônia as concentrações de nutrientes na camada de serapilheira das duas matas do presente estudo apresentam média superior (Tabela 7.6). Os altos valores de N encontrados (MB, 15 g.kg⁻¹ e MM, 14,1 g.kg⁻¹) foram próximos aos de alguns plantios florestais adubados (Smith *et al.* 1998; Tápia-Coral *et al.* 2005) e a floresta de terra firme investigada por Luizão (1995).

Os nutrientes P, K, Ca e Mg nas duas matas (à exceção de Ca na MB), também apresentaram valores semelhantes aos algumas florestas plantadas em sistema agrosilvopastoris na Amazônia, como as investigadas por Tápia-Coral *et al.* (2005), que receberam adubação orgânica. Os autores encontraram em quatro plantios de consórcio de pastagens valores de N até 16,6 g.kg⁻¹ e Ca 8,79 g.kg⁻¹. Estas concentrações mais altas, provavelmente em função dos suprimentos de adubação, típicos de plantios florestais, são menos comuns, o que coloca a MB e MM no limite superior para a concentração de macronutrientes na camada de serapilheira. Contudo, como o estoque de nutrientes é uma função da concentração pela biomassa, as duas matas apresentaram valores médios ou inferiores desta variável em relação às outras florestas (Tabela 7.6). Tápia-Coral (2004 *apud* Tápia-Coral *et al.* 2005), por exemplo, encontrou 256 kg.ha⁻¹ de N em uma floresta na Amazônia peruana, valor 3,4 vezes maior que da MB (75,2 kg.ha⁻¹) e MM (75,8 kg.ha⁻¹), apesar das concentrações semelhantes do elemento. Nesse caso, a diferença foi determinada pela maior quantidade de biomassa na camada de serapilheira daquela floresta (15,8 Mg.ha⁻¹), em relação a MB 5,03 (Mg.ha⁻¹) e a MM 5,35 (Mg.ha⁻¹) (médias anuais).

Tabela 7.6 - Parâmetros físicos e químicos da camada de serapilheira de algumas florestas tropicais. B_m =biomassa ($Mg \cdot ha^{-1}$); E_s =espessura (cm); k_L =coeficiente de decomposição; $1/k_L$ =tempo médio de renovação (anos); C_o =concentração ($g \cdot kg^{-1}$) e Q_d =quantidade ($kg \cdot ha^{-1}$) de nutrientes.

Localização	Tipo de floresta	Parâmetros físicos				N		P		K		Ca		Mg		Mn		Referências
		B_m	E_s	k_L	$1/k_L$	C_o	Q_d	C_o	Q_d	C_o	Q_d	C_o	Q_d	C_o	Q_d	C_o	Q_d	
Mato Grosso	Transição	5,03	1,92	1,38	0,72	15,0	75,2	0,5	2,6	1,4	7,3	6,7	34,2	2,3	11,6	0,6	3,2	Este estudo
Mato Grosso	Monodominante	5,35	1,90	1,37	0,73	14,1	75,8	0,48	2,6	1,2	7,0	8,21	44,1	2,6	14,0	0,5	2,7	Este estudo
DF	Mata de Galeria ^a	3,7	-	1,96	0,51	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Parrón (2004)
DF	Mata de Galeria ^b	3,7	-	1,67	0,60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Parrón (2004)
DF	Mata de Galeria ^c	4,5	-	1,53	0,65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Parrón (2004)
Amazônia	Terra firme	7,2	-	1,35	0,74	9,8	71,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Smith <i>et al.</i> (1998)
Amazônia	Plantio florestal ^d	8,0	-	1,26	0,79	10,8	87,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Smith <i>et al.</i> (1998)
Amazônia	Plantio florestal ^e	10,2	-	0,86	1,16	14,6	149	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Smith <i>et al.</i> (1998)
Amazônia	Terra firme	4,6	-	0,20	0,5	10,5	49,2	0,5	2,4	1,7	8,2	7,0	32,0	1,8	8,0	-	-	Scott <i>et al.</i> (1992a)
Amazônia	Terra firme	3,1	-	2,70	0,37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Scott <i>et al.</i> (1992b)
Amazônia	Terra firme	7,7	-	-	-	10,0	77,0	0,3	2,6	5,4	41,5	5,7	43,9	1,5	11,4	-	-	Villela (1995) <i>apud</i> ^f
Amazônia	Terra firme	6,5	-	-	-	15,0	97,5	0,3	1,8	1,1	7,0	1,6	10,5	1,1	7,1	-	-	Luizão (1995) <i>apud</i> ^f
Amazônia	Terra firme	15,8	-	-	-	16,2	256,1	0,8	12,6	4,52	71,4	3,2	50,5	1,1	17,4	-	-	Tápia-Coral (2004) <i>apud</i> ^f
Amazônia	Agrofloresta ^d	4,1	-	-	-	16,6	68,1	0,12	0,5	1,0	4,1	7,6	31,2	1,8	7,4	-	-	Tápia-Coral <i>et al.</i> (2005)
Amazônia	Secundária	6,3	-	-	-	11,0	69,5	0,1	0,6	1,0	6,7	5,9	37,5	1,4	8,0	-	-	Tápia-Coral <i>et al.</i> (2005)
Amazônia	Agrofloresta ^f	4,1	-	-	-	14,3	58,8	0,2	3,0	1,6	6,6	8,3	33,9	1,9	7,9	-	-	Tápia-Coral <i>et al.</i> (2005)
Amazônia	Caatinga-amazônica	-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Klinge & Herrera (1978)
Sudeste	Semidecidual	-	-	0,86	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Meguro <i>et al.</i> (1979)
Sudeste	Semidecidual ^g	5,5	-	1,31	0,76	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Morelato (1992)
Sudeste	Semidecidual ^h	5,5	-	1,61	0,62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Morelato (1992)
Sudeste	Semidecidual	6,2	-	1,72	0,58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Vital <i>et al.</i> (2004)
Sudeste	Semidecidual	7,7	-	1,90	0,53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Oliveira (1997)
Guiana	Monodominante ⁱ	-	6,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Mayor & Henkel (2006)
Guiana	Sempre verde	-	3,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Mayor & Henkel (2006)
Vietnam	Sempre verde	-	4,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Vu & Nguyen (2000)

^aComunidade úmida (inundável); ^bcomunidade intermediária; ^ccomunidade seca; ^dplantio florestal misto; ^eplantio florestal de *Carapa guianensis*; ^fespécies madeireiras e frutíferas; ^gfloresta madura; ^hfloresta altitudinal; ⁱfloresta de *Dyckia corimbosa*. ¹Tápia-Coral *et al.* (2005).

Dentre as 20 florestas tropicais em diversos lugares comparadas na Tabela 7.6, a biomassa da camada variou de $3,1 \text{ ha}^{-1}$ na Amazônia (Scott *et al.* 1992a) ou de $3,7 \text{ Mg.ha}^{-1}$ no DF (Parrón 2004), até 10,2 em plantio florestal na Amazônia (Smith *et al.* 1998) ou $15,8 \text{ Mg.ha}^{-1}$ em floresta de terra firme (Tápia-Coral 2004 *apud* Tápia-Coral *et al.* 2005). Considerando apenas as 11 florestas na Amazônia brasileira, os valores variaram entre 3,1 a $10,2 \text{ Mg.ha}^{-1}$, com a maioria situada acima de $6,5 \text{ Mg.ha}^{-1}$. Já em 10 florestas no Sudeste e Centro Oeste a variação foi entre 3,7 a $7,7 \text{ Mg.ha}^{-1}$, faixa em que melhor se enquadram as matas do presente estudo.

7.4.1.2. Funcionalidade química da camada de serapilheira e dominância de *Brosimum rubescens*

Estamos considerando como funcionalidade química os aspectos nutricionais da camada de serapilheira. Dentre estes, os mais importantes no ciclo biogeoquímico estão ligados à biomassa, como concentração e liberação de nutrientes pela decomposição (Vitousek & Sanford 1986). São esses parâmetros que basicamente determinam as principais funções nutricionais da camada na ciclagem e a manutenção dos nutrientes no sistema, onde a malha de raízes é um componente-chave funcional indispensável, especialmente nas florestas tropicais sobre solos distróficos, como ocorre na maior parte da Amazônia (Herrera *et al.* 1978; Stark & Jordan 1978). Além do mais, a camada promove a regulação do pH, melhora as condições hídricas e regula o estoque de nutrientes e capacidade de troca catiônica, especialmente em solos bastante distróficos, como ocorre em restingas (Hay & Lacerda 1984).

A produção da serapilheira e a conseqüente formação da camada têm relação direta com a biomassa vegetal da comunidade. Brown & Lugo (1982), em um extenso trabalho de revisão de florestas tropicais, encontraram valores de regressão linear significativa entre biomassa total viva e queda de serapilheira (Figura 7.8), o que pode resultar na formação de uma camada também maior. Esse efeito é compatível com o verificado em diversas florestas (Tabela 7.6), onde as formações florestais na Amazônia, de um modo geral, apresentaram maior biomassa da camada do que as do Sudeste e Centro Oeste.

Considerando que o carbono está diretamente relacionado com a biomassa, o estoque deste elemento pode ser indicado pela produção de serapilheira e pela quantidade acumulada na camada (Sampaio *et al.* 1993). Assumindo, de forma

simplificada, que cerca de 50% da biomassa é carbono (Brady & Weil 1996), as duas matas do presente estudo apresentam um estoque razoável desse elemento (MB = 2,5 Mg.ha⁻¹ e MM = 2,6 Mg.ha⁻¹). Contudo, como a biomassa arbórea viva da MB é bem maior que a da MM (Marimon 2005), o estoque imobilizado de carbono e nutrientes na MB também é maior. Nesse caso, se fosse prevalecer o pressuposto de Brown & Lugo (1982), a MB deveria apresentar também maior produção de serapilheira, maior biomassa, maior estoque de carbono orgânico e nutrientes na camada, o que não aconteceu. Ao que tudo indica, este padrão pode ser derivado de um crescimento mais lento da população dominante de *Brosimum* em relação à média da MM (Marimon 2005). Como resultado, estaria sendo prevenido um excesso de nutrientes, carbono e biomassa na camada, que poderia provocar uma sobrecarga no mecanismo natural de proteção contra as perdas de nutrientes (Stark & Jordan 1978; Jordan & Herrera 1981). Infelizmente ainda não dispomos de dados de crescimento em altura e diâmetro anual das árvores na MM para comparar. Contudo, uma forte evidência de menor crescimento da MB é a falta de balanceamento na distribuição dos diâmetros e alturas conforme as faixas etárias da população de *Brosimum rubescens* (Marimon 2005). A maioria dos indivíduos adultos dessa espécie se encontram em classes de diâmetro maiores, que apresentam menor crescimento (Marimon 2005), ao contrário da MM, onde os diâmetros são bem melhor distribuídos, com grande número de árvores jovens. O baixo crescimento é compatível com a afirmação de Vitousek (1982) de que as árvores de crescimento mais lento nas florestas tropicais de solos distróficos tendem a ser dominantes nas comunidades.

De qualquer forma, *Brosimum rubescens* apresenta alguma característica fisiológica que restringe a produção de serapilheira a um nível inferior ao compatível com sua biomassa. Assim, a MB, que muito provavelmente apresenta maior estoque de carbono e nutrientes armazenados na biomassa viva, se ajustou de tal forma ao ciclo biogeoquímico que alguns padrões de ciclagem da camada de serapilheira são muito semelhantes aos da MM, que é uma floresta com estrutura e a composição florística bastante diferentes da MB (Marimon 2005) e bem mais representativas de uma média regional para as florestas de transição pré-amazônicas. Esse ajuste de *Brosimum rubescens* à média da MM em relação aos parâmetros químicos da camada é compatível ao que denominamos no Capítulo 4 de *encaixe mínimo* em relação à produção de biomassa e nutrientes através da queda anual de serapilheira. Semelhante efeito ocorreu em alguns parâmetros físicos, que será discutido no item 7.4.2.2.

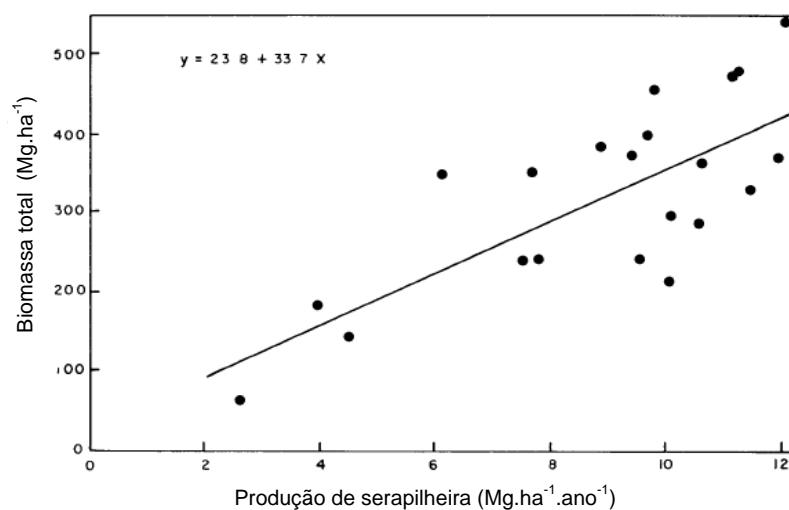


Figura 7.8. Regressão linear simples entre biomassa vegetal total viva e produção de serapilheira em florestas tropicais ($n = 21$, $r^2 = 0,55$; $p = 0,05$) (Brown & Lugo 1982).

Em relação à sazonalidade, a MB e a MM foram significativamente diferentes na concentração de alguns nutrientes, conforme a estação do ano (teste-t $p \leq 0,05$). Potássio e Mn foram maiores na MB durante a estação chuvosa, enquanto Ca foi maior na MM. Contudo, quando se calculou o estoque de nutrientes na biomassa da camada de serapilheira, as diferenças entre as matas deixam de existir nas duas estações do ano e, conseqüentemente, na média anual, demonstrando que a alta dominância de *Brosimum* e a baixa diversidade na MB não influenciou significativamente a dinâmica de nutrientes na camada (teste-t $p \leq 0,05$). A única diferença, já esperada, foi para Ca, efeito que não tem relação com a biodiversidade e sim com os maiores teores do elemento no solo da MM, como já foi discutido nos Capítulos 4, 5 e 6 do presente trabalho.

Entre as estações do ano, dentro de cada mata, os elementos que apresentaram diferenças significativas (teste-t pareado $p \leq 0,05$) nas concentrações foram K (MB e MM), Ca e Mn (MB), revelando pouca variação sazonal nestas matas. A sazonalidade nas concentrações de K na camada já era esperada, uma vez que este cátion é facilmente lixiviável e de pouca retenção residual no perfil do solo, mesmo na fração orgânica, onde existe maior capacidade de troca catiônica (Malavolta 1976). Este foi o único nutriente que apresentou variação sazonal na concentração.

O mais importante, porém, é a sazonalidade no estoque de nutrientes, que depende da biomassa. Neste caso, em função da sazonalidade da produção e também da

decomposição da serapilheira, ocorreu variação significativa na biomassa da camada e conseqüente flutuação sazonal significativa em todos os nutrientes, sem exceção. O estoque de nutrientes foi significativamente menor na estação chuvosa. O consumo de biomassa e a liberação dos nutrientes pela decomposição parecem estar relacionados à esta variação sazonal, uma vez que as taxas de decomposição tendem a aumentar na estação chuvosa.

A quantidade de nutrientes liberada pela decomposição foliar é a mais importante na variação do estoque de nutrientes da camada de serapilheira, uma vez que esta fração responde por quase 70% do total da serapilheira. Na tabela 7.5, apresentamos o resultado do balanço entre o aporte e a liberação dos nutrientes da serapilheira foliar com base nos dados do ano de 2005 de produção e decomposição da serapilheira, conforme os Capítulos 4 e 6 do presente estudo. Com isso, é possível se ter uma estimativa da velocidade de liberação e demanda líquida de N, P, K, Ca, Mg e Mn nas duas matas e comparar o padrão de ambas.

O padrão de alocação e reciclagem dos nutrientes tem diversas implicações em termos ecológicos (Huston 1980), tanto para plantas, quanto para animais em florestas tropicais, especialmente de solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986). Como as duas matas estudadas revelaram um padrão bastante semelhante na liberação de N, P, Ca e Mg (Tabela 7.5), fica evidente que pouco ou quase nenhum feito ecológico importante deve estar sendo provocado pela monodominância de *Brosimum rubescens*, à exceção da disponibilidade de Mn na camada de serapilheira. Neste caso, o elemento apresentou diferenças drásticas no padrão de liberação anual, o que já era esperado. Na MB, foram liberados $0,86 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ do elemento no ano de 2005, contra apenas $0,04 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ na MM, uma fração mínima. É importante ressaltar que estas quantidades se referem ao primeiro ano de decomposição, uma vez que os dados disponíveis são do experimento com sacolas de decomposição (Capítulo 6, presente trabalho), onde foram utilizadas folhas mistas recém caídas. A MM não apresentou concentrações tão altas de Mn nas folhas mistas quanto a MB. Mesmo assim, ainda assim possui concentrações maiores do que o normal para comunidades florestais em geral (Capítulo 4, 5 e 6 do presente trabalho).

Desta forma, uma quantidade razoável deste micro-nutriente ingressa na camada através do aporte anual de serapilheira ($1,6 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$), um ingresso quase tão grande quanto de P, que é um macro-nutriente. Esta relação de grande aporte e pouca saída no primeiro ano de decomposição revela que a camada de serapilheira da MM apresenta alta capacidade de retenção do elemento, pelo menos no primeiro ano, o que evita

pulsos de liberação, salvo se este ocorrer repentinamente durante o segundo ou até mesmo terceiro ano de decomposição. A retenção de Mn pode ser melhor verificada através da quantidade bem inferior do aporte em relação ao estoque médio anual da camada, que é 77% maior que o próprio aporte. Apesar da MB também apresentar razoável capacidade de retenção e estocagem de Mn na camada (40% em relação ao aporte), a liberação no primeiro ano é bem mais rápida que na MM, o que reforça a hipótese de possível liberação do elemento em quantidades que podem ser tóxicas, conforme discutido nos Capítulos 4 e 6 do presente estudo. A influência da alta dominância de *Brosimum rubescens* e baixa diversidade na MB em alguns aspectos da funcionalidade química da camada de serapilheira parece se restringir ao caso de Mn, pois não foi possível verificar evidências consistentes de outros efeitos, pelo menos em relação aos elementos e parâmetros avaliados.

7.4.2 Parâmetros físicos

7.4.2.1 Espessura e estrutura da camada de serapilheira

Além do coeficiente de decomposição k_L e derivados ($1/k_L$; $T_{0,5}$; $T_{0,05}$) e eventualmente da espessura ou umidade da camada de serapilheira, outros parâmetros físicos raramente constam nos trabalhos científicos com serapilheira. Uma das exceções é o modelo de Ogée & Brunet (2002), desenvolvido para prever o equilíbrio hídrico e termodinâmico do piso florestal com base em 90 parâmetros físicos que envolvem direta e indiretamente a camada de serapilheira. Infelizmente, dada a complexidade do modelo e a excessiva quantidade de variáveis exigidas, não foi possível aplicá-lo no presente trabalho, nem ao menos em parte.

