

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS – UEA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CLIMA E AMBIENTE**

**DINÂMICA DOS LIMITES FLORESTA-SAVANA AO NORTE DA AMAZÔNIA E
SUAS IMPLICAÇÕES NO ACÚMULO DE BIOMASSA E NO ESTOQUE DE
CARBONO**

FABIANA RITA DO COUTO SANTOS

**MANAUS – AMAZONAS
ABRIL 2013**

FABIANA RITA DO COUTO SANTOS

**DINÂMICA DOS LIMITES FLORESTA-SAVANA AO NORTE DA AMAZÔNIA E
SUAS IMPLICAÇÕES NO ACÚMULO DE BIOMASSA E NO ESTOQUE DE
CARBONO**

Orientador: Dr. Flávio Jesus Luizão

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em
Clima e Ambiente do Instituto Nacional de
Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos
para a obtenção do título de doutor em Clima e
Ambiente, área de concentração Geociências.

MANAUS – AMAZONAS

ABRIL 2013

Banca examinadora do trabalho escrito

Dr. Luiz Carlos Pessenda	Centro de Energia Nuclear na Agricultura USP	(APROVADO)
Dr. Yosio Edemir Shimabukuro	Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais	(APROVADO)
Dr. Hedinaldo Narciso Lima	Universidade Federal do Amazonas	(APROVADO)
Dr. Jean Dalmo Oliveira Marques	Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Amazonas	(APROVADO)

Banca examinadora da defesa oral pública

Dr. Yosio Edemir Shimabukuro	Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais	(APROVADO)
Dr. Genilson Pereira Santana	Universidade Federal do Amazonas	(APROVADO)
Dra. Maria Lúcia Absy	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia	(APROVADO)
Dr. Luiz Antônio Cândido	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia	(APROVADO)

S237 Santos, Fabiana Rita do Couto
Dinâmica dos limites floresta-savana ao norte da Amazônia e suas implicações no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono / Fabiana Rita do Couto Santos. --- Manaus : [s.n.], 2013.
xii, 116 f. : il.

Tese (doutorado) --- INPA / UEA, Manaus, 2013.
Orientador : Flávio Jesus Luizão
Área de Concentração : Interações Clima-Biosfera na Amazônia

1. Dinâmica de vegetação – Amazônia. 2. Mudanças climáticas – Amazônia. 3. Savanização. 4. Sequestro de carbono. 5. Ecótono. 6. Estação Ecológica de Maracá (RR). I. Título.

CDD 19. ed. 581.5542

Sinopse:

Neste estudo combinamos diferentes abordagens metodológicas para avaliar as flutuações dos limites floresta-savana em áreas de transição com diferentes estratégias de conservação ao norte da Amazônia Brasileira e suas implicações no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono na vegetação e no solo. Levantamos a real influência do clima e da presença de distúrbios no processo de “savanização” da Amazônia propostas pelos modelos climáticos, e apontamos a importância de uma unidade de conservação em sequestrar carbono e deter este processo.

Palavras-chave: Dinâmica de vegetação, mudanças climáticas, carbono isótopo, sequestro de carbono, ecótono, unidades de conservação, savanização.

AGRADECIMENTOS

Ao longo do caminho em busca do conhecimento científico e a cada passo dado no desenvolvimento deste trabalho encontrei apoio de diversas pessoas e instituições que contribuíram cada um a sua maneira, para a conclusão desta tese. A vocês gostaria de oferecer aqui meus sinceros agradecimentos.

Mesmo a longas distâncias, eles sempre se fizeram presentes. Incansáveis em não me deixar desistir nem sequer por um momento de correr atrás dos meus sonhos e objetivos e, me fizeram acreditar que tudo é possível. Meus queridos pais, obrigado por investirem em minha formação, e a todos os Couto-Santos por me darem o conforto e o carinho necessários para sempre seguir em frente.

Agradeço a Ítalo Mourthé, por aguçar minha busca pelos ideais Amazônicos, por me propiciar riquíssimas discussões acerca do conhecimento científico e pelo carinho e apoio que foram fundamentais durante todo o percurso trilhado até aqui. E, a todos os amigos que tão bem me acolheram em Manaus e Boa Vista durante estes 4 anos.

Agradeço ainda ao meu orientador Flávio Luizão, por acreditar em meu potencial, aceitar o desafio da orientação e reviver as experiências da Estação Ecológica de Maracá mesmo em vias de sua aposentadoria. Ao suporte e incentivo constante de Antônio Manzi e Rita Andreoli frente à coordenação do curso de pós-graduação em Clima e Ambiente, e a todo o apoio da equipe do LBA, especialmente à Daniele Rebelo e Erika Schloemp.

Pelas sugestões no delineamento inicial deste estudo, auxílio nas análises estatísticas, ensino das técnicas, disponibilização de referências bibliográficas, discussões teóricas ou pelas revisões dos artigos, sou especialmente grata à Reinaldo Barbosa, Arnaldo Carneiro-Filho, Plínio Camargo, Peter Furley, Bruce Nelson, Yosio Shimabukuro, Valdete Duarte, Flávia Pinto, Thierry Desjardins, Gabriela Nardoto, Tania Saniotti, Beto Quesada, Tânia Pimentel, Celso Morato, Marcos Heil Costa, Luiz Cândido, Hedinaldo Lima e Ítalo Mourthé.

Todo o apoio logístico oferecido pelo ICMBio, pela equipe da Estação Ecológica de Maracá, pelos fazendeiros do seu entorno e pelo núcleo de pesquisas do INPA em Roraima, foram essenciais para realização do trabalho de campo deste estudo. As análises químicas e físicas das amostras de solo não seriam possíveis sem o apoio de toda a equipe do laboratório de triagem e laboratório temático de solos e plantas do INPA, em especial aos técnicos Marcelo Lima e Jonas Morais Filho, do laboratório ecologia isotópica do CENA/USP, e do laboratório de manejo de solos do núcleo de pesquisa agrícola da UFRR. Agradeço ainda ao CPRM e INMET, pelos dados climáticos cedidos e ao ICMBio pela imagem *QuickBird* disponibilizada.