A espessura da camada, medida pelo coletor M-H (Figura 7.2 e 7.3), apresentou valores baixos de espessura, mas praticamente idênticos nas duas áreas, tanto na média anual (MB, 1,97 cm e MM, 1,99 cm) quanto nas estações do ano. Valor um pouco menor foi encontrado por Klinge & Herrera (1978) em uma área de Caatinga-amazônica (1,5 cm). Valores mais elevados foram encontrados por Mayor & Henkel (2006) em uma floresta monodominante de *Dyckia corimbosa* na Guiana (6,5 cm) e mista adjacente (3,0 cm). Vu & Nguyen (2000) mediram a espessura da camada e também encontraram valor maior (4,0 cm) em relação às matas do presente estudo. Infelizmente, as outras metodologias de medição da camada normalmente empregadas não fornecem

os resultados em unidade convencional de medida, mas apenas na forma de estimativa com base no número de folhas interceptadas por uma lança. Esta metodologia foi utilizada por Molofsky & Augspurger (1992) em floresta tropical semidecidual na Ilha de Barro Colorado no Panamá. Torti *et al.* (2001) também utilizaram esta metodologia na África, onde foi constatado que a camada de serapilheira de uma floresta monodominante de *Gilbertiodendron dewevreii* era significativamente mais espessa que da mata mista adjacente. Resultado semelhante foi encontrado por Mayor & Henkel (2006), na Guiana, onde uma floresta monodominante de *Dycimbe corimbosa* apresentou camada mais espessa que da mata mista adjacente.

A espessura da camada de serapilheira pode ser um índice suficientemente objetivo, acurado, confiável e com menos dispêndio de tempo e trabalho para identificar o estado nutricional de uma floresta (Vorobeichik 1997). Além das diferenças metodológicas de medição, existe uma grande dificuldade para se definir os limites da camada com a malha de raízes e o solo mineral. Utilizar o conceito clássico de Hoover & Lunt (1952) pode ser uma forma viável para se resolver o problema, ao menos em parte. Os autores definiram quatro estratos onde ocorrem as inter-relações mais importantes com a matéria orgânica do solo, sendo três deles referentes à camada de serapilheira e denominados L (*leaf*), F (*fragment*) e H (*histic*) (Figura 7.1). O primeiro (L) é composto de material inteiro, como folhas recém caídas, ainda sem sinais evidentes de decomposição. O segundo (F) já apresenta material parcialmente fragmentado, mas ainda reconhecível, enquanto o terceiro (H) é composto principalmente por material em processo avançado de decomposição, incluindo húmus já formado. O quarto estrato é o próprio horizonte A₁ do solo, com húmus e material decomposto, ou parcialmente decomposto, incorporado em grande quantidade à fração mineral por ação biológica e físico-química. Esse horizonte, normalmente é pouco espesso (Brady & Weil 1996).

Com base nestas características estruturais, pode-se estabelecer um critério objetivo de limite para medição e coleta de amostras da camada. Princípio semelhante foi adotado por Sampaio *et al.* (1993) em um levantamento sobre o estoque de carbono em uma floresta tropical litorânea na costa de Pernambuco. Os autores revisaram vários trabalhos sobre ciclagem de nutrientes e concluíram que muitas diferenças entre florestas encontradas por pesquisadores ao estudar a biomassa de serapilheira sobre o piso florestal se deve ao conceito de camada e à determinação exata do seu limite, uma variável atribuída mais pela intuição do pesquisador do que por instrumentos de

medição. A solução encontrada por Sampaio *et al.* (1993) para solucionar este problema foi identificar os estratos L, F e H, este último completamente envolvido pela malha de raízes, o que aumentou muito sua biomassa e o diferenciou bastante dos demais. Padrão semelhante foi encontrado no presente estudo (Figura 7.9). Os autores conseguiram ainda delimitar com certa precisão os limites desses estratos e analisar separadamente cada um. Contudo, a metodologia mostrou-se trabalhosa, apesar de bastante esclarecedora sobre como a biomassa estava repartida em cada seção: L=5,6 Mg.ha⁻¹; F=7,6 Mg.ha⁻¹ e H=26 Mg.ha⁻¹, diferenças surpreendentemente acentuadas entre os estratos.

Os protocolos sobre o estudo da estrutura da camada de serapilheira não estão totalmente estabelecidos, além de alguns casos regionais. Nos estudos de Hairiah *et al.* (2006) na Indonésia, por exemplo, a camada foi considerada como todo o material depositado sobre o solo mineral, como folhas mortas, galhos, gravetos, flores, frutos, material semi-decomposto e ainda raízes. Não foi possível saber, contudo, se as raízes a que se referiam os autores faziam parte da malha de raízes ou eram apenas raízes esparsas, que comumente costumam penetrar no estrato F e ocasionalmente estrato L da camada. A interface entre os estratos, especialmente entre H e o horizonte A₁ do solo é de difícil determinação, o que contribui para tornar a espessura um parâmetro quase arbitrário e bastante dependente do discernimento do pesquisador. Além disso, a camada pode variar muito ao longo do ano, conforme a deciduidade e sazonalidade da produção e decomposição, o que exige coletas ao longo do ano em estudos de ciclagem de nutrientes. No caso de Mayor & Henkel (2006), que investigaram uma floresta monodominante de *Dicymbe corimbosa* na Guiana, a tomada de espessura da camada de serapilheira foi feita apenas uma vez no ano (em dois dias de coleta), o que não permite tomá-la como referência anual.

7.4.2.2 Desempenho do coletor M-H

O coletor-medidor de camada de serapilheira utilizado no presente estudo (M-H) pode contribuir para solucionar, ao menos parcialmente, a questão dos limites da camada, uma vez que extrai a camada em um ponto exato em que a força de retenção da malha de raízes é inferior à força de extração da ferramenta. Neste ponto, conforme foi possível verificar nas duas matas do presente estudo, os estratos L e F se separam do H, que é profusamente invadido pela malha de raízes, além de apresentar uma grande

quantidade de solo mineral incorporado, provavelmente pela atividade da micro e mesofauna. Este estrato H, inicialmente descrito por Hoover & Lunt (1952), é, na verdade, a interface serapilheira-solo, cuja coleta é bastante complexa e trabalhosa por ser difícil distinguir a transição exata para o solo mineral, além da grande quantidade de material inerte incorporado ao orgânico, também de difícil identificação e separação. A figura 7.9 mostra como os limites da camada são interpostos, dificultando a sua separação do horizonte A₁ do solo.

Desta forma, o coletor M-H destaca apenas os estratos L e F, deixando o H praticamente intacto. Este procedimento uniformiza as coletas, economiza tempo e facilita os trabalhos, especialmente os que requerem muitas medições anuais, como a maioria dos que envolvem ciclagem de nutrientes. Estes dois estratos, no caso do presente estudo, representam cerca de 95% da camada total de serapilheira nas duas matas, quando se elimina a malha de raízes, agregados de solo mineral e outros fragmentos (e.g. carvão, cascalho) do total da biomassa (Marimon-Junior & Craco, dados não publicados). Portanto, o material coletado pelo coletor M-H representa a maior parte da camada. O restante (H) pode ser considerado como interface serapilheira-solo.

Protocolarmente, o procedimento de coleta com o coletor M-H pode ser uma das alternativas para a padronização da metodologia de coleta e medição da espessura da camada, até mesmo porque facilita a determinação de outros parâmetros, como biomassa, densidade e umidade. Por outro lado, mais testes deverão ser realizados em outras formações florestais antes de recomendarmos o uso do coletor M-H.

O fato de o coletor M-H ter logrado êxito nas suas medições e coletas na MB e MM não é uma garantia de que funcionará em outras florestas com estrutura de camada diferente, como espessura muito acentuada ou malha de raízes demasiadamente profundas. Além do mais, a separação exata da camada orgânica da fração mineral dificilmente poderá ser realizada em campo com algum tipo de ferramenta, ou coleta manual (procedimento usual), uma vez que o horizonte A₁ do solo se interpenetra de tal forma na parte inferior da camada que é praticamente impossível coletar ambos de forma separada diretamente do piso florestal. É por esse motivo que geralmente parte do estrato F e H permanece em campo. Portanto, deveríamos considerar que a parte destacada pelo coletor M-H poderia ser chamada de *camada nominal*, representativa do material orgânico acumulado no piso florestal.

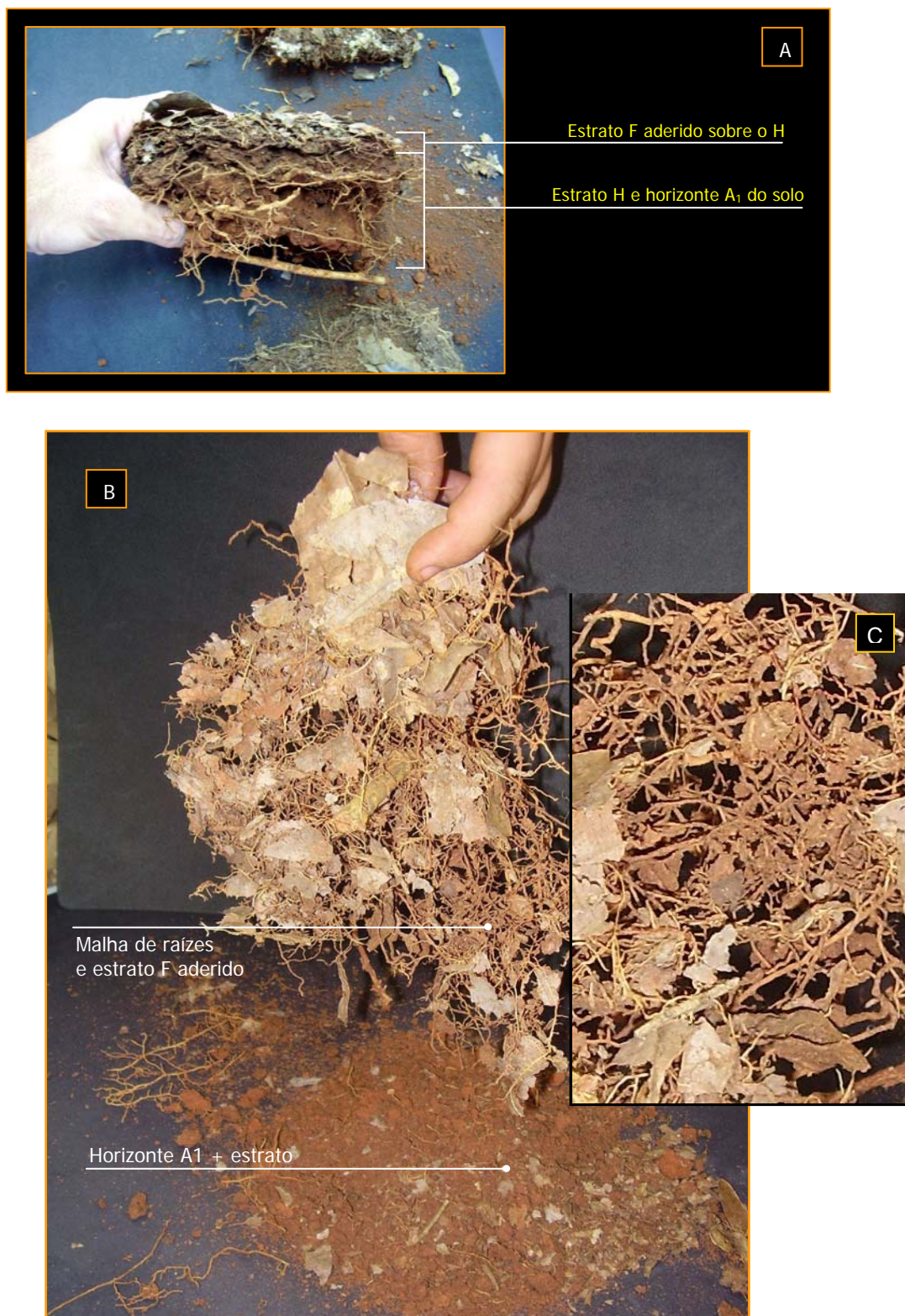


Figura 7.9 - Estrutura da camada de serapilheira coletada na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* em Nova Xavantina-MT. O estrato L (folhas inteiras) foi retirado para expor o estrato F e o H (A), que se apresenta parcialmente incorporado ao horizonte A₁ do solo (B). No detalhe (C), a malha de raízes aderida ao substrato.

7.4.2.3. Funcionalidade física da camada de serapilheira e efeitos da dominância de *Brosimum rubescens*

A estrutura da camada de serapilheira apresenta aspectos funcionais físicos que também exercem influência nos ciclos biogeoquímicos, especialmente em relação à dinâmica da água (Sato *et al.* 2004). Neste caso estamos considerando como funcionalidade física a participação dos principais parâmetros físicos, como perda de massa, espessura, umidade e densidade na dinâmica do ciclo biogeoquímico.

Além da semelhança na espessura média anual da camada entre as duas áreas, não houve sazonalidade, com muito pouca variação registrada entre as estações e com igual tendência mensal nas duas áreas. A grande similaridade entre as matas, que pode ser comprovada pela forte correlação de Spearman ($r_s = 0,95; p < 0,0001$) (Figura 7.5) e pela ausência de diferenças significativas em nove das dez amostragens de espessura, indica que a dominância de *Brosimum rubescens* não afetou esta variável.

Semelhante padrão foi verificado com o teor de umidade na camada de serapilheira, onde as áreas não apresentaram diferenças significativas entre si (teste-t $p \leq 0,05$), além da alta correlação de Spearman verificada ($r_s = 0,95; p < 0,05$). Infelizmente, não existem muitas informações disponíveis na literatura sobre a umidade na camada de serapilheira, à exceção dos estudos visando a determinação dos riscos de incêndio florestal (e.g. Anderson 1990; Wittich 2005).

A camada de serapilheira ajuda a reter a umidade do solo por perdas evaporativas causadas pela exposição solar direta (Park *et al.* 1998, Gonzalez-Sosa *et al.* 1999), o que a torna um componente hidrológico importante no controle da transferência de água e energia entre atmosfera, vegetação e solo (Pitman 1989). A capacidade de armazenamento de água da serapilheira é determinada mais pela massa e tipo do material (principalmente folhas) do que pela espessura da camada (Sato *et al.* 2004). Essas características da camada, que envolvem espessura, massa (alternativamente densidade), são determinantes da capacidade de retenção de água das camadas superficiais do solo (Bernard 1963; Sato *et al.* 2004). Por isso, diversos estudos agrônomicos e florestais vêm sendo realizados sobre porosidade e permeabilidade (Hairia *et al.* 2006), evaporação (Rowe 1955) e armazenamento de água ao longo do perfil solo (Tobon-Marin *et al.* 2000).

Alguns efeitos físicos da camada de serapilheira foram verificados por Hairia *et al.* (2006). Os autores constataram que a cobertura do dossel nos primeiros anos de

sistemas agroflorestais com café em terras desmatadas e queimadas na Indonésia se desenvolvem mais rápido que a formação da camada de serapilheira. Por esse motivo, a estrutura do solo se desagrega, com contínua diminuição dos macroporos, até que o balanço entre queda de serapilheira e decomposição restabeleça a camada e crie um ambiente de maior umidade e biomassa, permitindo o aumento da população de invertebrados, cuja ação é fundamental como força reguladora nas funções ecossistêmicas do solo (Lavelle & Spain 2001, Lavelle *et al.* 2001). A umidade da camada atua ainda como um fator ecológico relacionado à biologia de grandes grupos de fauna de artrópodes de serapilheira (Levings & Windsor 1984), essenciais na decomposição (Hättenschwiler *et al.* 2005). É também determinante na proliferação da fauna de anelídeos, fundamentais na redistribuição de parte do material orgânico superficial para o interior do solo (Swift & Bignell 2000), com a conseqüente formação de agregados organo-minerais que contribuem para melhorar as condições hídricas no perfil (Nill & Nill 1993).

A importância da manutenção das condições físicas que promovem o equilíbrio hídrico das camadas superficiais do solo está ligada à nutrição mineral em florestas tropicais. A maioria das plantas não aproveita as formas indisponíveis de macronutrientes na fração mineral do solo, geralmente muito maiores que as não disponíveis, nem tampouco conseguem aproveitar nutrientes em profundidade (Nepstad *et al.* 2001). Como a maioria das florestas tropicais ocorre sobre solos distróficos (Vitousek & Sanford 1986), a camada de serapilheira torna-se fundamental para a nutrição dessas florestas (Jordan & Herrera 1981; Vitousek & Sanford 1986), processo que se dá através da malha superficial de raízes (Stark & Jordan 1978; Herrera *et al.* 1978; Jordan & Escalante 1980; Jordan & Herrera 1981; Jordan 1985; Cuevas & Medina 1988), a qual é controlada em parte pela umidade (Cavelier *et al.* 1999). Existe uma grande variação na malha de raízes superficiais e no padrão de penetração na camada (Sayer *et al.* 2006), inclusive com raízes colonizando folhas frescas recém caídas (Jordan & Escalante 1980, Herrera *et al.* 1978). Sayer *et al.* (2006) verificaram em uma floresta tropical na Ilha de Barro Colorado no Panamá que a malha de raízes aumenta proporcionalmente à espessura da camada de serapilheira, demonstrando que a resposta da floresta à baixa fertilidade do solo não é o aumento da exploração em profundidade no solo e sim superficialmente.

Apesar dos diversos estudos com camada de serapilheira e malha de raízes, a maioria é direcionada à investigação de aspectos gerais da nutrição mineral e

manutenção dos processos de ciclagem (Stark & Jordan 1978; Herrera *et al.* 1978; Jordan & Escalante 1980; Jordan & Herrera 1981; Jordan 1985; Cuevas & Medina 1988) ou aspectos específicos como respiração microbiana e atividade microbiológica (Peña *et al.* 2005), estoque de nutrientes (Smith *et al.* 1998, Tápia-Coral *et al.* 2005), estrutura física do solo em agroecossistemas (Hairia *et al.* 2006), estoque de carbono (Brown & Lugo 1982; Sampaio *et al.* 1992) ou habitat de fauna (Heatwole 1961). Em termos de biodiversidade e funções do ecossistema, os autores geralmente procuram avaliar os efeitos da biodiversidade na produtividade primária (e.g. Silver *et al.* 1996; Hooper & Vitousek 1997).

No presente estudo, investigamos a consequência da monodominância na MB em alguns aspectos relacionados à funcionalidade física da camada de serapilheira em comparação com a MM. Constatamos uma grande semelhança na espessura, biomassa e umidade da camada entre as duas áreas. Este fato demonstra que a dinâmica hídrica deste componente e a disponibilidade de energia e nutrientes para a atividade da fauna detritiva e suas consequências na estrutura física do solo podem não estar sendo comprometidas pela alta dominância de *Brosimum*. A densidade foi o único parâmetro físico que apresentou diferenças importantes. Os valores desta variável foram significativamente mais elevados (teste-t, $p \leq 0,05$) na MM em sete das dez amostragens, especialmente entre Junho e Dezembro (Figura 7.6). Contudo, tais diferenças não foram suficientes para afetar a dinâmica hídrica, a biomassa e as taxas de decomposição da camada. O coeficiente de decomposição k_L foi praticamente idêntico nas duas áreas e muito semelhante ao verificado por Smith *et al.* (1998) em uma floresta de terra firme (1,35) e um plantio florestal misto (1,26) na Amazônia. Morelatto (1992) também encontrou valores similares aos do presente estudo em duas florestas semidecíduais no Sudeste brasileiro. O coeficiente k_L variou de 0,2 a 2,7 dentre as 15 florestas nativas e plantadas constantes na Tabela 7.6, incluindo Amazônia e Sudeste. O tempo de residência da camada de serapilheira ($1/k_L$) nessas 15 florestas variou de 0,37 anos em floresta nativa na Amazônia (Scott *et al.* 1992a) e 0,51 anos em mata de galeria no DF (Parrón 2004) até 0,79 anos em plantio florestal e 0,74 anos em floresta nativa também na Amazônia (Smith *et al.* 1998), ou ainda 0,76 anos em floresta semidecidual no Sudeste (Morelatto 1992). Os valores do presente estudo, portanto, se encontram dentro de uma faixa média para estas variáveis de perda de massa.

As folhas mistas de *Brosimum rubescens*, aparentemente, são compostas de material mais denso que as folhas das outras espécies, em geral. Contudo, as folhas

desta espécie, quando senescentes, costumam enrolar-se parcialmente, apresentando acentuada curvatura, o que confere uma quantidade maior de interstícios na camada, diminuindo a densidade à um nível mais baixo que na MM. Mais uma vez, uma característica da espécie monodominante se mostrou compensatória. As características de forma das folhas são determinantes na estruturação do habitat da fauna de serapilheira, podendo afetar significativamente os decompositores (Heatwole 1961). Além disso, o formato e a quantidade de biomassa das folhas por metro quadrado são fatores importantes que podem afetar significativamente a dinâmica hídrica da camada de serapilheira por influência na capacidade de interceptação das chuvas (Sato *et al.* 2004). Desta maneira, *Brosimum rubescens* pode estar compensando, através do formato típico de suas folhas, possíveis diferenças estruturais que poderiam afetar a umidade da camada ao longo do ano.