Para finalizar agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida (processo n° 143654/2008-0), e ao Grupo Boticário de Proteção à Natureza (Projeto 0889_20102) pelo suporte financeiro intermediado pela Associação de Levantamento Florestal do Amazonas (ALFA) que tornou este estudo viável.

RESUMO

Modelos acoplados carbono/clima prenunciam mudanças globais nos ciclos do carbono e da água em um futuro próximo, substituindo gradualmente florestas tropicais por savanas na Amazônia, processo conhecido como “savanização”. Os primeiros sinais deste processo são previstos para acontecerem primariamente em regiões de écotono entre estes dois ecossistemas, sendo favorecidos por fatores como alterações climáticas, intensificação do regime de fogo, mudanças no uso da terra, entre outros. A presença de áreas protegidas tem desempenhado um importante papel na manutenção do balanço clima-vegetação, reduzindo a probabilidade de ocorrência de “savanização” na Amazônia. Neste estudo, combinamos diferentes abordagens metodológicas para investigar a flutuação dos limites floresta-savana em uma área de limite biogeográfico e climático ao norte da Amazônia Brasileira e suas implicações no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono na vegetação e no solo. Comparando áreas de enclaves de savana protegidas no interior da unidade de proteção integral Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) com ilhas de matas incrustadas em áreas de matriz de savana não protegidas do seu entorno imediato, constatamos que (i) a dinâmica dos mosaicos floresta-savana ao norte da Amazônia foi influenciada por variações de precipitação e pelo *status* de conservação; (ii) savanas de naturezas distintas apresentam origens e padrões de dinâmica diferenciados, não respondendo da mesma maneira às mudanças climáticas e eventos de fogo ocorridos tanto nas últimas décadas quanto durante o Holoceno; e (iii) alterações da estrutura da vegetação provenientes da presença de distúrbios demonstrou influenciar diretamente o acúmulo de biomassa e estoque de carbono. Após 20 anos de proteção, um potencial aumento do estoque de carbono total, proveniente do avanço de florestas sobre savanas intensificado em períodos de maior precipitação, demonstrou a efetividade da ESEC Maracá em atuar como sumidouro de carbono. Por outro lado, seus enclaves de savanas protegidos se mostraram mais resilientes às mudanças climáticas passadas, por permanecerem estáveis desde sua formação (a pelo menos 5.350 anos AP), apontando uma origem proveniente de condições edáficas não-antropogênicas. Já os mosaicos não protegidos do entorno da ESEC Maracá apresentaram um equilíbrio dinâmico em escala regional, sugerindo estabilidade em 20 anos. A predominância de avanço de florestas em anos com precipitação aumentada (1994–2006) nas áreas não protegidas demonstrou a dominância dos efeitos do clima sobre os efeitos dos distúrbios. Já a ocorrência de “savanização” nessas áreas, em períodos de precipitação reduzida (1986–1994) aponta que, se a tendência de aumento da frequência de eventos climáticos de seca e de fogo esperada pelos modelos climáticos se confirmar para essa região, a extensão e a direção de mudanças futuras dos limites florestais do entorno da ESEC Maracá poderão ser afetadas, comprometendo a biodiversidade local e os serviços ambientais, tais como o estoque de carbono. Evidências da influência de mudanças climáticas passadas foram demonstradas para as matrizes de savanas do entorno da ESEC com a retração de floresta de pelo menos 70 m, ocorrendo entre 10.000 e 780 anos AP pela presença de sinal isotópico típico de florestas em seus solos de profundidade. O melhor entendimento da dinâmica dos limites floresta-savana e das suas variações de biomassa e carbono ainda pouco conhecidas em áreas de transição ao norte da Amazônia, apresentadas neste estudo, pode ser considerada uma primeira aproximação para auxiliar a discussão do valor de diferentes estratégias de conservação e manejo no contexto das políticas de redução das emissões por desmatamento e degradação florestal (REDD) em áreas de limite florestal na Amazônia.

ABSTRACT

DYNAMICS OF FOREST-SAVANNAS BOUNDARIES IN NORTHERN AMAZONIA AND ITS IMPLICATIONS TO BIOMASS ACCUMULATION AND CARBON STOCKS