Outra informação a respeito das relações hídricas é que o maior valor de umidade da camada de serapilheira foi verificado na MB (63,44%) em Dezembro de 2005 e na MM (57,7%) em Abril de 2006. Considerando que a biomassa seca média da camada nestes meses (MB = 5,5 Mg.ha⁻¹ e MM = 5,3 Mg.ha⁻¹), o estoque total de água neste compartimento do ecossistema foi 9,5 Mg.ha⁻¹ na MB e 9,23 Mg.ha⁻¹ na MM, uma vez que a biomassa seca é o remanescente de um corpo natural onde a maior parte é água durante o período chuvoso. Mesmo na época seca, o menor valor de umidade da camada foi em torno de 15% na MM e MB em Junho e Setembro de 2006, respectivamente. Estes valores indicam que mesmo no início e final da estação seca a quantidade de água estocada na camada é razoável. Considerando cerca de 6,5 Mg.ha⁻¹ de biomassa seca na MB e cerca de 7,0 Mg.ha⁻¹ na MM em Junho de 2006, a quantidade total de água estocada na camada foi de 1,23 Mg.ha⁻¹ na MM e 1,14 Mg.ha⁻¹ na MB, o que corresponde à uma lâmina d'água de 1,23 e 1,14 mm.ha⁻¹, respectivamente. Esta umidade se manteve constante e em igual proporção nas duas áreas até o começo da estação chuvosa em outubro.

Desta forma, não encontramos evidências de que a dominância de *Brosimum rubescens* esteja interferindo significativamente na dinâmica hídrica da camada de serapilheira. Por outro lado, é preciso considerar que a capacidade de armazenamento e disponibilização de água no solo, um fator relacionado à textura ao longo do perfil, também afeta a umidade da camada. No Capítulo 8, verificamos os parâmetros hídricos do solo nas duas matas para saber se ambas diferem nesta influência edáfica, com alguma possível compensação hídrica na camada de serapilheira da MB.

7.5 CONCLUSÃO

Apesar de responder por mais de 80% da biomassa arbórea na MB, a espécie monodominante *Brosimum rubescens* parece não interferir na estrutura e funcionalidade físico-química da camada de serapilheira em relação à MM adjacente, de maior diversidade de espécies e menor dominância arbórea. Verificamos evidências de que algumas diferenças estruturais de *Brosimum rubescens* são compensadas por outras características intrínsecas à espécie, de tal modo que não afeta a camada de serapilheira. Este efeito ficou evidente em dois importantes aspectos funcionais da camada: (1) a umidade, que depende de características físicas como espessura, formato e densidade das folhas; (2) concentração, estoque e liberação de nutrientes, que dependem das taxas de aporte e decomposição da serapilheira.

CAPÍTULO 8. VARIAÇÃO HÍDRICA ANUAL NO SOLO DE UMA FLORESTA MONODOMINANTE DE *BROSIMUM RUBESCENS* E UMA FLORESTA MISTA ADJACENTE EM NOVA XAVANTINA-MT.

8.1 INTRODUÇÃO

A influência da água do solo nas comunidades vegetais não se limita a casos extremos, onde o déficit ou excesso hídrico são determinantes dos padrões da composição florística e distribuição de espécies, mas também às variações mais sutis na hidrologia ao longo do ano (e.g. Marimon-Júnior & Haridasan 2005). Furley (1992) argumentou que as evidências de interferências pedológicas na vegetação são contraditórias. Por um extremo, existe o ponto de vista da participação de fatores do solo, especialmente fertilidade, no condicionamento da estrutura e composição florística da comunidade. No outro extremo há o argumento de que mudanças na vegetação ocorrem mais rapidamente do que mudanças no solo, por isso os dois processos não estão correlacionados.

Marimon *et al.* (2006) verificaram que uma comunidade florestal de cerrado distrófico, investigada inicialmente pela expedição Xavantina-Cachimbo (1976-69) (Ratter *et al.* 1973), avançou cerca de sete quilômetros sobre área de cerrado *sensu stricto* no Leste Mato-grossense em apenas 35 anos. Certamente, nesse curto período o solo não deve ter sofrido qualquer alteração geológica importante, o que comprova não ser a fertilidade o condicionante da vegetação neste caso, mas outras condições ecológicas, talvez relacionadas com o aumento contínuo da precipitação pluviométrica desde o final do Pleistoceno (Ab'Saber 1977; Brown & Ab'Saber 1979) e consequentemente uma maior disponibilidade de água no solo ao longo do ano. Ratter *et al.* (1973) e Furley (1992), já haviam postulado que o avanço da floresta sobre o cerrado ainda continuaria em curso. Durigan & Ratter (2006) verificaram avanço do cerrado sobre cerrado *s.s.* na região sudeste ao longo de 38 anos e Ratter (1992) verificou o mesmo no Distrito Federal, em área protegida do fogo por 14 anos. Na transição Amazônia-Cerrado, o trabalho de Marimon *et al.* (2006) foi o primeiro a comprovar existência em campo e medir a intensidade desse processo de expansão da floresta.

Muitas vezes, o determinante da distribuição das espécies é o status de água no solo (Furley 1992), como ocorre em algumas matas ciliares (Rodrigues 1992; Ivanauskas *et al.* 1997; Rodrigues & Shepherd 2000) ou matas de galeria no Bioma

Cerrado (Walter 1995; Silva-Júnior 1997; van den Berg & Oliveira Filho 1999). No Leste Mato-grossense, região de transição Amazônia-Cerrado, Marimon *et al.* (2003) comprovaram que a disponibilidade de água no solo estava relacionada com a composição florística de uma mata de galeria, processo que determinou duas comunidades distintas da mesma mata, conforme a variação anual do lençol freático, processo semelhante ao verificado por Silva-Júnior (1995) em uma mata de galeria no DF. Sampaio *et al.* (2000), também verificaram que diferenças florísticas de uma mata de galeria no DF estavam relacionadas com a situação hídrica do solo, determinada pelas condições de drenagem. Os cursos de drenagem também funcionam como “corredores de flora”, como constatou Pinto & Oliveira-Filho (1999) em uma mata de Vale em Chapada dos Guimarães-MT. Neste último caso, a umidade do solo funciona como uma “esteira” determinante de espécies, unindo a flora da Amazônia com a da Mata Atlântica.

Além da influência da variação florística dentro de uma mesma fitofisionomia, a hidrologia do solo também controla a distribuição das próprias fitofisionomias, em muitos casos. Furley & Ratter (1990), por exemplo, em estudos na Ilha de Maracá na Amazônia, encontraram evidências de que a hidrologia do solo, ao invés da fertilidade, eram os determinantes da distribuição dos tipos vegetacionais. Da mesma forma, Marimon-Júnior & Haridasan (2005) concluíram que a textura mais argilosa do solo sob cerradão no Leste Mato-grossense, com sua provável maior capacidade de retenção de água, poderia estar determinando a distribuição desta fitofisionomia na transição cerrado-floresta, no lugar da fertilidade do solo. Segundo Durigan & Ratter (2006), as variações no gradiente de vegetação cerrado-floresta na Região Sudeste associadas à capacidade de retenção de água no solo. Em outros casos, o regime hídrico, com afloramento do lençol freático, é o principal determinante de presença de florestas monodominantes, como *Vochysia divergens* no Pantanal de Mato Grosso (Nascimento & Cunha 1989) ou *Mora excelsa* na Guiana (Davis & Richards 1934).

As condições hídricas associadas às florestas monodominantes são variáveis. A floresta de *Peltogyne gracilipes* na Ilha de Maracá (Nascimento *et al.* 1997) não está relacionada ao encharcamento do solo ou outras condições hídricas extremas, fato também verificado com *Brosimum rubescens* no Leste Mato-grossense (Marimon *et al.* 2001). Existem algumas evidências de que as condições hídricas do solo determinam a composição florística não só em situações extremas, onde há grandes flutuações do lençol freático, ou condições de encharcamento, mas também em relação à capacidade

de retenção de água no perfil ao longo do ano, fator mais relacionado à granulometria do solo. Solos que retêm melhor a água no perfil são capazes de suprir mais adequadamente as necessidades hídricas nos processos de síntese de biomassa, bem como possuem maior fertilidade ativa, uma vez que a disponibilidade de água regula a dinâmica dos nutrientes e sua absorção pelas plantas (Marimon & Haridasan 2005).

Para verificar se condições hídricas não extremas do solo estão relacionadas com a ocorrência de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) no Leste Mato-grossense, determinamos em laboratório alguns parâmetros físicos ligados à hidrologia e medimos a variação em campo da umidade do solo ao longo de um ano nesta floresta e em uma floresta mista adjacente. O objetivo do presente trabalho foi testar a hipótese de que possíveis restrições hídricas no solo da MB podem indicar vantagem competitiva da espécie monodominante naquela condição.

8.2 MATERIAL E MÉTODOS

8.2.1 Área de estudo

A área de estudo está localizada na área de reserva legal da fazenda Vera Cruz, de propriedade de Jairo Machado Rezende, denominada retiro Pau-Brasil, município de Nova Xavantina-MT. A floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (ou Mata de *Brosimum*, MB) e a floresta mista (Mata Mista, MM) adjacente pertencem à um remanescente de aproximadamente 7.500 hectares de floresta nativa. A MB está localizada a 14°50'47'' S e 52°08'37'' W e a MM a 14°49'32'' S e 52°06'20'' W. Os solos são álicos, concrecionários e distróficos, com baixa soma de bases e capacidade de troca catiônica. Descrição mais detalhada dos solos nas duas matas, bem como as demais caracterizações importantes do meio biótico e abiótico, estão no Capítulo 3 do presente trabalho.

Os estudos foram conduzidos em 60 parcelas permanentes de 10m x 10m na MB demarcadas em 1996 (Marimon *et al.* 2001a) e 60 parcelas permanentes de 10m x 10m na MM adjacente, demarcadas em 2003 (Marimon 2005), onde a ocorrência de *B. rubescens* é muito baixa. Na MB, a espécie monodominante apresenta o índice de valor de importância (IVI) muito superior à soma das outras nove espécies mais importantes, além de apresentar a maior média de alturas e de diâmetros e de representar cerca de 80% da biomassa arbórea total (Marimon 2005). Na MM, as 10 espécies de maior IVI

representam 58% onde *Cheiloclinium cognatum*, a mais importante em IVI, não chega a 8% do total da área basal.

8.2.2 Medição da umidade do solo em campo

Para determinação da umidade no solo foi utilizado o método indireto da resistividade elétrica, que se baseia na variação da resistência à corrente elétrica conforme o teor de umidade (Hillel 1971; Tan 1996). Para induzir a passagem da corrente elétrica pelo solo, foram utilizados eletrodos bi-polares no interior de blocos maciços de gesso (CaSO_4), um mineral que possui a propriedade de entrar em equilíbrio hídrico com o solo, o que pode acontecer em poucas horas após a sua instalação (Hillel 1971). A corrente elétrica, gerada por um resistivímetro dotado de bateria interna, percorre um cabo conectado ao sensor bi-polar, previamente instalado no interior do solo, atravessando de um pólo ao outro do sensor através do gesso e retornando ao aparelho. Quanto maior a umidade, menor a resistência oferecida pelo gesso e maior a intensidade da corrente elétrica que retorna ao resistivímetro. Uma unidade de leitura da resistência elétrica, em Ohms, ligada à uma escala digital no aparelho, registra a corrente em valores absolutos, que são convertidos em teor percentual de umidade no solo através de uma curva de calibração pré-determinada. O aparelho e os sensores são da marca Eijkelkamp-Agrisearch Equipament, modelo *Soil Moisture Meter* 14.22.

Em cada área, foram instaladas aleatoriamente 10 estações de medição, com os sensores colocados em três profundidades, em cada estação: 0-5; 35-40 e 75-80 cm. As estações foram montadas em estacas de madeira de lei com uma tomada tripla de energia tipo “externa” protegida com cobertura em polietileno. A fiação de conexão dos sensores no solo ao aparelho foi protegida por um tubo de PVC fixado na estaca. Um *plug* de tomada elétrica de dois pinos foi adaptado ao resistivímetro para a conexão com a tomada tripla no momento da leitura, onde cada ponto de conexão da tomada representava uma profundidade. A partir de leituras quinzenais, foram obtidas as médias para treze meses. A primeira média de leitura foi para o mês de Dezembro de 2005 e a última para Dezembro de 2006.

Não foram instalados sensores em maiores profundidades devido à presença de uma camada contínua de concreção laterítica, o que impediu a perfuração além dos 80cm. Pelo mesmo motivo, não foi possível instalar medidores de variação no lençol freático em nenhuma posição nas duas áreas de estudo, como pretendido inicialmente.

8.2.3 Calibração do aparelho de medição de umidade do solo.

Foram realizados dois ajustes de calibração do aparelho. O primeiro foi de precisão da escala, que varia de 0-100. Neste caso, o bloco de gesso foi imerso em água por duas horas até ficar completamente saturado e depois feito o ajuste de 100% na escala de umidade do próprio aparelho (Tan 1996). O outro ajuste foi através das curvas de calibração do aparelho para umidade em cada uma das três profundidades do solo, estação do ano e tipo de floresta. Neste caso, foram produzidas retas de regressão linear simples através da comparação da umidade determinada por método direto com a umidade medida pelo aparelho (indireto). O método direto de determinação de umidade para a curva de calibração foi com base em amostras obtidas em campo. Com auxílio de um trado holandês, as amostras foram retiradas nas três profundidades, nas duas estações do ano e em cada estação de medição de cada mata. No mesmo momento, mesmas profundidades e na mesma estação de coleta, também foram feitas as leituras de umidade pelo aparelho, a fim de serem produzidas as retas de regressão.

Após a coleta pelo método direto, as amostras foram acondicionadas em potes de alumínio e lacradas com fita adesiva para evitar a perda de umidade. No laboratório da Unemat, as fitas foram retiradas e os potes pesados em balança de precisão para a determinação do peso úmido. Em seguida, as tampas foram removidas e os potes secados em estufa a 95-105°C até peso constante. A umidade foi obtida pela fórmula: $\theta = (\text{peso do solo úmido/peso do solo seco}) - 1$, valor que representa grama de água por grama de solo, ou umidade à base de massa ($g_{H_2O} \cdot g_{solo}^{-1}$) (Hillel 1971). Desta forma, a transformação das leituras do aparelho pelas curvas de calibração também resultaram em valores de umidade à base de massa, que é a forma mais utilizada em engenharia agrícola para cálculos de necessidade de água para plantas cultivadas, operação que exige grande precisão de leitura (e.g. Resende & Albuquerque 2002). As equações das retas de regressão linear de calibração foram utilizadas para obtenção do valor em porcentagem do conteúdo gravimétrico de água ($g_{H_2O} \cdot g_{solo}^{-1}$) em cada leitura. No total, foram produzidas 12 equações de conversão de leitura do aparelho, sendo uma para cada área, estação do ano e profundidade do solo.

8.2.4 Ensaio físicos em laboratório

Para determinação dos principais parâmetros físicos ligados à hidráulica do solo, foram coletadas três amostras de cada profundidade (0-5; 35-40 e 75-80 cm) em cinco perfis representativos do solo abertos em cada área. Devido à forte presença de concreções no solo, não foi possível utilizar o trado para coleta de amostras indeformadas (amostrador tipo DER-Soloteste). O material foi então retirado dos perfis com auxílio de uma ferramenta desenvolvida especialmente para este fim, com base no funcionamento do amostrador DER e no processo utilizado por Ivanauskas (2002) em mata de transição no Leste Mato-grossense, que permite melhor mobilidade na coleta. O método consiste em inserir no solo um anel volumétrico de aço de 5 cm de diâmetro por 5 cm de altura através de um segundo anel soldado a um cabo metálico, de forma que a amostra pode ser sacada do perfil e removida sem deformações. Para separação dos anéis, foi inserida uma espátula na intersecção de ambos e tomado o devido cuidado para não atingir a amostra e alterar sua densidade.

Uma das maiores dificuldades na coleta das amostras indeformadas foi a natureza muito concrecionária do solo. Devido à grande quantidade e tamanho das concreções, diversas amostras ficavam deformadas, apesar do uso de ferramenta adequada, dos repetidos esforços de coleta e dos cuidados tomados. No final, foi possível selecionar apenas duas amostras de cada profundidade em cada perfil de cada área, perfazendo um total de 60 amostras, sendo 30 por área. Foram também coletadas amostras pelo método convencional (retiradas com trado holandês) para determinação dos teores de cascalho e agregados.

As amostras indeformadas foram mantidas dentro de cada anel volumétrico, acondicionadas em recipientes de alumínio, tampadas, lacradas e em seguida enviadas para o laboratório de física do solo da Embrapa-Cerrados (Planaltina-DF), onde foi determinado o ponto de murcha permanente (PMP), a densidade aparente (DA), a capacidade de campo (CC), a porosidade total (PT), a microporosidade (MiP) e a macroporosidade (MP). Foi calculada também a relação entre micro e macroporosidade, dividindo-se o valor do primeiro pelo do segundo (MiP/MP).

Com as amostras retirados pelo método convencional, foi determinado o percentual de cascalho >2 mm (Cas) e o percentual de agregados maiores que 0,84 e menores do que 2 mm (Agr) no laboratório da Unemat-NX. O teor de cascalho e agregados foi obtido através da passagem forçada das amostras do solo por peneiras de precisão calibradas nas aberturas de malha de 2 mm e 0,84 mm. A determinação da DA foi através do método do anel volumétrico (volume conhecido do solo), onde o valor de DA é obtido pela razão da massa de solo seco pelo total de volume de solo, incluindo partículas e poros (g.cm^{-3}) (Hillel 1971). Para determinação da porosidade total, as amostras foram colocadas em recipiente cerâmico de fundo com porosidade conhecida, saturadas com água e submetidas à sucção de 6 kPa em mesa de tensão (Oliveira 1968). O método utilizado para a determinação do ponto de murcha permanente e a capacidade de campo foi o da centrifuga, que consiste em saturar a amostra com água e submetê-la a 6 ciclos de rotação de 30 minutos cada, simulando diferentes níveis de pressão atmosférica (ATM). As rotações por minuto (RPM) de cada ciclo, com a pressão correspondente, estão na Tabela 8.1. O primeiro ciclo (0,06 ATM) corresponde à capacidade de campo e o último (15 ATM) corresponde ao ponto de murcha permanente.

Tabela 8.1 - Ciclos para a determinação do ponto de murcha permanente e capacidade de campo pelo método da centrifuga em amostras indeformadas do solo em três profundidades na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* e floresta mista adjacente em Nova xavantina-MT.

Ciclos	1	2	3	4	5	6
RPM	475	700	1.200	1700	2.200	15.000
ATM	0,06	0,1	0,33	0,6	1	15

8.2.5 Análises estatísticas

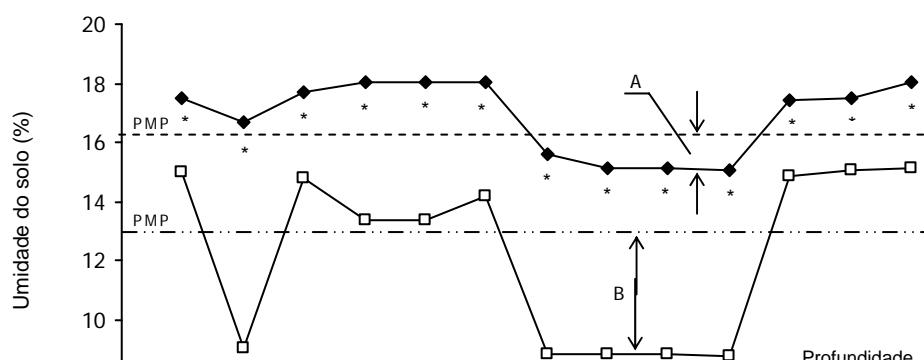
Foram obtidos valores de 13 leituras ao longo do ano, sendo cada uma a média de duas leituras quinzenais. A normalidade da distribuição dos valores foi verificada através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rolf 1981). A umidade em cada profundidade e a cada mês, bem como as variáveis físicas do solo determinadas em laboratório, foram comparadas entre as duas matas pelo teste-t (Zar 1999). Para verificar a correlação de umidade ao longo do ano entre as duas áreas foi feito um teste de correlação de Spearman para cada profundidade (Zar 1999).