Some coupled carbon/climate models are predicting globally changes in Amazon carbon and water cycles for the near future, with conversion of forest to savanna like vegetation, in a process called “savannization”. Early signals of this process are predicted to happen primarily in ecotonal areas between forests and savannas ecosystems, favored by factors as fire regime intensification, climate and land use changes, among others. Protected areas seem to play an important role in maintaining the climate-vegetation balance, reducing the probability of “savannization” occurrence in Amazonia. In this study we combined different methodological approaches to investigate the forest-savanna boundaries fluctuations in a Brazilian northern Amazon climatic and biogeographical boundary area and, its implications to vegetation and soil biomass accumulation and carbon stocks. Comparing savanna enclaves within a strictly protected nature reserve (ESEC Maracá) and its outskirts non-protected incrustated forest islands within continuous savanna matrix we found out that (i) the forest-savanna mosaic dynamics in Northern Amazonia was influenced by rainfall changes and conservation status; (ii) with distinct origins and dynamics patterns, different savanna type did not respond the same way to climate change and fire events neither in the last decades nor during the Holocene; (iii) vegetation structure changes from disturbance events have directly influenced biomass accumulation and carbon stocks. After 20 years of protection, a potential total carbon stock increase from forest encroachment into savanna intensified in higher rainfall regime, showed ESEC Maracá effectiveness in act as carbon sink. In the other hand, its protected savanna enclaves proved to be more resilient to past climate changes keeping unchanged since its establishment (at least 5,350 years BP) indicating an origin from non-anthropogenic edaphic conditions. Comparatively, non-protected mosaics outside ESEC Maracá revealed dynamic equilibrium in regional scale, suggesting stability in 20 years. Forest encroachment predominance in augmented rainfall years (1994–2006), in non-protected areas, pointed climate effects prevalence over disturbance effects, while the “savannization” occurrence in reduced rainfall periods (1986–1994) in this area showed evidences that the future changes in extension and directions of forest limits will be affected, disrupting ecological services as carbon stock and local biodiversity, if confirmed the increase of dry events frequency predicted by climate models for this region. Evidences of past climate changes influence were demonstrated to savanna matrix outside ESEC Maracá through forest shrinkage of at least 70 m occurring between 10,000 e 780 years BP, by the presence of typical forest isotopic sign in its depth soils. A better understanding of forest-savanna boundaries dynamics and its biomass and carbon stock variations of little knowledge in northern Amazon transitional areas here presented, should be considered a first approximation to assist discussions about the values of different conservation and management strategies in politic context of reducing emissions from deforestation and forest degradation (REDD) in Amazonian forest edges areas.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
OBJETIVOS	15
CAPÍTULO 1	18
Influência do <i>status</i> de conservação e da variação da precipitação na dinâmica de mosaicos floresta-savana em uma área de transição ao norte da Amazônia Brasileira	19
RESUMO:	20
ABSTRACT:	21
INTRODUÇÃO.....	22
MATERIAL E MÉTODOS.....	24
<i>Área de Estudo</i>	24
<i>Dados de Sensoriamento Remoto e Pré-Processamento dos dados</i>	25
<i>Processamento digital das imagens</i>	25
<i>Análise multitemporal</i>	26
<i>Dados Pluviométricos</i>	26
RESULTADOS	27
<i>Dinâmica da área protegida</i>	27
<i>Dinâmica da área não protegida</i>	28
<i>Dinâmica da pluviosidade</i>	29
DISCUSSÃO.....	30
CONCLUSÕES.....	33
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	34
CAPÍTULO 2	42
Inferências de mudanças atuais e passadas em enclaves isolados e matriz de savanas através de isótopos de carbono em uma área de transição floresta-savana ao norte da Amazônia	43
RESUMO:	44
ABSTRACT:	45
INTRODUÇÃO.....	46
MATERIAL E MÉTODOS.....	48
<i>Área de Estudo</i>	48
<i>Delineamento amostral e amostragem do solo</i>	50
<i>Análise de dados</i>	51

RESULTADOS	52
<i>Concentração de carbono orgânico e propriedades do solo</i>	52
<i>Variação da $\delta^{13}C$ da MOS superficial ao longo do limite floresta-savana</i>	53
<i>Variação da $\delta^{13}C$ da MOS com a profundidade</i>	54
<i>Relações entre $\delta^{13}C$ e SOC e enriquecimento devido a decomposição da MOS</i>	54
<i>Datação por radiocarbono da MOS</i>	55
DISCUSSÃO	55
<i>Mudanças atuais dos limites floresta-savana</i>	55
<i>Mudanças passadas dos limites floresta-savana</i>	58
CONCLUSÕES	60
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	61
CAPÍTULO 3	72
Implicações da dinâmica dos mosaicos floresta-savana no acúmulo de biomassa e estoque de carbono em áreas de transição: Efetividade de uma estação ecológica na Amazônia	73
RESUMO:	74
ABSTRACT:	75
INTRODUÇÃO.....	76
MATERIAL E MÉTODOS.....	78
<i>Área de Estudo</i>	78
<i>Delineamento amostral</i>	79
<i>Amostragem do solo</i>	80
<i>Estimativa de Biomassa (AGB)</i>	80
<i>Estoque de Carbono</i>	81
<i>Análise de dados</i>	82
RESULTADOS	82
<i>Variações ao longo do limite floresta-savana</i>	83
<i>Estoque e fluxo de carbono resultantes do processo de transição dos limites</i>	85
DISCUSSÃO	85
CONCLUSÃO.....	90
BIBLIOGRAFIA CITADA.....	91
APÊNDICE A.	100
CONCLUSÃO GERAL	102
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	105

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1.** Precipitação anual e sazonal e tendência linear de longo prazo registradas nas estações climatológicas de Boa Vista (1910-2008) e na Estação Ecológica de Maracá (1986-2010).....38
- Tabela 2.** Precipitação (mm ano^{-1}) para as sub-séries particionadas e sua significância estatística a 95% entre os períodos específicos segundo teste de Wilcoxon (W)..38

CAPÍTULO 2

- Tabela 1.** Média dos valores de carbono orgânico (%), química e física do solo em diferentes profundidades, em ambientes de floresta e savana.67

CAPÍTULO 3

- Tabela 1.** Comparação da média dos parâmetros estruturais da vegetação, da biomassa acima do solo e do estoque de carbono na vegetação, no solo e total entre áreas protegidas do interior e não protegidas do entorno da ESEC Maracá, em ambientes de floresta e de savana97
- Tabela 2.** Correlação entre os 21 atributos dos solos superficiais (0 – 10 cm) e os três eixos de ordenação produzidos pela análise de componentes principais.....97
- Tabela A1.** Concentração média dos atributos do solo ao longo do limite floresta-savana no interior e no entorno da Estação Ecológica de Maracá.....100

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Mapa de localização da ESEC Maracá no limite biogeográfico e climático ao norte da Amazônia.....39
- Figura 2.** Recorte da cena 232/58 de 2006 com a área de estudo realçada pelas imagens-fração sombra, vegetação, solo e mapa temático com enclaves de savana do interior da ESEC Maracá e ilhas de mata em seu entorno..39
- Figura 3.** Distribuição em classes de tamanho dos enclaves de savana na ESEC Maracá entre 1986 e 2006, e de ilhas de mata do seu entorno entre 1986 e 2006.....40
- Figura 4.** Taxa média de mudança total (1986-2006) e parcial das ilhas de savana da ESEC Maracá e das ilhas de mata do entorno.40
- Figura 5.** Porcentagem de enclaves de savana no interior e de ilhas de mata no entorno da ESEC Maracá, avançando, retraindo ou estáveis no período total de amostragem (1986-2006).....41
- Figura 6.** Precipitação anual em Boa Vista nos últimos 98 anos e na ESEC Maracá, nos últimos 24 anos. Linha de tendência linear de longo prazo baseada na equação ($y=ax+y_0$)41

CAPÍTULO 2

- Figura 1.** Localização da Estação Ecológica de Maracá ao norte da Amazônia e detalhes da distribuição dos enclaves de savanas presentes no interior do limite da ESEC Maracá, e das ilhas de mata em seu entorno imediato, identificadas a partir de imagens Landsat-5 TM68
- Figura 2.** Variação da $\delta^{13}\text{C}$ medida ao longo do transecto floresta-savana em 5 transectos do interior e 6 transectos do entorno da ESEC para as camadas superficiais do solo (0-10 cm).....69
- Figura 3.** Variação dos valores de ^{13}C com a profundidade para todos os transectos em ambientes de floresta e savana e separadamente para transectos do entorno e do interior da ESEC Maraca..70

Figura 4. Relação entre as concentrações do carbono orgânico $\ln(C/C_0)$ e os valores médios da $\delta^{13}\text{C}$ nos perfis de solo de floresta e savana, com o gradiente de profundidade reduzindo da direita para a esquerda.....	71
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CAPÍTULO 3

Figura 1. Frequência de distribuição em classes de tamanho de árvores da biomassa acima do solo (AGB), área basal e densidade de árvores em ambiente de floresta e em ambiente de savana para áreas do interior e do entorno da ESEC Maracá	98
Figura 2. Variação média dos parâmetros estruturais, do estoque de carbono na vegetação, no solo e total e do gradiente das propriedades do solo ao longo da distância do limite floresta-savana	99

INTRODUÇÃO GERAL

Grande parte dos trópicos sazonais é composta por mosaicos de vegetação de savanas e florestas, tanto ao nível de paisagem quanto em escalas regionais. Os limites entre estes dois tipos de vegetação são altamente dinâmicos e, na maioria dos casos, a natureza e as taxas de mudanças destes limites são desconhecidas (Furley e Ratter 1990). Diversos fatores têm sido apontados como responsáveis pela transição, na maioria das vezes abrupta, entre florestas e formações vegetais abertas. Entre eles, clima (particularmente o aumento gradual da duração e intensidade da estação seca), o regime de fogo (frequência e intensidade), mudanças no uso da terra, disponibilidade de água no solo, herbivoria, além de fatores paleoambientais e edáficos (Furley e Ratter 1990; Sankaran *et al.* 2004). Entender os fatores que determinam a localização atual de um ecótono é necessário para prever a distribuição da vegetação e sua capacidade de estocar carbono a partir de alterações no clima e na presença de distúrbios.

Apesar de cobrirem apenas *ca.* 10% da superfície terrestre, as florestas tropicais possuem um importante papel na manutenção da biodiversidade, do regime hidrológico e climático e principalmente no estoque e ciclagem de grandes quantidades de carbono orgânico na biomassa e em sua interface com a atmosfera (Malhi e Grace 2000; Malhi *et al.* 2006). Respondendo por 45 % do armazenamento de carbono das florestas tropicais do mundo, a floresta Amazônica armazena aproximadamente um quinto do carbono alocado na vegetação terrestre e processa anualmente o equivalente a seis vezes mais carbono através da fotossíntese e respiração do que as atividades humanas liberam através da queima de combustíveis fósseis (Lewis 2006), atuando portanto, como sumidouro de carbono (Phillips *et al.* 2008). Entretanto, mudanças no cenário de uso e cobertura da terra podem afetar esse equilíbrio em um futuro próximo e, devido sua interação com o sistema climático, podem acelerar drasticamente e intensificar mudanças climáticas, considerando o risco de um feedback positivo potencialmente perigoso (Lewis 2006).

Atividades humanas que promovam mudanças no uso e cobertura da terra associadas à ocorrência de eventos climáticos como *El Niños*, têm tornado as florestas mais susceptíveis ao fogo, levando a um aumento significativo na conversão de áreas de florestas em áreas de savanas ou outras formas de vegetação mais abertas (Nepstad *et al.* 2008). Estas alterações resultam na perda de grandes quantidades de biomassa e nutrientes, contribuindo para elevar o nível de gases do efeito estufa na atmosfera (Dezzeo e Chacón 2005). Por outro lado, as áreas protegidas, além de exercerem seu papel natural de manutenção da diversidade local, desempenham um importante papel na manutenção do balanço clima-vegetação na Amazônia.

Atuando como uma barreira ao desmatamento, reduzem a probabilidade de ocorrência do processo de “savanização” (Soares-Filho *et al.* 2010) previsto pelos modelos climáticos para ocorrerem devido ao aquecimento global (Oyama e Nobre 2003; Salazar *et al.* 2007).