Como as distribuições não foram normais em nenhum dos casos, os dados foram log-transformados para a realização do teste-t (Zar 1999). Os testes de correlação de Spearman foram feitos através do programa Biostat 3.0 (Ayres *et al.* 2003) e os demais através do programa Systat 7.0 (SPSS Inc. 1997).

8.3 RESULTADOS

8.3.1 Variação anual no conteúdo de água no solo (medições de campo)

Na profundidade de 0-5 cm, o solo sob a MB apresentou umidade significativamente maior que na MM em todas as treze leituras ao longo do ano (teste-t, $p \leq 0,05$) (Figura 8.1). O maior valor na MB foi de 18,07% em maio, provavelmente decorrente de chuva tardia. O menor valor foi em setembro (15,06%), demonstrando pequena variação de umidade entre máxima e mínima. A variação na MM também foi pequena nesta profundidade, porém maior do que na MB. O maior valor neste caso foi 15,07% (Dezembro/05) e o menor 8,8% (setembro). Ainda nesta profundidade, a umidade do solo sob ambas as matas ficou acima do ponto de murcha permanente (PMP) durante a estação chuvosa e abaixo durante a seca, à exceção de um pico no mês de janeiro na MM, provavelmente em decorrência do veranico verificado neste mês. A umidade do solo ficou abaixo da capacidade de campo (CC) nas duas matas e nas três profundidades em todas as leituras. Por esse motivo, a linha de CC não aparece nos gráficos da Figura 8.1.

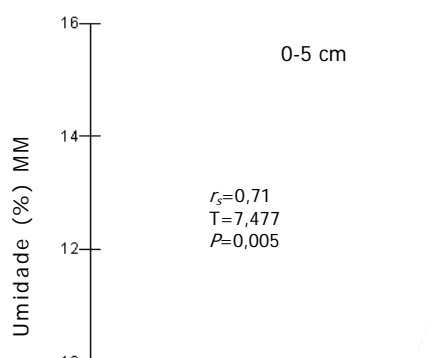


Na profundidade de 35-40 cm, o solo sob a MB apresentou um comportamento hídrico surpreendente. Além de ter sido registrada uma variação anual mínima no teor de umidade (12,25 a 13,04 %), esta se manteve abaixo do PMP em todas as leituras, fato

que pode estar ligado à natureza concrecionária do solo. Ao contrário da MB, a umidade na MM nesta profundidade, bem como aos 75-80 cm, ficou acima do PMP durante toda a estação chuvosa e abaixo deste em apenas quatro meses (Junho a Setembro). A variação na umidade na MM foi maior que na MB, apresentando um máximo de 17,72% em Dezembro/06 e um mínimo de 11,01% em Julho na profundidade de 35-40 cm. Ao contrário do verificado na camada 0-5 cm, a MM apresentou umidade significativamente maior na profundidade de 35-40 cm em quase todas as leituras (teste-t, $p \leq 0,05$). Somente em janeiro e setembro as matas não diferiram entre si (teste-t $p \leq 0,05$), provavelmente em função do veranico de janeiro e o final da estiagem em setembro, quando a umidade diminuiu sensivelmente.

Na profundidade de 75-80 cm, a umidade do solo na MB manteve a tendência verificada na profundidade anterior e ficou ainda mais abaixo do PMP em todas as medições. Na MM, ao contrário, o solo apresentou umidade abaixo do PMP em apenas quatro das 13 leituras (Junho a Setembro), período correspondente ao auge/final da estação seca. A variação da umidade no solo se manteve baixa na MB, mas pouco acima da verificada na profundidade 35-40 cm. O maior valor na MB foi 14,3% no mês de Dezembro/06 e o menor foi 10,94% em Setembro. A variação na MM foi um pouco maior, com umidade mínima de 12,03% em Setembro e máxima de 16,63% em Dezembro/06. Da mesma forma que na profundidade de 35-40 cm, as duas matas apresentaram diferenças significativas (teste-t, $p \leq 0,05$) em quase todas as medições, à exceção do mês de Setembro, provavelmente por ser o final da estação seca, quando o solo sob as duas matas apresenta o mínimo de umidade. O solo sob a MM na profundidade 75-80 cm manteve a tendência de maior umidade que na MB verificada na profundidade anterior.

Apesar de apresentarem diferenças significativas nos teores de umidade do solo em todas as profundidades, o padrão de variação da umidade ao longo do ano foi muito similar entre as duas matas, independentemente da profundidade. Esta tendência foi confirmada pela correlação de Spearman, altamente significativo ($r_s > 0,7$; $p \leq 0,005$; positivo) nas três profundidades (Figura 8.2). Até mesmo os picos de baixa umidade do solo em Janeiro, nas profundidades de 0-5 cm e 35-40 cm, e em fevereiro, na profundidade de 75-80 cm, foram similares entre as áreas



8.3.2. Ensaio hidráulico em laboratório

A curva de retenção de água determinada no laboratório também foi muito similar entre as duas áreas, com ambas apresentando variação em torno de 46% no conteúdo de água, já no primeiro ensaio da centrífuga (475 RPM = 0,06 ATM). A variação na perda de água foi praticamente idêntica ao longo das demais tensões ensaiadas nas amostras das duas áreas e nas três profundidades (Figura 8.3). Apesar da semelhança na intensidade e no formato da inclinação das curvas, a MB apresentou variação na faixa de saturação/drenagem das amostras entre $\pm 50\%$ e $\pm 19\%$, um limite mais alto em relação à variação verificada na MM ($\pm 38\%$ a $\pm 18\%$), considerando todas as profundidades do primeiro ao último ensaio.

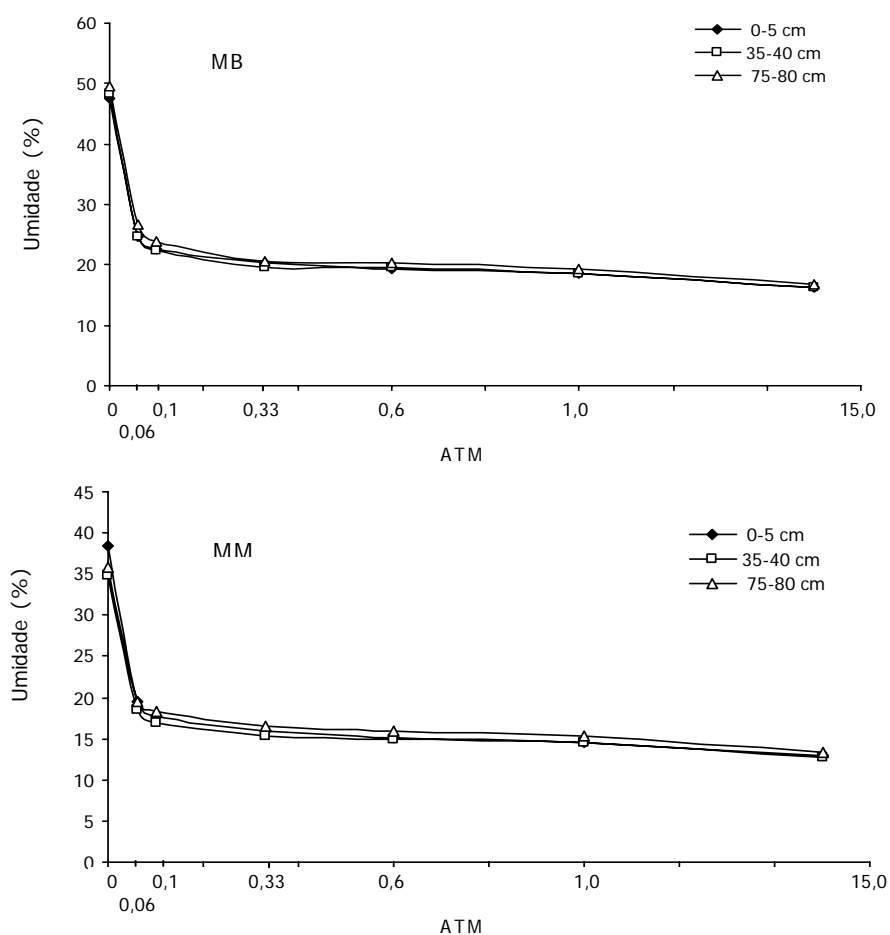


Figura 8.3 - Curva de retenção de água em três profundidade do solo da floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e da floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. Os valores de ATM foram simulados com diferentes velocidades de rotação da centrífuga a cada 30 minutos. A escala de ATM foi logaritimizada para melhor visualização no gráfico.

ATM), que corresponde à capacidade de campo (CC), e o último (15.000 RPM, 15

ATM), que corresponde ao ponto de murcha permanente (PMP), foi muito pequena, demonstrando a baixa capacidade de retenção de água (CRA) do solo nas duas áreas. Da mesma forma, a queda no conteúdo de água entre o ponto de saturação e a CC foi grande nas duas áreas ($\pm 45\%$), o que também demonstra baixa capacidade de retenção de água.

Os valores dos parâmetros hidráulicos determinados em laboratório estão na Tabela 8.2. A densidade aparente (DA) foi significativamente maior na MM (teste-t, $p \leq 0,05$) nas três profundidades. Já os valores da CC, PMP, microporosidade (MiP), macroporosidade (MP) e porosidade total (PT) foram significativamente maiores na MB em todas as profundidades (teste-t $p \leq 0,05$). O teor de cascalho nas profundidades de 35-40 cm e 75-80 cm também foram maiores na MB. Apesar das diferenças significativas de porosidade entre as áreas, nenhum dos valores da relação entre microporos e macroporos (MiP/MP) diferiu significativamente entre as áreas em nenhuma profundidade (teste-t $p \leq 0,05$). A porcentagem de agregados maiores que 0,84 mm e menores que 2 mm foi bastante acentuada, mas não apresentou diferenças significativas entre as áreas em nenhuma profundidade (teste-t $p \leq 0,05$).

Tabela 8.2 - Parâmetros físicos do solo na floresta monodominante de *Brosimum rubescens* (MB) e na floresta mista adjacente (MM) em Nova Xavantina-MT. DA = Densidade Aparente; CC = Capacidade de Campo; PMP = Ponto de Murcha Permanente; MiP = microporosidade; MP = macroporosidade; MiP/MP = relação entre micro e macroporosidade; PT = Porosidade Total; Cas = percentual de cascalho > 2 mm de diâmetro; Agr = percentual de agregados > 2 mm < 0,84 mm de diâmetro. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as matas, em cada profundidade, dentro de cada coluna (teste-t $p \leq 0,05$). Desvio padrão entre parênteses.

Mata	Profundidade (cm)	DA	CC	PMP	MiP	MP	MiP/MP	PT	Cas (%)	Agr (%)
MB	0-5	1,12a (0,09)	24,81a (4,02)	16,30a (1,83)	24,82a (4,01)	22,91a (3,68)	1,08a (0,12)	48,03a (5,68)	32,32a (3,95)	85,19a (12,8)
	35-40	1,09a (0,09)	24,69a (7,77)	16,25a (1,98)	24,67a (4,65)	23,65a (4,71)	1,04a (0,11)	48,37a (7,57)	56,82a (8,74)	91,11a (17,2)
	75-80	1,1a (0,19)	26,63a (6,30)	16,75a (2,18)	26,61a (6,30)	23,11a (9,51)	1,15a (0,13)	49,61a (10,83)	61,70a (9,65)	95,61a (21,9)
MM	0-5	1,24a (0,12)	19,51b (2,13)	12,91b (1,64)	19,49b (2,19)	19,01b (6,26)	1,02a (0,09)	38,53b (6,41)	30,93a (7,01)	76,83a (14,3)
	35-40	1,32b (0,12)	18,54b (2,2)	12,75b (1,48)	18,52b (2,23)	16,45b (3,81)	1,12a (0,10)	34,88b (4,12)	42,63b (6,85)	90,12a (13,6)
	75-80	1,31a (0,12)	19,56b (2,44)	13,47b (1,68)	19,46b (2,52)	16,36b (4,63)	1,19a (0,14)	35,83b (4,91)	47,27b (8,91)	91,47a (17,4)

8.4 DISCUSSÃO

8.4.1 Variação anual na umidade do solo

O conteúdo percentual gravimétrico de água ao longo do ano na profundidade de 0-5 cm da MB foi significativamente maior que na MM (teste-t $p \leq 0,05$) e variou dentro da faixa considerada de moderada a alta, de acordo com a classificação de Ranzani (1971), adaptado por Lopes (1984), com base no conteúdo de água disponível em solos do Bioma Cerrado (Tabela 8.3). A mata mista, por outro lado oscilou entre baixa a moderada quantidade de água nesta profundidade. Já nas profundidades de 35-40 cm e 75-80 cm a situação se inverte, com a MB apresentando umidade inferior à MM e dentro de uma faixa considerada moderada de disponibilidade hídrica (Figura 8.1).

O maior teor de água na camada superficial na MB poderia estar relacionado com diversos fatores físicos ligados à hidráulica do solo e/ou fatores bióticos intrínsecos à vegetação e suas relações hídricas no *continuum* solo-planta-atmosfera (Taiz & Zeiger 1998). A primeira opção é pouco provável, uma vez que o teor de cascalho, agregados, densidade aparente (DA), microporosidade (MiP), macroporosidade (MP) e relação MiP/MP não diferem significativamente entre as áreas (teste-t $p \leq 0,05$).

A capacidade de campo (CC) e o ponto de murcha permanente (PMP), apesar de diferirem significativamente (teste-t $p \leq 0,05$), seguem a mesma proporção em todas as profundidades, o que comprova não haver um fator físico importante na hidráulica do solo que diferencie a camada superficial das demais, nas duas áreas. Portanto, neste caso resta a explicação biológica. Esta camada do solo está em contato direto com a malha superficial de raízes e a camada de serapilheira, podendo ser influenciada por ambas. Contudo, a situação hídrica da camada de serapilheira é a mesma entre as áreas (Capítulo 7, presente trabalho), o que descarta a influência da umidade desta no solo.

Tabela 8.3. Níveis de disponibilidade de água para solos do Bioma Cerrado com base no conteúdo de água disponível (porcentagem volumétrica). Adaptado de Lopes (1984).

Água disponível	Conteúdo percentual de água (% de $\text{cm}_{\text{H}_2\text{O}}^3 \cdot \text{cm}_{\text{solo}}^{-3}$)
Muito baixa	<5
Baixa	5-10
Moderada	10-15
Alta	15-20
Muito alta	>20

Uma das explicações para a maior umidade na camada 0-5 cm no solo da MB pode estar ligada ao ascenso hidráulico (Richards & Caldwell 1987). Esta camada, por estar diretamente em contato com a malha superficial de raízes, pode estar recebendo umidade de *Brosimum rubescens*, caso a espécie esteja entre as diversas que apresentam ascenso hidráulico, como exemplificado por Franco (2005). Segundo o autor, este fenômeno geralmente ocorre à noite, quando o potencial hídrico das raízes excede o potencial hídrico das camadas mais secas do solo, em função da diminuição da transpiração. Neste caso, uma parte da água extraída pelas raízes das camadas mais profundas do solo é perdida para as camadas mais superficiais (Richards & Caldwell 1987), o que pode beneficiar a nutrição mineral da espécie monodominante na MB. Contudo, para comprovar esta hipótese, seria necessário o desenvolvimento de estudos baseados nos padrões diários do fluxo de seiva e outras manipulações experimentais (e.g. Scholz *et al.* 2002).

Conforme o esperado, a umidade do solo nas duas áreas variou de acordo com a precipitação pluviométrica anual, onde os valores mínimos coincidiram com os períodos de déficit registrados no balanço hídrico regional. O cálculo do balanço hídrico leva em conta, além da precipitação, a evapotranspiração (soma da evaporação da superfície e transpiração das plantas) e a capacidade de armazenamento disponível, que é o máximo de água que o solo pode reter (Pereira *et al.* 2002).

Apesar de ser determinado com base em médias regionais da capacidade de armazenamento de água do solo, o balanço hídrico regional pode ser uma boa referência para comparações com outras localidades e regiões. Por exemplo, o balanço hídrico da região do presente estudo (Figura 8.4) pode ser comparado com os gráficos da Figura 8.1, possibilitando a comparação dos períodos de déficit das duas matas com a média regional.

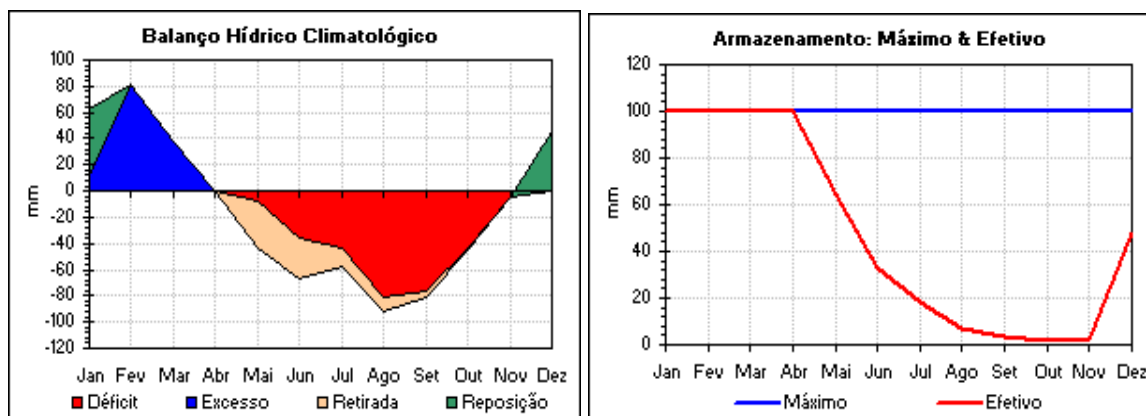


Figura 8.4 - Balanço hídrico para a região de Nova Xavantina-MT no ano de 2005. Adaptado de www.inmet.gov.br (2006).

Como os valores mínimos de umidade foram registrados entre Junho e Setembro, e os máximos entre Novembro e Maio, o período de maior déficit é de quatro meses. A recuperação dos níveis mais altos de umidade na MM se deu em apenas dois meses, entre Setembro e Novembro nas três profundidades, indicando recarga muito rápida nesta faixa do perfil e um período de depleção de seis meses (Souza *et al.* 1996). O solo na MB, na faixa de 75-80 cm, apresentou recarga mais lenta (três meses) em comparação com a MM e um período de depleção de sete meses. Ivanauskas (2002) verificou uma recarga de oito meses em uma floresta de transição no Leste Mato-grossense sobre latossolo.

8.4.2 - Curva de retenção de água no solo e parâmetros hidráulicos

A curva de retenção de água no solo na MB e MM, nas três profundidades, apresentou uma inclinação muito acentuada, superior à de muitos solos sob vegetação nativa ou mesmo manejados. Reis & Rassini (1986) verificaram curvas de retenção de

água muito mais suaves comparadas com as do presente estudo em solos sob Cerrado de cinco localidades em Minas Gerais, indicando maior capacidade de retenção de água e menor susceptibilidade à seca. Os autores verificaram durante os ensaios de laboratório que mais de 50% do conteúdo inicial de água em relação ao final ainda se mantinha nas amostras na tensão de 1,0 ATM, contra $\pm 95\%$ de diminuição nos ensaios do presente estudo, para todas as profundidades e nas duas áreas. Spera *et al.* (2000) analisaram amostras de perfis em Cerrado no DF e também verificaram curvas de retenção de água menos acentuadas que as do presente estudo. O mesmo foi verificado por Juhász *et al.* (2006) em uma toposeqüência de solos sob cerradão em Assis-SP, onde ensaios de amostras de cinco perfis de Latossolo e Gleissolo Háptico apresentaram curvas pouco inclinadas. Resultados semelhantes foram obtidos por Oliveira *et al.* (2005) em cerrado denso e campo sujo no DF e por Jipp *et al.* (1998) em floresta nativa e pastagem na Amazônia.