O processo de “savanização” da Amazônia, ainda permanece uma questão científica em aberto (Nobre e Borma 2009), particularmente em relação à busca de limiares específicos (“pontos críticos”) relacionada a um colapso do equilíbrio clima-vegetação e mudanças abruptas do ecossistema (Scheffer e Carpenter 2003). Além disso, ainda são poucos os estudos de estimativas de estoque de carbono conduzidos até o momento em unidades de conservação (Hawes *et al.* 2012), necessários para demonstrar sua efetividade em reduzir emissões provenientes das alterações de uso e cobertura da terra, principalmente em áreas de ecótono entre florestas e savanas na Amazônia.

O melhor entendimento da dinâmica da vegetação pode auxiliar na reconstrução dos padrões de avanço ou retração das florestas sobre savanas ocorridas no passado, ajudando ainda a prever futuras mudanças prenunciadas para acontecerem prematuramente em áreas de ecótono entre esses dois ecossistemas na Amazônia, em função das mudanças climáticas e ambientais (Malhi *et al.* 2008). A região norte da Amazônia Brasileira, principalmente o estado de Roraima, tem demonstrado um grande potencial para a reconstrução desses padrões. Ao mesmo tempo em que possui a maior área contínua de savana (cerca de 43.000 km²) do bioma Amazônia (Barbosa *et al.* 2007), é comum a ocorrência de pequenos enclaves de savana circundados por extensas áreas de floresta nessa região, tais como os que ocorrem na unidade de conservação Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá). Esta unidade se tornou uma área chave para o entendimento da dinâmica de ecossistemas, pela presença de aparente mobilidade dos limites com os diversos tipos de savanas e seu *status* de proteção (Proctor 1994). Pouco se sabe sobre o comportamento de savanas de diferentes naturezas em resposta a mudanças climáticas e eventos de fogo passados e presentes, sendo o cenário desta região, onde enclaves e matriz de savana ocorrem em adjacência e com diferentes status de proteção, propício a investigar a comparação de suas origens e dos padrões de dinâmica.

A combinação de dados multi-espectrais, multi-temporais e de multi-escala de sensoriamento remoto provou ser bastante adequada para observar e documentar tanto a permanência de características e do padrão espacial de florestas assim como mudanças temporais nesses padrões (Goetze *et al.* 2006). Além disso, a associação de informações de sensoriamento remoto a medidas de biomassa em campo tem se mostrado eficaz para detectar variações de biomassa na região Amazônica (Saatchi *et al.* 2007), possibilitando a previsão de mudanças atuais e futuras nos estoques de carbono nesta região. Sendo assim, neste estudo

combinamos diferentes abordagens, incluindo amostragens em campo, sensoriamento remoto e análises de carbono isótopos e radiocarbonos, para atingirmos uma maior compreensão da dinâmica dos limites floresta-savana que ocorrem no interior da ESEC Maracá e em seu entorno, ao norte da Amazônia. Partimos então de uma ampla escala espacial e temporal, examinando imagens de satélites para quantificar mudanças ocorridas durante as últimas décadas (Capítulo 1). Posteriormente, análises da distribuição dos isótopos do carbono em perfis de solo possibilitaram avaliar essas mudanças ocorridas em um passado mais remoto (Capítulo 2), até atingirmos uma escala mais detalhada baseada em amostragens da biomassa e carbono em campo que permitiram um melhor entendimento do sistema estudado (Capítulo 3). Futuramente, essas informações poderão servir como base para desenvolver um modelo para tentar estimar mudanças no estoque de biomassa nestas áreas simulando variações nos principais fatores responsáveis pelas transições nos limites savanas-florestas inferindo sua influência nas mudanças climáticas futuras.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

O objetivo principal deste estudo foi investigar a extensão, o tipo e as causas de mudanças ocorridas na vegetação, em áreas de limite floresta-savana ao norte da Amazônia com diferentes estratégias de conservação, e as implicações da dinâmica destes ecossistemas de transição no acúmulo de biomassa e no estoque de carbono na vegetação e no solo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Investigar como os limites floresta-savana mudaram ao longo das últimas décadas em escala regional e, quais os principais fatores responsáveis por estas alterações, em enclaves de savana na unidade de conservação Estação Ecológica de Maracá e em ilhas de mata das áreas não protegidas do seu entorno (Capítulo 1).
 - A. Comparar o tipo de mudança (expansão/retração) ocorrida nos limites floresta-savana do interior da área protegida com as áreas não protegidas do seu entorno;

- C.** Quantificar ganhos e/ou perdas de biomassa e carbono resultantes do dinâmico processo de transição desses limites, baseado nas estimativas de taxas de avanço/retração de áreas de mosaicos floresta-savana nas últimas décadas (Capítulo 1);
- D.** Indagar a efetividade da área protegida em reduzir emissões de carbono em áreas de transição ao norte da Amazônia Brasileira.

Capítulo 1

Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J.; Carneiro Filho, A.
Influência do *status* de conservação e da variação da precipitação na dinâmica de mosaicos floresta-savana em uma área de transição ao norte da Amazônia Brasileira. Manuscrito submetido à *Acta Amazonica*.

1 **Influência do *status* de conservação e da variação da precipitação na dinâmica de**
2 **mosaicos floresta-savana em uma área de transição ao norte da Amazônia Brasileira**

3

4 Fabiana R. COUTO-SANTOS^{1,3}, Flávio J. LUIZÃO¹, Arnaldo CARNEIRO FILHO²

5

6 ¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) / The Large Scale Biosphere-
7 Atmosphere Experiment in Amazonia (LBA). Av. André Araújo 2936 Bairro Aleixo Manaus,
8 AM. Cep: 69060-000. Telefone (92) 3643-3618

9

10 ²Secretaria de Assuntos Estratégicos da Presidência da República (SAE-PR). Esplanada dos
11 Ministérios - Bloco O - 8º andar, Brasília, DF. Cep:70052-900. Telefone: (61) 3411-4645

12

13 ³couto.santos@gmail.com

14 **Influência do *status* de conservação e da variação da precipitação na dinâmica de**
15 **mosaicos floresta-savana em uma área de transição ao norte da Amazônia Brasileira**

16

17 **RESUMO:**

18 Modelos acoplados carbono/clima prenunciam mudanças globais nos ciclos do carbono e da
19 água em um futuro próximo, substituindo gradualmente florestas tropicais por savanas.
20 Porém, dados empíricos que dão suporte a estes modelos são escassos para Amazônia. Diante
21 deste cenário, avaliamos a extensão e a direção das mudanças ocorridas em 20 anos nos
22 mosaicos floresta-savana, em uma área de transição ao norte da Amazônia, e investigamos se
23 o *status* de conservação e variações de precipitação influenciaram esta dinâmica. Utilizando
24 imagens-fração do modelo de mistura aplicado à série temporal Landsat-5TM, enclaves de
25 savana protegidos presentes na Estação Ecológica de Maracá e ilhas de mata não protegidas
26 do seu entorno foram identificados e suas áreas comparadas entre 1986/1994/2006. A
27 dinâmica dos mosaicos foi mediada primariamente pelo clima e secundariamente por
28 distúrbios. Os enclaves protegidos contraíram em média 2,62 ha em 20 anos, com maiores
29 taxas de retração em períodos de maior precipitação. As ilhas de mata não protegidas
30 permaneceram estáveis no período total amostrado, porém com avanço de florestas sobre
31 savanas em décadas mais úmidas e *savanização* em décadas mais secas. Mantendo as
32 condições climáticas favoráveis, o *status* de conservação da Estação Ecológica Maracá
33 continuará favorecendo o avanço de florestas e as áreas não protegidas resilientes aos
34 distúrbios. Porém, confirmada a tendência de aumento da frequência de eventos climáticos de
35 seca prevista pelos modelos climáticos para essa região, a extensão e direção de mudanças
36 futuras dos limites florestais serão afetadas, comprometendo os serviços ecológicos como o
37 estoque de carbono e a biodiversidade local.

38

39 **PALAVRAS-CHAVE:** Modelo mistura espectral, ecótono, dinâmica de vegetação,
40 tendências de precipitação, mudanças climáticas.

41

42 **The influence of conservation *status* and rainfall changes on forest-savanna mosaic**
43 **dynamics in a transitional area in Northern Brazilian Amazonia**

44

45 **ABSTRACT:**

46 Some coupled carbon/climate models are predicting globally changes in Amazon carbon and
47 water cycles for the near future, with conversion of forest to savanna like vegetation.
48 However, empirical data to support these models are scarce for Amazon. Facing this scenario,
49 we estimate the forest-savanna mosaic extensions and directions of changes within 20 years in
50 a transitional area in Northern Amazonia, and investigated if conservation status and rainfall
51 changes have influenced the mosaic dynamics. Applying spectral linear mixture model to a
52 Landsat-5-TM time series, we identify protected savanna enclaves within a strictly protected
53 nature reserve (ESEC Maracá) and its outskirts non-protected forest islands and compared
54 theirs areas among 1986/1994/2006. Forest-savanna mosaic dynamics was primarily mediated
55 by climate and secondly by disturbance events. The protected savanna enclaves decreased
56 2.62 ha on average in 20 years with greater reduction rate in higher precipitation regime,
57 whereas the non-protected forest islands remained stable overall, balancing an encroaching
58 onto savanna during humid decades and with *savannization* in reduced rainfall periods. Thus,
59 keeping favorable climate conditions, the ESEC Maracá conservation status will proceed
60 favoring the forest encroaching onto savanna while the non-protected outskirt areas will be
61 resilient to disturbance regimes. However, if confirmed the increase of dry events frequency
62 predicted by climate models for this region, the future changes in extension and directions of
63 forest limits will be affected, disrupting ecological services as carbon stock and local
64 biodiversity.

65

66 **KEYWORDS:** Spectral linear mixture model, ecotone, vegetation dynamics, rainfall trends,
67 climate change.

68

69 INTRODUÇÃO

70 Grande parte dos trópicos sazonais é composta por mosaicos de vegetação de savanas
71 e florestas, tanto ao nível de paisagem quanto em escalas regionais. Os limites entre estes dois
72 tipos de vegetação são altamente dinâmicos e, na maioria dos casos, a natureza e as taxas de
73 mudanças destes limites são desconhecidas (Furley e Ratter 1990). Diversos fatores têm sido
74 apontados como responsáveis pela transição, na maioria das vezes abrupta, entre florestas e
75 formações vegetais abertas. Entre eles, clima (particularmente o aumento gradual da duração
76 e intensidade da estação seca), o regime de fogo (frequência e intensidade), mudanças no uso
77 da terra, disponibilidade de água no solo, herbivoria, além de fatores paleoambientais e
78 edáficos (Furley e Ratter 1990; Sankaran *et al.* 2004).

79 Atividades humanas que promovam mudanças no uso e cobertura da terra associadas à
80 ocorrência de eventos climáticos como *El Niños*, têm tornado as florestas mais susceptíveis ao
81 fogo, levando a um aumento significativo na conversão de áreas de florestas em áreas de
82 savanas ou outras formas de vegetação mais abertas (Nepstad *et al.* 2008). Estas alterações
83 resultam na perda de grandes quantidades de biomassa e nutrientes, contribuindo para elevar o
84 nível de gases do efeito estufa na atmosfera (Dezzeo e Chacón 2005).

85 Por outro lado, as áreas protegidas, além de exercerem seu papel natural de
86 manutenção da diversidade local, desempenham um importante papel na manutenção do
87 balanço clima-vegetação na Amazônia. Atuando como uma barreira ao desmatamento,
88 reduzem a probabilidade de ocorrência do processo de “savanização” (Soares-Filho *et al.*
89 2010) previsto pelos modelos climáticos para ocorrerem devido ao aquecimento global
90 (Oyama e Nobre 2003; Salazar *et al.* 2007).