A baixa capacidade de retenção de água, que provavelmente é a causa da rápida oscilação na recarga e depleção no solo da MB e MM, pode ser decorrente da natureza concrecionária destes solos. De um modo geral, a maior limitação da condição concrecionária de um solo é a baixa capacidade de retenção de água no perfil (Haridasan 1994). Além das concreções, outros fatores edáficos como a densidade, a micro e a macroporosidade, também influenciam na retenção de água no perfil (Hillel 1971; Brady & Weil 1996). Contudo, os valores desses parâmetros, incluindo a relação entre micro e macroporosidade (MiP/MP), estão de acordo com uma média normal para vegetação nativa (e.g. Spera *et al.* 2000; Araújo *et al.* 2004).

Dessa forma, os fatores que influenciam nas propriedades hidráulicas do solo nas duas matas e determinam sua baixa capacidade de retenção de água e rápida oscilação entre carga e recarga, devem estar ligados ao excesso de concreções. Como o solo sob a MB apresentou teor de cascalho significativamente maior do que na MM (teste-t $p \leq 0,05$) nas profundidades de 35-40 e 75-80 cm, esta pode ser a causa da menor umidade da MB nestas camadas em relação à MM. O excesso de cascalho pode explicar também porque o solo na MB apresentou porcentagem de água abaixo do ponto de murcha permanente (PMP) nas duas camadas inferiores, ao contrário da MM, que apresentou comportamento hídrico normal. Ivanauskas (2002), trabalhando em uma floresta de transição no Leste Mato-grossense, encontrou teores de água no solo acima do PMP na maior parte do ano, de forma semelhante à MM, mas acima da capacidade

de (CC) durante a estação chuvosa, o que não foi verificado nas duas matas no presente estudo em nenhum momento ao longo do ano.

A capacidade de campo é o ponto máximo de armazenamento de água, a partir do qual o solo fica saturado, enquanto o PMP é o ponto mínimo de armazenamento de água, a partir do qual a maioria das plantas não consegue absorver umidade (Hillel 1971). O alto teor de concreções também pode explicar porque teores de umidade próximos à CC não foram registrados na MB e MM. Solos concrecionários são difíceis de saturar e quando isso ocorre, rapidamente estes solos retornam aos níveis mais baixos de umidade (Brady & Weil 1996). Por esse motivo, só deve ser possível registrar umidade na capacidade de campo logo após chuvas mais intensas, situação comum durante o auge da estação chuvosa.

8.4.3 - Padrão anual de variação na umidade

Apesar de a umidade diferir significativamente entre as áreas ao longo do ano nas quantidades percentuais de água, o padrão de variação anual foi muito semelhante entre a MB e MM, conforme mostra a correlação de Spearman (Figura 8.2). Esta sincronia se deve muito provavelmente à semelhança do solo em relação à distribuição de micro/macroporosidade, cascalho, agregados e densidade do solo ao longo do perfil. Dessa forma, mesmo que a MB apresente teores de cascalho significativamente maiores que a MM a partir da profundidade 35-40 cm, a variação nesses teores entre uma camada e outra do solo é a mesma nas duas áreas, fato também verificado para os demais parâmetros físico-hídricos. Como esses parâmetros são os que determinam o comportamento hidráulico do solo, de acordo com a precipitação pluviométrica anual, que é a mesma para as duas áreas, a variação na umidade também tende a ser a mesma nas duas matas ao longo do ano.

8.4.4 - Distribuição da umidade conforme a profundidade do solo

A distribuição da umidade no perfil do solo na MM apresentou praticamente o mesmo comportamento na estação seca e chuvosa, com a porcentagem de umidade aumentando em direção à profundidade de 75-80 cm, o que pode ser observado em outros solos. Quesada *et al.* (2004) encontraram este mesmo padrão em campo sujo no DF, com teores maiores de água em profundidade, tanto na estação chuvosa quanto na

seca, fato também verificado por Lopes (1984) em Latossolo Vermelho-escuro cultivado e por Oliveira *et al.* (2005) em cerrado denso e campo sujo no DF. Ivanauskas (2002) verificou em floresta de transição no Leste Mato-grossense situação semelhante durante boa parte do ano, com exceção do final da estação chuvosa, quando as camadas superficiais do solo apresentaram umidade mais elevada.

8.4.5 - Umidade do solo x vegetação: influência recíproca ou unilateral?

Além da influência dos fatores físicos do solo nas condições hidráulicas, as características estruturais e florísticas da vegetação também podem influenciar na variação hídrica anual do solo em florestas. O dossel das florestas tropicais, por exemplo, é responsável pela troca de água e energia entre floresta e atmosfera, controlando a taxa e a qualidade do material orgânico depositado no piso florestal (Nepstad *et al.* 2002). A própria estrutura do solo, macro e micro porosidade são influenciadas pela qualidade e quantidade de serapilheira produzida pela floresta, interferindo em suas propriedades hidráulicas (Nill & Nill 1993; Swift & Bignell 2000; Sato *et al.* 2004). No Capítulo 7 do presente trabalho, relatamos que não foram verificadas diferenças significativas na espessura, biomassa e umidade da camada de serapilheira entre a MB e a MM ao longo do ano, ou mesmo por estação climática (teste-t $p \leq 0,05$). Tal condição pressupõe pouco ou talvez nenhum efeito da dominância de *Brosimum rubescens* nas funções hídricas na camada de serapilheira, conseqüentemente também nas funções hídricas no solo.

No início do presente capítulo, havíamos hipotetizado que possíveis restrições hídricas não extremas no solo da MB poderiam indicar vantagens para a espécie monodominante. De fato, foi verificado que o solo sob a MB apresentou capacidade de campo, ponto de murcha permanente, microporosidade, macroporosidade, porosidade total e teor de cascalho significativamente maiores em relação a MM (teste-t $p \leq 0,05$). Dentre estes fatores físicos, dois estão entre os principais responsáveis pela redução da capacidade de retenção de água e a conseqüente piora das condições hídricas, que é presença de concreções e porosidade total em níveis elevados. É possível que devido a estes fatores o solo sob a MB apresente umidade abaixo do ponto de murcha permanente (PMP) durante todo o ano nas profundidades de 35-40 e 75-80 cm.

Por outro lado, as curvas de retenção de água são praticamente idênticas nas duas áreas, ambas indicando baixa capacidade de retenção hidráulica. Seria esperado

que a MB apresentasse um comportamento menos favorável, com queda mais acentuada no teor de água nas primeiras tensões do ensaio em laboratório. Como isso não ocorreu, duas explicações podem explicar este aparente paradoxo. A primeira é que a MB pode ter influenciado nas propriedades hidráulicas do solo de forma a atenuar um efeito mais drástico na capacidade de retenção de água no solo. A segunda é que as diferenças verificadas nos parâmetros físicos do solo não são suficientes para produzir maiores diferenças na capacidade de retenção de água no solo. Se a primeira hipótese for verdadeira, uma das formas de melhor influenciar as propriedades hidráulicas do solo é através de uma quantidade maior de matéria orgânica redistribuída ao longo do perfil pela atividade da fauna (Hairia *et al.* 2006; Lavelle *et al.* 2001; Swift & Bignell 2000; Lavelle & Spain 2001), elementos que não foram investigados no presente trabalho. Se a segunda hipótese for verdadeira, estudos mais aprimorados de física do solo devem ser realizados, para aumentar o nível de precisão de coleta de amostras e de realização dos ensaios em laboratório. De qualquer forma, não parece evidente que existam restrições hídricas em um nível tal que a espécie monodominante possa ter vantagens competitivas, mesmo o solo da MB apresentando umidade abaixo do PMP nas camadas mais inferiores.

Além do mais, as duas matas, cujos solos apresentam baixa capacidade de retenção de água em relação à diversos outros tipos de solos, tanto sob cerrado, quanto campo, pastagem ou floresta (e.g. Reis & Rassini 1986; Jipp *et al.* 1998; Spera *et al.* 2000; Oliveira *et al.* 2005; Juhász *et al.* 2006); parecem ser muito bem adaptadas ao déficit hídrico nas camadas superficiais do solo. Muitas espécies arbóreas da flora amazônica absorvem água das camadas mais profundas do solo durante a seca (Nepstad *et al.* 1994; 1995; 2002), mantendo as taxas de transpiração acima do nível de estresse (Carvalho & Nepstad 1996), podendo, inclusive, sobreviver a períodos de seca excessivamente prolongados (Nepstad *et al.* 2002). É possível notar, tanto na MB quanto na MM uma grande quantidade de espécies vegetais em franca brotação mesmo durante o auge e final da estação seca, incluindo até mesmo algumas plântulas.

Uma explicação para os teores de água mais baixos nas camadas mais profundas em relação às superficiais na MB, pode ser a realização de ascenso hidráulico pela espécie monodominante, já que esta apresenta raiz pivotante. Segundo Franco (2005), é necessário determinar a importância e o impacto da distribuição de água do solo por ascenso hidráulico para o balanço hídrico da vegetação de Cerrado. Nesse sentido, tomando-se como base a MB, a vantagem ecológica da espécie que realiza tal processo

seria significativa em solos distróficos com malha de raízes e camada de serapilheira estruturada, uma vez que é neste estrato superficial onde se dá a maior parte da nutrição mineral das plantas em florestas tropicais distróficas (Vitousek & Sanford 1986), função que necessita de água. Esta vantagem poderia ser otimizada na monodominância pelo predomínio de uma grande quantidade de raízes superficiais de uma mesma espécie, o que poderia liberar também grandes quantidades de água por ascenso hidráulico. Contudo, outros estudos seriam necessários para confirmar esta hipótese.

Assim, da mesma maneira que Ratter *et al.* (1973), Furley (1992), Ratter (1992), Marimon *et al.* (2006) e Durigan & Ratter (2006) observaram avanço de floresta sobre áreas de cerrado *s.s.*, processo provavelmente associado à disponibilidade hídrica não extrema (e.g. Marimon & Haridasan 2005), a MB do presente estudo pode estar se beneficiando de uma vantagem ecológica relacionada ao aproveitamento de água no solo em condições não extremas.

5.4.4. Conclusão

A dominância de *Brosimum rubescens* parece não estar relacionada à fatores hídricos do solo, em função da curva de retenção de água apresentar o mesmo padrão nas duas áreas, a despeito de algumas condições físicas hidricamente restritivas, como porosidade total e teor de cascalho mais elevados. Por outro lado, caso esteja realizando ascenso hidráulico, a espécie monodominante pode ter vantagem significativa na realização do nicho nutricional na camada de 0-5 cm do solo, bem como compensar a umidade constantemente abaixo do PMP nas camadas de 35-40 e 75-80cm. Neste caso, apresentaria uma vantagem hídrica bastante evidente sobre as demais espécies.

Por estes motivos, é possível que condições hídricas não extremas possam contribuir para a monodominância de *Brosimum rubescens*, da mesma forma que condições hídricas extremas, como nas florestas monodominantes de *Vochysia divergens* no Pantanal Mato-grossense (Nascimento & Cunha 1989) e *Mora excelsa* na Guiana (Davis & Richards 1934), também contribuem para a monodominância dessas formações florestais. Contudo, estudos baseados nos padrões diários do fluxo de seiva e outras manipulações experimentais (e.g. Scholz *et al.* 2002) seriam necessários para corroborar esta hipótese.

CAPÍTULO 9. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A influência de *Brosimum rubescens* no ciclo biogeoquímico se restringiu às funções individuais da ciclagem de nutrientes, conforme verificado por fração de serapilheira, mas não em funções coletivas, como biomassa total de serapilheira produzida e de nutrientes retornados anualmente. Da mesma forma, a retranslocação e a concentração de nutrientes nas folhas verdes e senescentes diferem entre as áreas para muitas espécies e vários nutrientes, mas não em relação à eficiência de uso dos nutrientes (EUN) total da comunidade nas duas estações do ano e com todos os nutrientes, sem exceção. Apesar das concentrações iniciais de vários nutrientes diferirem entre as matas, conforme as fases da decomposição, a taxa de decomposição da biomassa foliar não diferiu em nenhuma das comparações realizadas. O mesmo se repetiu em relação à camada de serapilheira, onde a baixa diversidade arbórea na floresta monodominante (MB) e a alta dominância de uma só espécie não interferiu na estrutura e funcionalidade físico química da camada em relação à MM para todos os parâmetros investigados.

Portanto, ao contrário do hipotetizado nos capítulos 4, 5, 6 e 7, a alta dominância de *Brosimum rubescens* não trouxe conseqüências significativas em relação à MM para a maioria das principais funções biogeoquímicas coletivas anuais do ecossistema, muitas das quais essenciais para a manutenção das florestas tropicais em solos distróficos. Este fato pode ser explicado pela capacidade da espécie monodominante em manter suas funções de acordo com a média da comunidade mista. A taxa anual de decomposição das folhas de *Brosimum* na MB, por exemplo, são semelhantes às das folhas mistas na MM, demonstrando claramente esta capacidade ou condição intrínseca. O mesmo podemos afirmar quanto ao fato de *Brosimum* não ter apresentado padrão incomum de EUN, retranslocação e concentração de nutrientes nas folhas verdes e folhas senescentes quando comparado com as outras seis espécies investigadas neste e em outros trabalhos.

Em outras palavras, nossos resultados evidenciam que as propriedades individuais da espécie monodominante não estão se manifestando na comunidade como um todo. O que difere são detalhes na dinâmica de liberação dos nutrientes para o sistema de reciclagem e de produção e decomposição de biomassa. Nossos dados demonstraram que a baixa diversidade e a alta dominância de *Brosimum rubescens* não

afetaram a produção de serapilheira e outros aspectos importantes do ecossistema ligados à ciclagem de nutrientes, fato consistente com o observado por outros autores, que concluíram não ser a riqueza de espécies em si o mais importante para o equilíbrio nutricional da comunidade vegetal, mas sim a combinação de grupos funcionais dessas espécies.

No presente caso, teorizamos que uma combinação, ou *encaixe mínimo* de funções, estaria resultando na manutenção dos níveis originais das funções de ciclagem de nutrientes. Propusemos que uma determinada espécie poderia passar de certo limite de domínio na comunidade somente se não interferisse nos níveis das funções originais do ecossistema e desta forma não violasse o equilíbrio biogeoquímico para não comprometer sua própria sustentabilidade. Aparentemente, *Brosimum* não está alterando os níveis de produção de serapilheira e nutrientes, o que pode ser decorrência da combinação casual de grupos funcionais de espécies, cujo resultado na MB foi o arranjo funcional similar ao da MM, mesmo sob a alta dominância de *Brosimum*. Denominamos esse processo de *encaixe mínimo*, uma combinação rara que depende de três premissas básicas (Capítulo 4, presente trabalho): (1) a realização de suas funções ecossistêmicas coletivas resulta em produtos finais similares ou superiores aos da floresta mista; (2) a manutenção de um relacionamento com os fatores abióticos (fotoperíodo, água no solo etc.) que sustente a primeira condição e (3) a manutenção de um relacionamento com os fatores bióticos (herbivoria, competição etc.) que sustente a segunda condição. Se algum fator ambiental fizer *Brosimum* romper com pelo menos uma dessas premissas, poderá perder sua sustentabilidade e deixar de ser monodominante.

É importante considerar que as informações levantadas no presente trabalho não indicam que a biodiversidade não é fundamental na manutenção dos processos ecológicos e conseqüentemente dos ecossistemas. O fato de a espécie monodominante *Brosimum rubescens* não influenciar na maioria dos aspectos aqui investigados indica tão somente que a própria biodiversidade pode ter produzido um re-arranjo onde um suposto conjunto mínimo de grupos funcionais, nas condições edafoclimáticas específicas daquela floresta, se encaixou de maneira a manter a maioria das funções essenciais da ciclagem de nutrientes. Esta condição não indica, contudo, sustentabilidade de longo prazo, tampouco garante que a monodominância de *Brosimum rubescens* não seja apenas uma fase transitória de *perturbação intermediária*, situação tida como benéfica para a manutenção da alta diversidade dos trópicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab 'Saber, A. N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas seres na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* 3: 1-19.
- Aerts, R. & Chapin, F. S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of process and patters. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plants communities: mechanisms, trade-offs and plant and soil feedbacks. *Journal of Experimental botany* 50: 29-37.
- Aidar, M. P. M. & Joly, C. A. 2003. Dinâmica da produção e decomposição da serapilheira do araribá (*Centrolobium tomentosum* Guill. Ex Benth – Fabaceae) em uma mata ciliar, Rio Jacaré-Pepira, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 193-202.
- Allen, S. E. (ed.). 1974. *Chemical Analysis of Ecological Materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 564 p.
- Anderson, H. E. 1990. *Predicting equilibrium moisture content of some foliar forest litter in the northern Rocky Mountains*. Research paper INT, 429: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Anderson, J. M. & Swift, M. J. 1983. Decomposition in tropical forests. In: Sutton, S. L.; Whitmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds.). Pp. 287-310. *Tropical rainforest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publ., London.
- Anderson, J. M.; Proctor, J. & Vallack, H. W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forest in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *Journal of Ecology* 71: 503-527.
- Araújo, M. A.; Tormena, C. A. & Silva, A. P. 2004. Propriedades físicas de um latossolo vermelho distrófico cultivado e sob mata nativa. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*: 28: 337-345.
- Arunachalan, A.; Maithani, K.; Pandey, H. N. & Tripathi, R. S. 1998. Leaf litter decomposition and nutrient mineralization patterns in regrowing stands of a humid subtropical forest after tree cutting. *Forest Ecology and Management* 109: 151-161.
- Attwil, P. M. 1967. The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* 49: 142-145.
- Austin, A. T. & Vitousek, P. M. 2000. Precipitation, decomposition and decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawaii. *Journal of Ecology* 88: 129-138.
- Ayres, M.; Ayres-Júnior, M.; Ayres, D. L. & Santos A. S. 2003. *Biostat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá. Belém. 291 p.
- Babbar, L. I. & Ewel, J. J. 1989. Descomposición del follage en diversos ecosistemas sucesionales tropicales. *Biotropica* 21: 20-29.
- Backes, A.; Prates, F. L. & Viola, M. G. 2005. Produção de serapilheira em floresta ombrófila mista em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 155-160.
- Barajas-Guzmán, G. & Alvarez-Sánchez, J. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* 24: 91-100.