91 Tanto os padrões quanto a dinâmica florestal em áreas de transição floresta-savana
92 variam regionalmente. Estudos realizados na África têm sugerido que em regiões mais úmidas
93 a sucessão floresta-savana progride mais rapidamente do que próximo aos limites climáticos,
94 onde os ecótonos são estáveis (Goetze *et al.* 2006). Modelos propostos para a região
95 Amazônica sugerem uma substituição por savanas nos limites florestais na presença de
96 distúrbios (Sternberg 2001), principalmente nos limites leste e sul e uma relativa estabilidade
97 na região da Hiléia sempre úmida da Amazônia (Hirota *et al.* 2010). No extremo norte da
98 Amazônia, indícios empíricos sugerem o avanço de florestas sobre savanas na ausência de
99 distúrbios, mesmo sob pressão climática (Furley e Ratter 1990). Porém, estudos detalhados
100 são necessários para entender a real influência do clima e dos distúrbios na dinâmica dos
101 mosaicos floresta-savana nesta região.

102 O sensoriamento remoto de média a alta resolução espacial apresenta um elevado
103 potencial para mapear a extensão e/ou mudanças na cobertura vegetal utilizando sequência
104 multitemporal de imagens. Apesar disso, ainda são poucos os trabalhos enfocando o
105 monitoramento das mudanças em áreas de limites floresta-savana ao longo do tempo em
106 escala regional utilizando esta ferramenta, em sua maioria concentrados na África e Austrália
107 (ex. Goetze *et al.* 2006; Tng *et al.* 2012), com pouca atenção dada às áreas de transição na
108 América do Sul (ex. Eden 1986; Guerra *et al.* 1998) e, sobretudo na Amazônia Brasileira.

109 A mistura de reflectâncias dentro de um único pixel nas imagens Landsat TM é
110 comum em ambientes heterogêneos. Essa mistura ocorre devido à limitação de resolução
111 espacial, complexidade da estrutura da vegetação e alta abundância de espécies vegetais,
112 dificultado a classificação desses ambientes pelos métodos tradicionais, tanto em áreas de
113 cerrado quanto na Amazônia Brasileira (Lu *et al.* 2003; Ferreira *et al.* 2007).

114 O uso de modelos lineares de mistura espectral (MLME) é uma abordagem
115 amplamente aceita para capturar essa variação ao nível de sub-pixel e se mostrou promissor
116 na classificação de vegetação e estimativa de biomassa, em detecção de mudanças no uso e
117 cobertura da terra, e no mapeamento e monitoramento de áreas queimadas, desmatadas e de
118 mineração na Amazônia (Lu *et al.* 2003; Anderson *et al.* 2005; Shimabukuro *et al.* 2010).
119 Aplicações do MLME demonstraram alto desempenho na determinação de áreas de savanas
120 amazônicas em regiões de limite floresta-savana no estado de Roraima e em outras áreas de
121 Cerrado no Brasil Central, apesar das dificuldades do modelo para classificar as sub-classes
122 específicas desse tipo de vegetação (Ferreira *et al.* 2007).

123 Diante desse contexto, buscamos investigar a extensão, o tipo e as causas das
124 mudanças da vegetação ocorridas em enclaves de savana da unidade de conservação ESEC
125 Maracá e em ilhas de mata das áreas não protegidas do seu entorno, presentes em uma área de
126 transição em Roraima, ao norte da Amazônia Brasileira. Através da comparação de uma série
127 temporal de 20 anos (1986 a 2006) de imagens-fração do modelo de mistura aplicado à série
128 temporal Landsat-5TM e da análise da tendência de longo prazo da precipitação da região,
129 visamos: (1) quantificar a taxa de mudança (expansão/retração) da vegetação de
130 floresta/savana nessa região, e (2) determinar se os fatores climáticos e *status* de conservação
131 influenciam nesta dinâmica.

132 Testamos a hipótese de redução na tendência de longo prazo da precipitação para a
133 região estudada, baseada na premissa de que haverá aumento na temperatura e diminuição da
134 pluviosidade e da quantidade de água armazenada no solo, como proposto pelos modelos
135 climáticos para a bacia Amazônica. Se confirmada essa hipótese, esperávamos a estabilidade

136 dos enclaves na área protegida e, a redução das ilhas de mata nas áreas não protegidas ao
137 longo dos anos.

138 **MATERIAL E MÉTODOS**

139 *Área de Estudo*

140 A área de estudo foi a Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) e seu entorno
141 imediato (~ 80 km de raio). Localizada na porção centro-norte do estado de Roraima a 120
142 km da capital Boa Vista, a ESEC é uma unidade de proteção integral federal com área total de
143 101.312 ha formada pelos furos Santa Rosa e Maracá do rio Uraricoera (3°15' – 3°35' N e
144 61°22' – 61°58' W; Figura 1). A área se encontra sobre um evidente limite biogeográfico e
145 climático, tendo a oeste as florestas úmidas amazônicas, e a leste as planícies de savanas
146 como parte do mosaico de ecossistemas de vegetação aberta do complexo de savanas “Rio
147 Branco-Rupununi” (Figura 1). Este complexo é a maior área contínua de savana do bioma
148 Amazônia possuindo cerca de 43.000 km² de extensão em território Brasileiro (Barbosa *et al.*
149 2007).