- Beard, J. S. 1946. The Mora forest of Trinidad, British West Indies. *Journal of Ecology* 3: 173-192.
- Berendse, F. & Aerts. 1987. Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaning definition? *Functional Ecology* 1: 293-296
- Berendse, F. 1994. Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. *Oikos* 71: 253-260
- Bernard, J. M. Forest floor moisture capacity of the New Jersey pine barrens. *Ecology* 44: 574-576.
- Blake, G. R. & Hartge, K. H. 1986. Bulk Density. In: Klute, A, (ed.). *Methods of soil analysis. Physical and mineralogical methods*. Pp. 363-375. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, Madison.
- Bloomfield, J.; Vogt, K. A. & Vogt, D. J. 1993. Decay rate and substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Plant and Soil* 150: 233-245.
- Bocock, K. L. & Gilbert, O. J. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant Soil* 9: 179-185.
- Boucher, D. H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-414.
- Boxman, A.W.; Vandam, D.; Vandijk, H. F. G.; Hogervorst, R. F. & Koopmans, C. J. 1995. Ecosystem responses to reduced nitrogen and sulfur inputs into two coniferous forest stands in the Netherlands. *Forest Ecology and Management* 71: 7-29.
- Brady, N. C. & Weil, R. R. 1996. *The Nature and Properties of Soils*. 19th ed. Prentice Hall, New Jersey. 739 p.
- Bray, J. R. & Gorhan, E. 1964. Litter production in forest of the world. *Advances in Ecological Researches* 2: 101-157.
- Breckling, B.; Müller, F.; Reuter, H.; Hölker, F.; Fränze, O. 2005. Emergent properties in individual-based ecological models – introducing case studies in an ecosystem research context. *Ecological Modelling* 186: 376-388.
- Bressan, M. & Paoletti, M. G. 1997. Leaf litter decomposition and soil microarthropods affected by sulphur dioxide fallout. *Land Degradation & Development* 8: 189-199.
- Briones, M. J. I. & Ineson, P. 1996. Decomposition of Eucalyptus leaves in litter mixtures. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 1381-1388.
- Brooks, R. R.; Reeves, R. D.; Baker, A. J. M.; Rizzo, J. A. & Ferreira, H. D. 1990. The Brazilian serpentine plant expedition (BASPEX), 1988. *National Geographic Research* 6: 205-219.
- Brown, K. S. & Ab 'Saber, A. N. 1979. Ice age refuges and evolution in the Neotropics. *Paleoclimas* 5: 1-30.
- Brown, S. & Lugo, A. 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica* 4:161-187.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia*. 97: 533-540.
- Bush, E. W.; Shepard, D. P.; Wilson, P. W. & McCrimmon, J. N. 1999. Carpetgrass and centipedegrass tissue iron and manganese accumulation in response to soil waterlogging. *Journal of Plant Nutrition* 22: 435-444.
- Bustamante, M. M. C.; Martinelli, L. A.; Silva, D. A.; Camargo, P. B.; Klink, C. A.; Domingues, T. F. & Santos, R. V. 2004. N-15 natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). *Ecological Applications* 14: 200-213.

- Bustamante, M. M. C.; Medina, E.; Asner, G. P.; Nardoto, G. B. & Garcia-Montiel, D. C. 2006. Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. *Biogeochemistry* 79: 209-237.
- Cadish, G.; Giller, K. E. 1997. *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. CAB International, Wallingford. 432 p.
- Carvalho, K. & Nepstad, D. 1996. Deep soil heterogeneity and fine root distribution in forests and pasture of eastern Amazonia. *Plant and soil* 182: 279-285.
- Cavelier, J. 1992. Fine-root biomass and soil properties in a semi-deciduous and a lower montane rain forest in Panama. *Plant and Soil* 142: 187-201.
- Cezar, O. 1988. *Composição florística, fitossociologia e ciclagem de nutrientes em mata mesófila semidecídua (Fazenda Barreiro Rico, Mun. Anhembi, SP)*. Tese de Livre Docência, Instituto de Biociências, UNESP. Rio Claro. 223p.
- Cezar, O. 1993. Produção de serapilheira na mata mesófila semidecídua da Fazenda Barreiro Rico, município de Anhembi, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 53: 671-681.
- Chapman, K.; Wittaker, J. B. & Heal, O. W. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 24: 277-299.
- Chauvel, A.; Vital, A. R. T.; Lucas, Y.; Desjardin, T.; Franken, W. K.; Luizão, F. J.; Araguás, L. A.; Rozanski, K. & Bedmar, A. P. 1992. O papel das raízes no ciclo hidrológico da floresta amazônica. Pp. 298-302. In: *Anais do VII Congresso Brasileiro de Meteorologia*, São Paulo.
- Chen, X. W. 2006. Tree diversity, carbon storage, and soil nutrient in an old-growth forest at Changbai Mountain, Northeast China. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 37: 363-375.
- Chuyong, G. B.; Newbery, D. M. & Songwe, N. C. 2000. Litter nutrients and retranslocation in a central African rain forest dominated by ectomycorrhizal trees. *New Phytologist* 148: 493-510.
- Cianciaruso, M. V.; Pires, J. S. R.; Delitti, W. B. C. & Silva, E. F. L. P. 2006. Produção de serapilheira e decomposição do material foliar em um cerrado na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 49-59.
- Cochrane, T. T.; Sanchez, L. G.; Azevedo, L. G.; Porras, J. A. & Garver, C. L. 1985. *Land in tropical América*. CIAT-EMBRAPA-CPAC, Cali. Vol 3.
- Condit, R.; Hubbell, S. P.; Lafrankie, J. V.; Sukumar, R.; Mano-Karan, N.; Foster, R. B. & Ashton, P. S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84: 549-562.
- Connell, J. H. & Lowman, M. D. 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist* 134: 88-119.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Boer, P. J. & Gradwell, G. R. (eds.). *Dynamics of Populations*. Pp. 298-312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Connell, J. H. 1976. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Pp. 461-490. Belknap, Cambridge.
- Cornelissen, J. H. C.; Werger, M. J. A.; Castro-Diez, P.; van Rheenen, J. & Rowland, A. P. 1997. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of wood plants. *Oecologia* 90: 80-87.

- Cornelissen, J. H. C.; Perez-Harguindeguy, N. & Diaz, S. 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.
- Cornu, S.; Luizão, F. & Lucas, Y. 1997. Comparative study of litter decomposition and mineral element release in two Amazonian Forest ecosystems: litter bag experiments. *Pedobiologia* 41: 456-471.
- Coûteaux, M. M.; Bottner, P.; Berg, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.
- Cuevas, E. & Medina, E. 1986. Nutrient Dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient Flux in fine literfall and efficiency of nutrient utilization. *Oecologia* 68: 466-472.
- Cuevas, E. & Medina, E. 1988. Nutrient Dynamics within Amazonian forest ecosystems. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76: 222-235.
- Dantas, M. & Phillipson, J. 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian "terra firme" rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 27-36.
- Davis, J. G. 1996. Soil pH and magnesium effects on manganese toxicity in peanuts. *Journal of Plant Nutrition* 19 (3-4): 535-550.
- Davis, T. A. W. & Richards, P. W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part I. *Journal of Ecology* 21: 350-384.
- Davis, T. A. W. & Richards, P. W. 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part II. *Journal of Ecology* 22: 106-155.
- De Ruiter, P. C.; Moore, J. C.; Zwart, K. B.; Bouwman, L. A.; Hassink, J.; Bloem, J.; De Vos, J. A.; Marinissen, J. C. Y.; Didden, W. A. M.; Lebbink, G. & Brussaard, L. 1993. Simulation of nitrogen mineralization in the belowground food webs of two winter wheat fields. *Journal of Applied Ecology* 30: 95-106.
- Demirevska-Kepova, K.; Simova-Stoilova, L.; Stoyanova, Z.; Hölzer, R. & Feller, U. 2004. Biochemical changes in barley plants after excessive supply of cooper and manganese. *Environmental and Experimental Botany* 52: 253-266.
- Dias, H. C. T. & Oliveira-Filho, A. T.. 1997. Variação temporal e espacial de produção de serapilheira em uma área de floresta estacional semidecídua montana em Lavras-MG. *Revista Árvore* 21: 11-26.
- Didham, R. K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- Diniz, S. & Pagano, S. N. 1997. Dinâmica de folheto em floresta mesófila semidecídua no município de Araras, SP. I - Produção, decomposição e acúmulo. *Revista do Instituto Florestal* 9: 27-36.
- Durigan, G. & Ratter, J. A. 2006. Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil. 1962-2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63: 119-130.
- Eggeling, W. T. 1947. Observations on the ecology of the Budongo Rain Forest, Uganda. *Journal of Ecology* 34: 20-87.
- Eiten, G. 1972. The cerradão vegetation of central Brazil. *The Botanical Review* 38: 201-341.
- El-Jaoual, T.; Cox, D. A. 1998. Manganese toxicity in plants. *Journal of Plant Nutrition* 21: 353-386.

- EMBRAPA. 1999. *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. Ministério da Agricultura e Abastecimento. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. SPI. Brasília. 412 p.
- Eviner, V. T. & Chapin III, F. S. 2003. Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 34:455-485.
- Ewel, J. J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64: 293-308.
- Fahey, T. J. 1983. Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecological Monographs* 53: 51-72.
- Falconer, J. G.; Wright, J. W. & Beall, H. W. 1932. The decomposition of certain types of forest litter under field conditions. *American Journal of Botany* 20: 196-203.
- Fassbender, H. G. & Grimm, U. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. II Producción Y decomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31: 39-47.
- Felfili, J. M. 1995a. Diversity, structure and dynamics of a gallery forest in central Brazil. *Vegetatio* 117: 1-15.
- Felfili, J. M. 1995b. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83.
- Felfili, J. M.; Silva-Junior, M. C. & Silva, P. E. N. 1988. Contribuição ao estudo da vegetação arbórea na região de Nova Xavantina-MT. *Relatório Técnico do Projeto Rondon*. UnB, Brasília-DF. 24 p.
- Finzi, A. C. & Canham, C. D. 1998. Non-additive effects of litter mixture on net N mineralization in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management* 105: 129-136
- Fitter, A. H.; Gilligan, C. A.; Hollingworth, K.; Kleczkowski, A.; Twyman, R. M. & Pitchford, J. W. 2005. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Functional Ecology* 19: 369-377
- Fonte, S. J. & Schowalter, T. D. 2004. Decomposition of greenfall vs. senescent foliage in a tropical forest ecosystem in Puerto Rico. *Biotropica* 36: 474-482.
- Foy, C. D.; Chaney, R. L. & White, M. C. 1978. Physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 29: 511-566
- França, E. J., de Nadai, E. A. F.; Bacchi, M. A.; Rodrigues, R. R. & Verburg, T. G. 2005. Inorganic chemical elements of native trees of the Atlantic Forest. *Environmental Monitoring and Assessment* 102: 349-357.
- Franco, A. C. 2005. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do cerrado. In: Scariot, A. O.; Souza-Silva, J. C. & Felfili, J. M. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e conservação*. Pp. 181-195. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Franken, M.; Irmiler, V. & Klinge, H. 1979. Litterfall in inundation, riverine and terra firme forest of central Amazonia. *Tropical Ecology* 20: 225-235.
- Franken, W.; Leopoldo, P. R.; Matsui, E.; Ribeiro, M. N. G. 1982. Interceptação das precipitações em floresta amazônica de terra firme. *Acta Amazonica* 12: 15-22.
- Furley, P. A. & Ratter, J. A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna transition on Maracá Island. *Geographical Journal* 156: 251-266.

- Furley, P. A. 1992. Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics. In: Furley, P. A.; Proctor, J. & Ratter, J. A. (eds.). *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Pp. 91-117. Chapman & Hall, London.
- Futuyma, D. 1996. *Biologia Evolutiva*. 2^a. ed. SBG/CNPq, São Paulo. 631 p.
- Gallardo, A. & Merino, J. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southeast Spain: influence substrate quality. *Ecology* 74: 721-727.
- Gardner, W. H. 1986. Water content. In: Klute, A. (ed.). *Methods of Soil Analysis*. Pp. 493-544. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. Madison.
- Gartner, T. B & Cardon, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230-246.
- Gauch, H.G. 1972. *Inorganic plant nutrition*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- Giller, P. S. & O'Donovan, G. 2002. Biodiversity and ecosystem function: do species matter? *Biology and environment: proceedings of the Royal Irish Academy* 3: 129-139.
- Gonzales-Sosa, E.; Braud, I.; Thony, J. L.; Vauclin, M.; Bessemoulin P. & Calvet, J. C. 1999. Modelling heat and water exchanges of fallow covered with plant-residue mulch. *Agricultural and Forest Meteorology* 97: 151-169.
- Gooley, F. B.; McGuinnis, J. T.; Clements, R. G.; Child, G. I. & Duever, M. J. 1975. *Mineral cycling in a tropical moist forest ecosystem*. University of Georgia Press, Athens.
- Gosz, JR.; Likens, GE. & Borman, F. H. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in Hubbard Brook Forest, New-Hampshire. *Ecological Monographs* 43: 173-191.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Gross, N. D.; Torti, S. D.; Feener-Jr, D. H. & Coley, P. D. 2000. Tropical monodominance: is reduced herbivory important? *Biotropica* 32: 430-439.
- Gurevitch, J.; Scheiner, S. M. & Fox, G. A. 2002. *The ecology of Plants*. Sinauer Associates INC. Massachusetts. 523 p.
- Hackett, C. 1964. Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. I: the effect of aluminum, manganese and pH on germination. *Journal of Ecology* 52: 159-167.
- Hairia, K.; Sulistyani, H.; Suprayogo, D.; Widiyanto; Purnomosidhi, P.; Widodo, R. H & Van Noordwijk, M. 2006. Litter layer residence time in forest and coffee agroforestry systems in Sumberjaya, West Lampung. *Forest Ecology and Management* 224: 45-57.
- Hao, J.; Tian, X.; Song, F.; He, X.; Zhang, Z. & Zhang, P. 2006. Involvement of Lignocellulolytic Enzymes in the Decomposition of Leaf Litter in a Subtropical Forest. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 53: 193-198.
- Haridasan, M. 2004. Solos do Distrito Federal. In: Novaes-Pinto, M (ed.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*. Pp. 321-344. Editora da UnB. Brasília.
- Hart, T. B. 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 6-11.
- Hart, T. B. 1995. Seed, seedling, and sub-canopy survival in monodominant and mixed forests of the Ituri Forest, Africa. *Journal of Tropical Ecology* 11: 443-459.

- Hart, T. B.; Hart, J. A. & Murphy, P. G. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133: 613-633.
- Hättenschwiler, S.; Tiunov, A. V.; Scheu, S. 2005. Biodiversity and Litter Decomposition in Terrestrial Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36: 191-218.
- Hay, J. D. & Lacerda, L. D. 1984. Ciclagem de nutrientes no ecossistema de restinga. In: Lacerda, L. D (org.). *Restingas: origem, estrutura e processos*. CEUFF, Niterói.
- Heatwole, H. 1961. Analysis of the forest floor habitat with a structural classification of the litter or L layer. *Ecological Monographs* 31: 267-283.
- Hector, A.; Beale A. J.; Minns, A.; Otway, S. J.; & Lawton, J. H. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos* 90: 357-371
- Hector, A.; Schmid, B.; Beierkuhnlein, C.; Caldeira, M. C.; Diemer, M. *et al.* Dimitrakopoulos, P. G.; Finn, J. A.; Freitas, H.; Giller, P. S.; Good, J.; Harris, R.; Högberg, P.; Huss-Danell, K.; Joshi, J.; Jumpponen, A.; Körner, C.; Leadley, P. W.; Loreau, M.; Minns, A.; Mulder, C. P. H.; O'Donovan, G.; Otway, S. J.; Pereira, J. S.; Prinz, A.; Read, D. J.; Scherer-Lorenzen, M.; Schulze, E. D.; Siamantziouras, A. S. D.; Spehn, E. M.; Terry, A. C.; Troumbis, A. Y.; Woodward, F. I.; Yachi, S. & Lawton J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Herborn, J. L. & Congdon, R. A. 1993. Ecosystem dynamics at disturbed and undisturbed sites in north Queensland wet tropical rain forest. II- Litterfall. *Journal of Tropical Ecology* 9: 365-380.
- Herrera, R.; Jordan, C. F.; Klinge, H. & Medina, E. 1978. Amazonian ecosystems: their structure and function with particular emphasis on nutrients. *Interciencia* 3: 223-232.
- Hillel, D. 1971. *Soil and Water: physical principles and processes*. Academic Press, INC. New York. 288 p.
- Hobbie, S. E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- Hooper, D. U. & Vitousek, P. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Hooper, D. U.; Chapin, F. S.; Ewel, J. J.; Hector, A.; Inchausti, P.; Lavorel, S.; Lawton, J. H.; Lodge, D. M.; Loreau, M.; Naeem, S.; Schmid, B.; Setälä, H.; Symstad, A. J.; Vandermeer, J. & Wardle, D. A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Hoover, M. D. & Lunt, H. A. 1952. A key for the classification of forest humus types. *Soil Science Society of America Proceedings* 16: 368-370.
- Houle, D.; Carignan, R. & Ouimet, R. 2001. Soil organic sulfur dynamics in a coniferous forest. *Biogeochemistry* 53: 105-124.
- Hughes, J. B. & Roughgarden, J. 2000. Species Diversity and Biomass Stability. *The American Naturalist* 155: 618-627.
- Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7: 147-157.
- Huston, M. A.; Aarssen, L. W.; Austin, M. P.; Cade, B. S.; Fridley, J. D.; Garnier, E.; Grime, J. P.; Lauenroth, W. K.; Thompson, K.; Vandermeer, J. H. & Wardle, D. A. 2000. No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity. *Science* 289: 1255

- Isaacs, R.; Gillman, M. P.; Johnston, M.; Marsh, F. & Wood, B. C. 1996. Size structure of a dominant Neotropical forest tree species, *Dicymbe altsonii*, in Guyana and some factors reducing seedling leaf area. *Journal of Tropical Ecology* 12: 599-606.
- Ivanauskas, N. M. & Rodrigues, R. R. 2000. Florística e fitossociologia de um relicto de Floresta Estacional Decidual em Piracicaba (SP, BR). *Revista Brasileira de Botânica* 23: 291-304.
- Ivanauskas, N. M. 2002. *Estudo da Vegetação na Área de transição entre Formações Florestais em Gaúcha do Norte-MT*. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Universidade de São Paulo - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, Piracicaba.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R. & Rodrigues, R. R. 2004. Composição florística de trechos florestais na borda sul-amazônica. *Acta Amazônica* 34: 399-413.
- Ivanauskas, N. M.; Rodrigues, R. R. & Nave, A. G. 1997. Aspectos ecológicos de um trecho de Floresta de brejo em Itatinga, SP: florística, fitossociologia e seletividade de espécies. *Revista Brasileira de Botânica* 20: 139-153.
- Jackson, P. C.; Meizer, F. C.; Bustamante, M. M. C.; Goldstein, G.; Franco, A.; Rundel, P. W.; Caldas, L.; Iglar, E. & Causin, F. C. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree Physiology* 19:717-724.
- Jaffré, T. 1977. Manganese accumulation by plants on ultrabasic rocks New-Caledonia. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de la Academie des Sciences* 284: 1573-1575.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jipp, P. H.; Nepstad, D. C.; Cassel, D. K. & Carvalho, C. R. 1998. Deep soil moisture and transpiration in forests and pastures of seasonally-dry Amazônia. *Climatic Change* 39: 395-412.
- Jones, H. E. 1971. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging III. Response of *Erica cinerea* L. to waterlogging in peat soils of differing iron content. *Journal of Ecology* 59: 583-591.
- Jordan, C. F. & Escalante, G. 1980. Root productivity in an Amazonian rain forest. *Ecology* 61: 14-18.
- Jordan, C. F. & Herrera, R. 1981. Tropical rain forests: are nutrients really critical? *The American Naturalist* 117: 167-180.
- Jordan, C. F. & Murphy, P. G. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production, and its implications regarding competition and species diversity in trees. *American Midland Naturalist* 9: 415-434.
- Jordan, C. F. 1982. Nutrient balance of an Amazonian rain forest. *Ecology* 63: 647-654.
- Jordan, C. F. 1985. *Nutrient cycling in Tropical Forest Ecosystems. Principles and their application in management and conservation*. John Wiley & Sons. New York 189 p.
- Juhász, C. E. P. ; Cursi, P. R.; Cooper, M. & Oliveira, T. C. 2006. Dinâmica físico-hídrica de uma topossequência de solos sob savana florestada (Cerradão) em Assis, SP, Brasil. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 30: 401-412.
- Kelly, J. M. & Beauchamp, J. J. 1987. Mass Loss and Nutrient Changes in Decomposing Upland Oak and Mesic Mixed-Hardwood Leaf Litter. *Soil Science Society of America Journal* 51: 1616-1622.
- Kiehl, E. J. 1979. *Manual de Edafologia*. Editora Agronômica Ceres, São Paulo.
- Klinge, H. 1977. Fine litter production and nutrient return to the soil in three natural forest stands of Eastern Amazonia. *Geo-Eco-Top* 1: 159-167.

- Klinge, H. & Herrera, R. 1978. Biomass studies in Amazon Caatinga forest in southern Venezuela I: standing crop of composite root mass in selected stands. *Tropical Ecology* 19: 93-110.
- Klinge, H. & Rodrigues, W.A. 1968. Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part I. Litter fall, organic carbon and total nitrogen contents of litter. *Amazoniana* 1: 287-302.
- Klinge, H. 1973. Biomassa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica. *Acta Científica Venezolana* 24: 174-181.
- Knops, J. M. H.; Nash, T. H. Schlesinger, W. H. 1996. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of na oak woodland. *Ecological Monographs* 66: 159-179.
- Koerselman, W. & Meuleman, A. F. M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33: 1441-1450.
- Koutroubas, D. S.; Veresoglou, D. S. & Zounos, A. 2000. Nutrient Use Efficiency as a factor determining the structure of herbaceous plant communities in low-nutrient environments. *Journal of Agronomy & Crop Sciences* 184: 261-266.
- Kovach Computing Services. 2003. Oriana version 2.0. Kovach Computing Services, Pentaeth, Wales, U.K.
- Kramer, P. J. 1974. *Relaciones Hídricas de Suelos y Plantas: Una Síntesis Moderna*. Centro Nacional de Ayuda Técnica, México. 538 p.
- Kuperman R.G. 1999. Litter decomposition and nutrient dynamics in oak-hickory forests along a historic gradient of nitrogen and sulfur deposition. *Biology & Biochemistry* 31: 237-244.
- Kurzatkowski, D.; Martius, C.; Höfer, H.; Garcia, M.; Förster, B.; Beck, L.; & Vlek, P. 2004. Litter decomposition, microbial biomass and activity of soil organisms in three agroforestry sites in central Amazônia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 69: 257-267.
- Lacroix, G. & Abbadie, L. 1998. Linking biodiversity and ecosystem function: An introduction. *Acta Oecologica* 19: 189-193.
- Langheinrich, U.; Tischner, R. & Godbold, D. L. 1992. Influence of a high Mn supply on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karts.) seedlings in relation to the nitrogen source. *Tree Physiology* 10: 259-271.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima. São Carlos. 531 p.
- Lavelle, P. & Spain, A. V. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht. 654 p.
- Lavelle, P.; Barros, E.; Blanchart, E.; Brown, G.; Desjardins, T.; Mariani, L. & Rossi, J. 2001. Soil organic matter management in the tropics: why feeding the soil macrofauna? *Nutrient Cycling Agroecosystem* 61: 53-61.
- Lavelle, P.; Blanchart, E.; Martin, S.; Martin, A.; Barois, S.; Toutain, F.; Spain, A. & Schaefer, R. 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystem. Application to soils in the humid tropics. *Biotropica* 25:130-150.
- Levings, S. C. & Windsor, D. M. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution an abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16: 125-131.
- Libardi, P. L.; Manfron, P. A.; Moraes, S. O. & Tuon, R. L. 1996. Variabilidades da umidade gravimétrica de um solo hidromórfico. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 20: 1-12.
- Libardi, P. L.; Prevedello, C. L. & Moraes, S. O. 1986. Variabilidades espacial da umidade, textura e densidade de partículas ao longo de uma transeção. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 10: 85-90.

- Lidon FC. 2001. Tolerance of rice to excess manganese in the early stages of vegetative growth. Characterization of manganese accumulation. *Journal of Plant Physiology* 158: 1341-1348.
- Likens, G. E.; Driscoll, C. T. ; Buso D. C.; Mitchell, M. J.; Lovett, G. M.; Bailey, S. W.; Siccama, T. G.; Reiners, W. A. & Alewell, C. 2002. The biogeochemistry of sulfur at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 60: 235-316.
- Lima, W. P. 1979. A água do solo e o crescimento da floresta. *Circular Técnica IPEF* 59: 1-9.
- Longman, K. A. & Jeník, J. 1974. Tropical Forest and its Environment. In: *Tropical Ecology Series*. Ewer, D. W. & Gwynne, M. D. (eds). Longman, London and New York.
- Lopes, A. S. 1984. *Solos sob "Cerrado"*. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. Piracicaba. 162 p.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82: 600-602.
- Loreau, M. 2001. Microbial diversity, producer-decomposer interactions and ecosystem processes: a theoretical model. *Proceedings the Royal Society: Biological Science* 268: 303-309.
- Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P.; Bengtsson, J.; Grime, J. P.; Hector, A.; Hooper, D. U.; Huston, M. A.; Raffaelli, D.; Schmid, B.; Tilman D.; Wardle, D. A. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Lowman, M. D. 1988. Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *Journal of Ecology* 76: 451-465.
- Luizão, F. J. 1989. Litter production and mineral element input to the forest floor in a Central Amazonian forest. *Geojournal* 19: 407-417.
- Luizão, F. J. Ecological studies in contrasting forest types in central Amazonian. 1995. Ph. D Thesis, University of Stirling, UK. 288 p.
- Madritch, M. D. & Hunter, M. D. 2004. Phenotypic diversity and litter chemistry affect nutrient dynamics during litter decomposition in a two species mix. *Oikos* 105: 125-131.
- Maestre F. T. & Reynolds, J. F. 2006. Spatial heterogeneity in soil nutrient supply modulates nutrient and biomass responses to multiple global change drivers in model grassland communities. *Global Change Biology* 12: 2431-2441.
- Mahmoud A. & Grime, J. P. 1977. A comparison of the susceptibility of *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. Ex J. C. Presl, *Agrostis tenuis* Sibth, *Deschampsia flexuosa* and *Festuca ovina* L. to manganese toxicity. *Plant and Soil* 47: 559-565.
- Malavolta, E. 1976. *Manual de Química Agrícola*. Editora Agronômica Ceres, São Paulo. 528 p.
- Malavolta, E. 1980. *Elementos de Nutrição Mineral de Plantas*. Editora Agronômica Ceres, São Paulo. 251 p.
- Marchner, H. 1995. *Mineral nutrition of higher plants*. Academica Press Inc., San Diego, USA. 902 p.
- Marimon, B. S. 1998. *Estrutura, composição florística e etnobotânica de floresta monodominante no Vale do Araguaia - Mato Grosso*. Dissertação de Mestrado, Departamento de Botânica, UnB, 216 p.
- Marimon, B. S. 2005. *Dinâmica de uma floresta monodominante de *Brosimum rubescens* Taub. e comparação com uma floresta mista adjacente em Nova Xavantina - MT*. Tese de Doutorado, Departamento de Ecologia, UnB, 244 p.

- Marimon, B. S.; Felfili, J. M. & Haridasan, M. 2001a. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: I. A forest of *Brosimum rubescens* Taub. *Edinburgh Journal of Botany* 58(1): 123-137.
- Marimon, B. S.; Felfili, J. M. & Haridasan, M. 2001b. Studies in monodominant forests in eastern Mato Grosso, Brazil: II. A forest in the Areões Xavante Indian Reserve. *Edinburgh Journal of Botany* 58(3): 483-497.
- Marimon, B. S.; Felfili, J. M.; Lima, E. S. & Pinheiro-Neto, J. 2003. Padrões de distribuição de espécies na mata de galeria do Córrego Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, em relação a fatores ambientais. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 12: 1-10.
- Marimon, B. S.; Lima, E. S.; Duarte, T. G.; Chieregatto, L. C. & Ratter, J. A. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil IV. 2006. An analysis of the cerrado-amazonian forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63: 1-21.
- Marimon-Junior, B. H. & Haridasan, M. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáfica de um cerrado e um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre um solo distrófico no leste de Mato grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 913-926.
- Martijena, N. E. 1998. Soil properties and seedling establishment in soils from monodominant and high-diversity stands of the neotropical deciduous forests of México. *Journal of Biogeography* 25: 707-719.
- Martin, M. H. 1968. Conditions affecting distribution of *Mercurialis perennis* L. in certain cambridgeshire woodlands. *Journal of Ecology* 56: 777-793.
- Martins, S. V. & Rodrigues, R. R. 1999. Produção de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*. 22: 405-412.
- Mayor, J. R. & Henkel, T. W. 2006. Do ectomicorrizas alter leaf-litter decomposition in monodominant tropical forests of Guyana? *New Phytologist* 169: 579-588.
- McArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at leaf level. In: Medina, E.; Mooney, H. A. & Vásquez-Yanes (eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Pp. 139-154. Dr. W. Junk Publications, The Hague, The Netherlands.
- Medina, E.; Cuevas, E.; Figueiroa, J. & Lugo, A. E. 1994. Mineral content of leaves from tree growing on serpentine soils under contrasting rainfall regimes in Puerto Rico. *Plant and Soil* 158: 13-21
- Meentmeyer, V. 1982. World pattern and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience* 32: 125-128.
- Meguro, M.; Vinueza, G. N. & Delitti, W. B. C. 1979. Ciclagem de nutrientes na Mata Mesófila Secundária, São Paulo, I: Produção e conteúdo de nutrientes minerais no folheto. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 7: 11-31.
- Meizer, F. C.; Goldstein, G.; Franco, A. C.; Bustamante, M. M. C.; Iglar, E.; Jackson, P.; Caldas, L. & Rundel, P. W. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-282.
- Melillo, J. M.; Aber, J. D. & Muratore, J. F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626.
- Mello, F. A. F.; Brasil-Sobrinho, M. O. C.; Arzolla, S.; Silveira, R. I.; Cobra-Netto, A. & Kiehl, J. C. 1985. *Fertilidade do Solo*. 3^a. ed. Nobel, São Paulo. 400 p.

- Mesquita, R. C. G.; Workman, S. W.; Neely, C. N. 1998. Slow litter decomposition in a *Cecropia* dominated secondary forest of central Amazonia. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 167-175.
- Mikola, J. & Setälä, H. 1998. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. *Oikos* 83: 180-194.
- Milliken, W. & Ratter, J. A. 1989. *The vegetation of the Ilha de Maracá*; first report of the vegetation survey of the Maracá Rainforest Project (INPA/RGS/SEMA), RBG, Edinburgh. 277 p.
- Molofsky, J. & Augspurger, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*: 73: 68-77.
- Monk, C. D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47: 504-505.
- Moraes, R. M. D.; Dellitti, W. B. C. & Vuono, Y. S. 1999. Litterfall and litter nutrient content in two Brazilian Tropical Forests. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 9-16.
- Morelato, L. P. C.; Rodrigues, R. R.; Leitão-Filho, H. F. & Joly, C. A. 1989. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecidual na Serra do Japí, Jundiá, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 13: 27-32.
- Morelato, L. P. C. 1992. Nutrient cycling in two south-east Brazilian forest. I. Litterfall and litter standing-crop. *Journal of Tropical Ecology* 8: 205-215.
- Morris, H. D. & Pierre, W. H. 1947. The effect of calcium, phosphorus, and iron on the tolerance of *Lespedeza* to manganese toxicity in culture solutions. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 12: 382-386.
- Mulder, C. P. H.; Uliassi, D. D. & Doak, D. F. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Ecology* 98: 6704-6708.
- Nardoto, G. B. 2000. *Efeito de Queimadas na Mineralização de Nitrogênio e em Processos de Ciclo biogeoquímico em uma Área de cerrado stricto sensu*. Dissertação de mestrado, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília. 90 p.
- Nardoto, G. B.; Bustamante, M. M. C.; Pinto, A. S. & Klink, C. A. 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna áreas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology* 22: 191-201.
- Nascimento, M. T. & Cunha, C. N. 1989. Estrutura e composição florística de um Cambarazal no pantanal de Poconé-MT. *Acta Botanica Brasilica* 3: 3-23.
- Nascimento, M. T. & Proctor, J. 1997. Soil and plant changes across a monodominant rain forest boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 387-395.
- Nascimento, M. T. & Proctor, J. 2001. Leaf herbivory on three tree species in a monodominant and two other Terra Firme forests on Maracá Island, Brazil. *Acta Amazonica* 31(1): 27-38.
- Nascimento, M. T. & Villela, D. M. 1986. O cambarazal no Pantanal de Mato Grosso. *Boletim da Fundação Brasileira para Conservação da Natureza* 21: 116-123.
- Nascimento, M. T. 1994. *A Monodominant Rain Forest on Maracá Island, Roraima, Brazil: Forest Structure and Dynamics*. PhD. Dissertation. University of Stirling, Scotland.
- Nascimento, M. T.; Proctor, J. & Villela, D. M. 1997. Forest structure, floristic composition and soils of an Amazonian monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 54(1): 1-38.

- Nepstad, D. C. ; Moutinho, P.; Dias-Filho, M. B.; Davidson, E.; Cardinot, G.; Markewitz, D.; Figueiredo, R.; Vianna, N.; Chambers, J. Ray, D.; Guerreiros, J. B.; Lefebvre, P.; Sternberg, L.; Moreira, M.; Barros, L.; Ishida, F. Y.; Tohlver, I.; Belk, E.; Kalif, K. & Schwalbe, K. 2002. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research* 107: 1-18.
- Nepstad, D. C.; Carvalho, C. R.; Davidson, E. A.; Jipp, P. H.; Lefebvre, P. A.; Negreiros, G. H.; Silva, E. D.; Stone T. A.; Trumbore S. E. & Vieira, S. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nepstad, D.; Moutinho, P. R. S. & Markewitz, D. 2001. The recovery of biomass, nutrient stocks, and deep soil functions in secondary forests. In: McClain, M. E.; Victoria, R. L & Ritchey (eds.). *Biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world*. Pp. 193-155. Oxford University Press, New York.
- Nepstad, D.C.; Jipp, P. H.; Moutinho, P. R.; Negreiros, G. H. & Vieira, S. 1995. Forest recovery following pasture abandonment in Amazonia: Canopy seasonality, fire resistance and ants. In: Rapport, D. J.; Gaudet, C. L. & Calow, P. (eds.). *Evaluating and Monitoring the Health of Large-Scale Ecosystem*. Pp. 333-349. Springer-Verlag, Berlin.
- Newsham, K. K. 2003. Response of saprotrophic fungal communities to declining SO₂ pollution in the natural environment. *Pedobiologia* 47: 77-84
- Nielsen, S. N. & Müller F. 2000. Emergent Properties of Ecosystems. In: Joergensen, S.E. & Müller, F. (eds.). *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. Pp. 195-216. CRC Publishers, New York.
- Nijls, I. & Roy, J. 2000. How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos* 88: 57-66.
- Nill, D. & Nill, E. 1993. The efficient use of mulch layers to reduce runoff and soil loss. In: Mulongoy, K & Merckx, R. (eds.). *Soil organic matter dynamics and sustainability of tropical agriculture*. Pp. 331-339. John Willey & Sons, Chichester.
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro-RJ.
- O'Neil, R. V. & De Angelis, D. L. 1980. A comparative productivity and biomass relations of forest ecosystems. In: Reichle, D. (ed.). *Dynamic properties of forest ecosystem*. Pp. 411-449. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ogée, J. & Brunet, Y. 2002. A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255: 212-233.
- Oliveira, R. E. 1997. *Aspectos da dinâmica de um fragmento florestal em Piracicaba-SP: silvigenese e ciclagem de nutrientes*. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba. 79p.
- Oliveira, R. S.; Bezerra, L.; Davidson, E. A., Pinto, F.; Klink, C. A.; Nepstad, D. C. & Moreira, A. 2005. Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Functional Ecology* 19: 574-581.
- Olson, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Orians, G. H. 1997. Global biodiversity I: Patterns and processes. In: Gary, K. M.; Carroll, C. R. & Contributors (orgs.). *Principles of Conservation Biology*, Pp. 87-123. 2^a ed. Sinauer, Massachusetts.
- Orians, G. H.; Dirzo, R. & Cushman, J. H. 1996. Introduction. In: Orians, G. W.; Dirzo, R. & Cushman, J. H. (eds.). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Pp. 49-67. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg.

- Osono, T. & Takeda, H. 2004. Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species. *Ecological Research* 19: 593-602.
- Pagano, S. N. & Durigan, G. 2000. Aspectos da ciclagem de nutrientes em Matas Ciliares do oeste do Estado de São Paulo, Brasil. In: Rodrigues, R. R. & Leitão Filho H. F. (eds.). *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Pp.109-123. Editora da USP/Fapesp, São Paulo.
- Pagano, S. N. 1989. Produção de folheto em mata mesófila semidecídua no município de Rio Claro, SP. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 633-639.
- Palm, C. A. & Sanchez, P. A. 1990. Decomposition and nutrient release patterns of the leaves of three tropical legumes. *Biotropica* 22: 330-338.
- Park, H. T.; Hattori, S. & Tanaka, T. 1998. Development of a numerical model for evaluating the effect of litter layer on evaporation. *Journal of Forest Research* 3: 25-33.
- Parrón, L. 2004. *Relação entre aspectos do ciclo biogeoquímico e gradiente topográfico na Mata de Galeria do Córrego Pitoco (DF)*. Tese de Doutorado. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília.
- Paschke, M. W.; Valdecantos, A. & Redente, E. F. 2005. Manganese toxicity thresholds for restoration grass species. *Environmental Pollution* 135: 313-322.
- Pedroni, F.; Sanchez, M. & Santos, F. A. M. 2002. Fenologia da copaíba (*Copaifera langsdorffii* Desf. – Leguminosae, Caesalpinioideae) em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 177-182.
- Peña, M. L. P.; Marques, R.; Jahnel, M. C.; Anjos, A. dos. 2005. Respiração microbiana como indicador da qualidade do solo em ecossistema florestal. *Floresta* 35: 117-127
- Pereira, A.R.; Angelocci, L.R.; Sentelhas, P.C. 2002. *Agrometeorologia: Fundamentos e aplicações práticas*. Guaíba Editora Agropecuária, Guaíba. 478 p.
- Peres, J. R. R.; Suhet, A. R.; Vargas, M. A. T. & Drozdowicz, A. 1983. Litter production in areas of Brazilian "cerrados". *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 18: 1037-1043.
- Perez-Harguindeguy, N. Diaz, S.; Cornelissen, J. H. C.; Vendramini, F.; Cabido, M. & Castellanos, A. 2000. Chemistry toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- Pimm, S. L.; Russel, G. J.; Gittleman, J. L.; Brooks, T. M. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Pinto, J. R. R. & Oliveira-Filho, A. T. 1999. Perfil florístico e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta de vale no Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 53-67.
- Pinto, S. I. C. 2005. *Florística, estrutura e ciclagem de nutrientes em dois trechos de floresta estacional semidecidual na Reserva floresta Mata do Paraíso, Viçosa-MG*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa. 110 p.
- Pires, J. M. 1974. Tipos de vegetação da Amazônia. *Brasil Florestal* 17: 48-58.
- Pires, L. A.; Brites, R. M.; Martel, G. Pagano, S. N. 2006. Produção, acúmulo e decomposição de serapilheira em uma restinga da Ilha do Mel, Paranaguá, PR, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 20: 173-184.
- Pitman, H. T. 1989. Rainfall interception by bracken litter-relationship between biomass, storage and drainage rate. *Journal of Hydrology* 111: 281-291.
- Prado, H. 2003. *Solos do Brasil: gênese, morfologia, classificação, levantamento, manejo agrícola e geotécnico*. Hélio do Prado, 3ª ed. Piracicaba. 275 p.

- Prescott, C. E. 2005. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management* 220: 66–74.
- Proctor, J. 1983. Tropical forest litterfall I - Problems of data comparison. In: Sutton, S. L.; Whitmore, S. L.; Chadwick, T. C. (Eds.). Pp. 267-273. *Tropical rain forest: ecology and management*. London. Blackwell Scientific Publications.
- Puig, H. & Delobelle, J. P. 1988. Production de litière, nécromasse, apports minéraux ao sol para la litière en forêt Guyanaise. *Revue d'Ecologie* 43: 3-22.
- Quesada, C. A.; Miranda, A. C.; Hodnet, M. G.; Santos, A. J. B., Miranda, H. S. & Breyer, L. M. 2004. Seasonal and depth variation of soil moisture in a burned open savanna (campo sujo) in central Brazil. *Ecological Applications* 14: S33-S41.
- RADAMBRASIL. 1981. *Levantamento de recursos naturais*. Ministério das Minas e Energia 25, Folha SD-22/Goiás. 636 p.
- Rai, S.N. & Proctor, J. 1986. Ecological Studies on Four Rainforests in Karnataka, India. *Journal of Ecology* 74: 439-54.
- Randall, G. W.; Schulte, E. E. & Corey, R. B. 1975. Soil Mn availability to soybeans as affected by mono ans diammonium phosphate. *Agronomy Journal* 67: 705-709.
- Ranzani, G. 1971. Solos de cerrado no Brasil. In: Ferri, M. G. (ed.). *Simpósio sobre o Cerrado III*. Pp. 26-43. Edgard Blucher Ltda, São Paulo.
- Ratter, J. A. 1992. Transition between cerrado and forest vegetation in Brazil. In: Furley, P. A.; Proctor, J. & Ratter, J. A. (eds). Pp. 417-429. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boudaries*. Chapman & hall, London.
- Ratter, J. A.; Richardson, P. W. & Argent, G. 1973. Observation on vegetation of northeastern Mato Grosso I. Woody vegetation types of Xavantina-Cachimbo expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B, Biological Sciences* 266: 449-492.
- Ratter, J.A., Bridgewater, S. & Ribeiro, J.F. 2003. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: Comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburg Journal of Botany* 60: 57-109.
- Read, J.; Hallam, P. & Cherrier, J. F. 1995. The anomaly of monodominant tropical rainforests: some preliminary observations in the *Nothofagus*-dominated rain forests of New Caledonia. *Journal of Tropical Ecology* 11: 359-389.
- Reich, P. B. & Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Reichardt, K. 1985. Água: absorção e translocação. In: Ferri, M. G. (ed.). Pp. 3-74. *Fisiologia Vegetal*. E.P.U., São Paulo.
- Reis, A. E. G. & Rassini, J. B. 1986. Aproveitamento de Várzeas. In: Goedert, W. J. (org.). *Solos dos Cerrados*. Pp. 353-384. Embrapa / Nobel, São Paulo.
- Resende, M. & Albuquerque, P. E. P. 2002. Métodos e estratégias de manejo de irrigação. *Circular Técnica da Embrapa Milho e Sorgo* 19: 1-10.
- Richards, J. H. & Caldwell. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Richards, P. W. 1996. *The Tropical Rain Forest*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 575 p.
- Rizzini, C. T. 1979. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. 2ª. ed. EDUSP, São Paulo. 374 p.
- Rodrigues R. R. 1992. *Análise da vegetação nas margens do Rio Passa Cinco, Ipeúna, SP*. Tese de Doutorado, Unicamp. 373 p.
- Rodrigues, R. R. & Naves, A. G. 2000. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In: Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (eds.). *Matas de ciliares: conservação e recuperação*. Pp. 45-71. Editora da USP/Fapesp, São Paulo.

- Rodrigues, R. R. & Shepherd, G. J. 2000. Fatores condicionantes da vegetação ciliar. In: Rodrigues, R. R. & Leitão-Filho, H. F. (eds.). Pp. 101-107. *Matas ciliares: conservação e recuperação*. Edusp/Fapesp, São Paulo.
- Roovers, P. 2005. *Impact of outdoor recreation on ecosystems: toward an integrated approach*. Ph. D Thesis. University of Leuven, The Netherland. 188 p.
- Rowe, P. B. 1995. Effects of forest floor on disposition of rainfall in the pine stands. *Journal of Forestry* 53: 342-348.
- Rubinstein, A. & Vasconcelos, H. L. 2005. Leaf-litter decomposition in Amazonian forest fragments. *Journal of Tropical Ecology* 21: 699-702.
- Sala, O. E.; Chapin F. S. III; Armesto, J. J.; Berlow, E.; Bloomfield, J.; Dirzo, R.; Huber-Sanwald, E.; Huenneke, L. F.; Jackson, R. B.; Kinzig, A.; Leemans, R.; Lodge, D. M.; Mooney, H. A.; Oesterheld, M.; Poff, L.; Sykes, M. T.; Walker, B. H.; Walker, M. & Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770 – 1774.
- Sampaio, A. B.; Walter, B. M. T.; Felfili, J. M. Diversidade e distribuição de espécies arbóreas em duas matas de galeria na micro-bacia do Riacho Fundo, Distrito Federal. *Acta Botanica Brasilica* 14: 197-214.
- Sampaio, E. V. S. B.; Dall'Olio, A.; Nunes, K. S. & Lemos, E. E. P. 1993. A Model of Litterfall, Litter Layer Losses and Mass Transfer in a Humid Tropical Forest at Pernambuco, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 9: 291-301.
- Sanchez, G. & Alvarez-Sanchez, J. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* 36: 191-201.
- Saník, J.; Perkins, A. T. & Schrenk, W. G. 1952. The effect of the calcium-magnesium ratio on the solubility and availability of plant nutrients. *Soil Science Society of America Journal* 16: 263.
- Santos-Junior, U. M.; Gonçalves, J. F. C. & Feldspach, T. R. 2006. Growth leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 226: 299-309.
- Sato, Y.; Kumagai, T.; Kume, A.; Otsuki, K. Ogawa, S. 2004. Experimental analysis of moisture dynamics of litter layers – the effects of rainfall conditions and leaf shapes. *Hydrological Processes* 18: 3007-3018.
- Sayer, E. J.; Tanner, E. V. J. & Cheesman, A. W. 2006. Increased Litterfall Changes Fine Root Distribution in a Moist Tropical Forest: *Plant and Soil* 281: 5-13.
- Schaefer, M. 1991. Ecosystem processes: secondary production and decomposition. In: Röhrig, B. & Ulrich, B (eds.). *Temperate deciduous forests; ecosystems of the world*. Pp. 175-218. Elsevier, Amsterdam.
- Schlittler, F. H. M.; De Marinis, G.; César, O. 1993. Decomposição da serapilheira produzida na floresta do Morro do Diabo (região do Pontal do Paranapanema, Estado de São Paulo). *Naturalia* 18: 149-156.
- Scholz, F. G.; Bucci, S. J.; Goldstein, G.; Meizer, F. C. & Franco, A. C. 2002. Hydraulic redistribution of soil water by savanna trees. *Tree Physiology* 22: 603-612.
- Schulze, E. D. & Mooney, H. A. 1993. Ecosystem function of biodiversity: a summary. In: Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (eds.). Pp. 497-510. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-verlag, Berlin.
- Schwartz, M. W.; Brigham, C. A.; Hoeksema, J. D.; Lyons, K. G.; Mills, M. H. & Mantgen, P. J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122: 297-305.

- Scott, D. A.; Proctor, J. & Thompson, J. 1992a. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology* 80: 705-717.
- Scott, D. A.; Proctor, J. & Thompson, J. 1992b. A semi evergreen forest on Maracá Island II. Litter and nutrient cycling. In: Hemming, J. (ed.). *The rainforest edge. Plant and Soil Ecology of Maracá Island, Brazil*. Manchester University Press, Manchester.
- Semwal, R. L.; Maikhuri, R. K.; Rao, K. S.; Sen, K. K. & Saxena, K. G. 2003. Leaf litter decomposition and nutrient release patterns of six multipurpose tree species of central Himalaya, India. *Biomass and Bioenergy* 24: 3–11.
- Setälä, H. & McLean, M. A. 2004. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139: 98-107.
- Shiels, A. B. 2006. Leaf litter decomposition and substrate chemistry of early successional species on landslides in Puerto Rico. *Biotropica* 38: 348–353.
- Siegel, S. & Castellan-Júnior, N. T. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mac Graw-Hill, New York.
- Silva Júnior, M. C. 1995. *Tree communities of the Gallery Forests of the IBGE Ecological Reserve, Federal District Brazil*. Ph.D. thesis. University of Edinburgh. Edinburgh.
- Silva-Júnior, M. C. 1997. Relationships between the tree communities of the Pitoco, Monjolo and Taquara Gallery Forests and Environmental Factors. In: J. Imaña-Encinas & C. Kleinn (eds.). Pp. 287-298. *Proceedings of the International Symposium on Assessment and Monitoring of Forests in Tropical Dry Regions with special reference to Gallery Forests*. Brasília.
- Silva, M. F. F. & Lobo, M. G. A. 1982. Nota sobre deposição da matéria orgânica em floresta de terra firme, várzea e igapó. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 56: 1-13.
- Silver, W. L.; Brown, S. & Lugo, A. 1996. Biodiversity and biogeochemical cycles. In: Oriens, G. W.; Dirzo, R. & Cushman, J. H. (eds.). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Pp. 49-67. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg.
- Sizer, N. C.; Tanner, E. V. J. & Ferraz, I. D. K. 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16: 853-863
- Smith, K.; Gholz, H. L. & Oliveira, F. A. 1998. Litterfall and nitrogen-use efficiency of plantations and primary forest in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 109: 209-220.
- Smith, V. C. & Bradford, M. A. 2003a. Litter quality impacts on grassland litter decomposition are differently dependent on soil fauna across time. *Applied Soil Ecology* 24: 197-203.
- Smith, V. C. & Bradford, M. A. 2003b. Do non-additive effects on decomposition in litter-mix experiments result from differences in resource quality between litters? *Oikos* 102: 235-242.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. *Biometrics: the principle and practice of statistics in biological research*. 2ed. W. H. Freeman & Co., San Francisco, 776p.
- Sommers, I. I. & Shive, J. W. (1942). The iron –manganese relation in plant metabolism. *Plant Physiology* 17: 582-602.
- Songwe, N. C.; Fasehun, F. E. & Okali, D. U. U. 1988. Litterfall and productivity in a tropical rain-forest, southern Bakundu Forest Reserv, Camerron. *Journal of Tropical Ecology* 4: 25-37.

- Souza, J. R.; Pinheiro, F. M. A.; Araújo R. L. C.; Pinheiro, J. R. & Hodnet, M. G. 1996. Temperatura and moisture profiles in soil beneath Forest and pasture areas in eastern Amazonia. In: Gash, J. C.; Nobre, C. A.; J. M. Roberts & Victoria, R. L. (Eds.) *Amazonian Deforestation and Climate*. Pp. 125-137. John Wiley & Sons, U. K.
- Spain, A. V. & Le Freuve, R. P. 1987. Breakdown of four litters of contrasting quality in a tropical Australian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 24: 279-288.
- Spain, A. V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *Journal of Ecology* 72: 947-961.
- Spera, S. T.; Reatto, A.; Correia, J. R. & Souza-Silva, J. C. 2000. Características físicas de um latossolo vermelho-escuro no cerrado de Planaltina-DF submetido à ação do fogo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35: 1817-1824.
- SPSS Incorporation. 1997. *SPSS for Windows: statistical package for the social sciences release 7.0*. SPSS Inc., Chicago.
- Stark, N. M. & Jordan, C. F. 1978. Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. *Ecology* 59: 434-437.
- Stevens, M. H. H. & Carson W. P. 1999. Plant density determines species richness along an experimental productivity gradient. *Ecology* 80: 455-465.
- Stohlgren, T. J. 1988. Litter dynamics in two sierran conifer forests: II. Nutrient release in decomposing leaf litter. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1136-1144.
- Sundarapandian, S. M. & Swamy, P. S. 1999. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management* 123: 231-244.
- Swamy, H. R. & Proctor, J. 1994. Litterfall and nutrient cycling in four rain forests in the Sringeri area of the Indian Western Ghats. *Global Ecology and Biogeography Letters* 4: 155-165.
- Swift, M. J. & Bignell, D. 2000. Standard methods for assessment of soil biodiversity and land use practice. *Alternatives to Slash and Burn Project Lecture Note 6B, ICRAF, SE Asia, Bogor*. 34 p.
- Swift, M. J.; Heal, O. W. & Anderson, J. M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystem – Studies in Ecology*. Blackwell. Oxford. 373 p.
- Symstad, A. J.; Tilman, D.; Willson, J. & Knops, J. M. H. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81: 389-397.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2nd Ed. Sinauer Associates, INC. Massachusetts. 792 p.
- Tan, K. H. 1996. *Soil sampling, preparation, and analysis*. Marcell Dekker. New York. 408 p.
- Tápia-Coral, S. C.; Luizão, F. J.; Wandelli, E. & Fernandes, E. C. M. 2005. Carbon and nutrient stocks in the litter layer of agroforestry systems in central Amazonia, Brazil. *Agroforestry Systems* 65: 33-42.
- Tarbutch E. J. & Lutgens, F. K. 1997. *Earth Science*. 8th ed. Prentice Hall, New Jersey.
- Taylor, B. R.; Parkinson, D. & Parsons, W. F. J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay-rates: a microcosm test. *Ecology* 70: 97-104.
- Taylor, D. R.; Aarssen, L. W. & Loehle, C. 1990. On the relationship between r/k selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for life history strategies. *Oikos* 58: 239-250.
- Thebault, E.; Huber, V. & Loreau, M. 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116: 163-173.

- Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Miliken, W.; Ratter, J. A. & Scott, D. A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *Journal of Ecology* 80: 689-703.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton. 296 p.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211
- Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M. & Sieman, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D.; Reich, P. B. & Knops, J. M. H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629-632.
- Tilman, D.; Reich, P. B.; Knops, J.; Wedin, D.; Mielke, T. & Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Tiunov, A. V. & Scheu, S. 2005. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi. *Oecologia*: 142: 636-42.
- Tobon-Marin, C.; Bouten, I. W. & Dekker, S. 2000. Forest floor water dynamics and root water uptake in four forest ecosystems in northwest Amazonia. *Journal of Hydrology* 237: 169-183.
- Tong, Y. P.; Rengel, Z. & Graham, R. D. 1997. Interactions between nitrogen and manganese nutrition of barley genotypes differing in manganese efficiency. *Annals of Botany* 79: 53-58.
- Torti, S. D. & Coley, P. D. 1999. Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica* 31(2): 220-228.
- Torti, S. D.; Coley, P. D. & Janos, D. P. 1997. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in two tropical monodominant trees. *Journal of Tropical Ecology* 13: 623-629.
- Torti, S. D.; Coley, P. D. & Kursar, T. A. 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *The American Naturalist* 157: 141-153.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. *Forest Science* 23: 307-316.
- Twyman, E. S. 1951. The iron and manganese requirements of plants. *New Phytologist* 50: 210-216.
- van den Berg, E. & Oliveira-Filho, A.T. 1999. Spatial partitioning among tree species within an area of tropical montane gallery forest in south-eastern Brazil. *Flora* 194: 249-266.
- van der Driesche, R. 1974. Prediction of nutrient status of trees by foliar analysis. *Botanical Review* 40: 347-394.
- van Heerwaarden, L. M.; Toet, S. & Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101: 664-669.
- Varjabedian, R. & Pagano, S. N. 1988. Produção e decomposição de folheto em um trecho de mata atlântica de encosta no município de Guarujá, S. P. *Acta Botanica Brasilica* 1: 243-256.
- Veloso, H. P., Rangel-Filho, A. L. R. & Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro.

- Villela, D. M. & Proctor, J. 1999. Litterfall mass, chemistry, and nutrient retranslocation in a monodominant forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. *Biotropica* 34: 334-347.
- Villela, D. M. & Proctor, J. 2002. Leaf litter decomposition and monodominance in the *Peltogyne* Forest of Maracá Island, Brazil. *Biotropica* 31: 198-211.
- Villela, D. M.; Nascimento, M. T.; Aragão, L. E. O. C. & Gama, D. M. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506-516.
- Vital A. R. T.; Guerrini, I. A.; Franken, W. K. & Fonseca, R. C. B. 2004. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. *Revista Árvore* 28: 793-800.
- Vitousek, P. M. & Sanford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forests. *Annual Review of Ecological Systems* 65: 285-298.
- Vitousek, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitations in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Vogt, K. A.; Grier, C. C. & Vogt, D. J. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above and belowground detritus of world forest. *Advances in Ecological Research* 15: 303-377.
- Vorobeichik, E. L. 1997. On the methods for measuring forest litter thickness to diagnose the technogenic disturbance ecosystems. *Russian Journal of Ecology* 28: 230-234.
- Vu, Q. M. & Nguyen, T. T. 2000. Microarthropod community structures (Oribatei and Collembola) in Tam Dao National Park, Vietnam. *Journal of Bioscience* 25: 379-386.
- Waldren, S.; Etherington, J. R. & Davies, M. S. 1987. Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. XIV. Iron, manganese, calcium and phosphorus concentrations in leaves and roots of *Geum rivale* L. and *G. urbanum* L. grown in waterlogged soil. *New Phytologist* 106: 689-696.
- Walter, B. M. T. *Distribuição espacial de espécies perenes em uma mata de galeria inundável no Distrito Federal: forística e fitossociologia*. 1995. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília. 200 p.
- Wardle, D. A. & Lavelle, P. 1997. Linkages between soil biota, plant litter quality and decomposition. In: Cadish, G. & Giller, K.E. (eds). *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*. Pp.107-124. Cambridge: CAB International, U. K.
- Wardle, D. A.; Bonner, K. I. & Nicholson, K. S. 1997. Biodiversity and plant litter: Experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Waringh, R. H. & Schlesinger, W. H. 1985. Forest ecosystem, concepts and mangement. Academic Press Inc., Orlando. 340 p.
- Wedin, D. A. & Tilman, D. 1992. Nitrogen cycling, plant competition and the stability of tallgrass prairie. In: Smith, D. D. & Jacobs, C. (eds.). *Proceedings of the Twelfth North AmericanPrairie Conference: Recapturing a Vanishing Heritage*. Pp. 5-8. Cedar Falls: University of Northern Iowa Press, Iowa.
- Went, F. W. & Stark, N. The Biological and Mechanical Role of Soil Fungi. *Proceedings of the National Academy of Science of USA* 60: 497-504.
- Wieder, R. K. & Lang, G. 1982. A critique of the analytical methods used examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.

- Wilcke, W. & Lilienfein, J. 2002. Biogeochemical consequences of the transformation of native Cerrado into *Pinus caribaea* plantation in Brazil. *Plant and Soil* 238: 179-189.
- Williams-Linera, G. & Tolome, J. 1996. Litterfall, Temperate and Tropical Dominant Trees, and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica* 28: 649-656.
- Wittich, K. P. 2005. A single-layer litter-moisture model for estimating forest-fire danger. *Meteorologische Zeitschrift* 14: 157-164.
- Wood, T. E.; Lawrence, D. & Clark, D. A. 2006. Determinants of leaf litter nutrient cycling in a tropical rain forest: Soil fertility versus topography. *Ecosystems* 9: 700-710.
- Wright, S. J. & Cornejo, F. H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71: 1165-1175.
- Wright, S. J. 1996. Plant species diversity and ecosystem functioning in tropical forest. In: Orians, G. W.; Dirzo, R. & Cushman, J. H. (eds.). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Pp. 49-67. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Xu, Z. G.; Yan, B. X.; He, Y.; Song, C. 2007. Nutrient limitation and wetland botanical diversity in northeast China: Can fertilization influence on species richness? *Soil Science* 172: 86-93.
- Xuluc-Tolosa, F. J.; Vester, H. F. M.; Ramírez-Marcial, N.; Castellanos-Albores, J. & Lawrence, D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary Forest in Campeche, México. *Forest Ecology and Management* 174: 401-412.
- Yamamura, N. 2006. Relationships between biodiversity and ecosystem functioning across different scales. *Ecological Research* 21: 1-2.
- Zaharah, A. R. & Bah, A. R. 1999. Patterns of decomposition and nutrient release by fresh *Gliricidia* (*Gliricidia sepium*) leaves in an ultisol. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 55: 269-277.
- Zang, Q. & Zak, J. C. 1995. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. *Ecology* 76: 2196-2204.
- Zar, J.H. 1999. *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, 4^a ed. New Jersey. 663 p.