150 Segundo a classificação climática de Köppen, a ESEC Maracá está exatamente na
151 transição do subtipo savana (Aw) para o subtipo monções (Am) do clima tropical úmido.
152 Caracterizado por altas temperaturas durante o ano inteiro (média anual de 26°C) e com
153 precipitação anual média de 2.300 mm, o clima da ESEC apresenta sazonalidade marcante,
154 com a presença de uma estação seca de outubro a março e uma estação chuvosa de abril a
155 setembro (Thompson *et al.* 1992b).

156 A área da ESEC Maracá está dividida em duas cenas do satélite LANDSAT, sendo os
157 dois terços oeste presentes na órbita-ponto 233-58 e o terço leste na 232-58. Quase 60% da
158 cena que inclui a parte leste da ESEC é composta por tipos de cobertura abertas. Já a ESEC
159 Maracá, é composta por 84% (85.000 ha) de florestas e *ca.* 15% de vegetação não florestal,
160 sendo 6% enclaves de savanas, que ocorrem em proporção significativamente maior em sua
161 porção leste (Furley *et al.* 1994). Dois dos três principais tipos ecológicos de savanas
162 neotropicais úmidas foram identificadas na ESEC: (1) Savanas sazonais, influenciadas apenas
163 por uma escassez de água prolongada na estação seca; e, (2) savanas hipersazonais,
164 influenciadas tanto pela escassez quanto pelo excesso de água que ocorrem anualmente nas
165 estações de seca e chuva, respectivamente.

166 Registros de interferência humana (indígenas e fazendeiros) na porção leste de Maracá
167 datavam de 1880 e cessaram a partir de 1978 quando passou ao *status* de Estação Ecológica.
168 Desde então, não houveram mais episódios de incêndios e nem de impactos antrópicos nesta
169 porção da ESEC (Proctor e Miller 1998). Já a paisagem da região do entorno é composta pela

170 presença de comunidades indígenas, assentamentos rurais e áreas de cultivo agropastoril,
171 favorecendo a ocorrência constante de distúrbios tais como fogo e desmatamentos.

172 ***Dados de Sensoriamento Remoto e Pré-Processamento dos dados***

173 Foram selecionadas três cenas 232-58 do Landsat-5 TM adquiridas durante a estação
174 seca: em fevereiro de 1986 e de 1994 e em abril de 2006 (abril incluído como mês seco por
175 apresentar chuva abaixo do esperado em 2006). Com resolução espacial de 30 metros, alta
176 qualidade e baixa porcentagem de cobertura de nuvens, as cenas foram disponibilizadas
177 gratuitamente pelo Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE).

178 As imagens selecionadas foram corrigidas geometricamente com a acurácia de 0,2
179 pixels, aplicando polinômio de primeiro grau (*affine*) com o algoritmo de retificação e o
180 método de reamostragem do vizinho mais próximo. A cena de 2006 foi convertida para o
181 sistema UTM com base no mosaico ortorretificado da NASA-GeoCover-2000, e utilizada
182 como referência para co-registrar as imagens dos anos anteriores. Um recorte a partir das
183 coordenadas 660211,452 O e 405496,430 N, 750432,968 O e 344748,134 N, feito nas três
184 cenas, delimitou a área total do estudo em 5.480,80 km². As imagens pré-processadas foram
185 exportadas com a projeção UTM 20N e Datum WGS84 para o software SPRING
186 (<http://www.dpi.inpe.br/spring>) para realização do processamento digital das imagens.

187 ***Processamento digital das imagens***

188 O modelo linear de mistura espectral, baseado no método dos mínimos quadrados
189 ponderados, foi aplicado utilizando as bandas 3, 4 e 5 do Landsat-TM5. Para determinar as
190 imagens fração vegetação, solo e sombra, três *endmembers* foram selecionados diretamente da
191 imagem, separadamente nas cenas de cada ano. Pela habilidade das imagens fração para
192 detectar pequenas alterações de área de cobertura ao longo de um determinado intervalo de
193 tempo (Haertel *et al.* 2004), a imagem fração solo foi escolhida para detectar variações
194 naturais dos pequenos enclaves de savana presentes no interior da ESEC Maracá. Já para
195 detectar variações nas áreas das ilhas de mata no entorno da ESEC, foi utilizada a fração
196 vegetação.

197 As imagens fração do MLME escolhidas passaram então por uma classificação digital
198 para determinar as áreas de florestas e não-florestas de interesse baseada nos procedimentos
199 de segmentação de imagem, classificação não-supervisionada e edição pós-classificação,
200 comumente aplicados em estudos de mudanças de cobertura. O algoritmo de segmentação
201 utilizado foi o de crescimento de regiões, com os limiares de similaridade e de área de 30 e 2,
202 respectivamente (Almeida-Filho e Shimabukuro 2002). Esses limiares foram definidos após
203 várias iterações experimentais, como os que melhor caracterizaram as áreas de floresta e

204 savana. Para classificação das regiões, foi aplicado um algoritmo de agrupamento não
205 supervisionado (ISOSEG) com os limiares de 75% e 99% para as imagens-fração sombra e
206 para imagens-fração vegetação respectivamente. Uma edição matricial baseada em análise
207 visual comparando as áreas classificadas às imagens originais em composição colorida e à
208 imagem de alta resolução do *Quickbird* foi feita, comprovando a acurácia da classificação.

209 Como resultado final destes processos foi possível identificar e localizar com precisão
210 os polígonos de savana (enclaves) presentes no interior da ESEC e os polígonos de florestas
211 (ilhas de mata) do seu entorno.

212 *Análise multitemporal*

213 Todos os enclaves de savanas detectados tiveram suas áreas calculadas em ha para as
214 cenas de cada ano. Para avaliar a dinâmica ocorrida devido às variações naturais das ilhas de
215 mata, as áreas com presença de desmatamento detectados de 1997 a 2006 pelo “Programa de
216 cálculo de desmatamento da Amazônia – PRODES” (disponível em
217 <http://www.obt.inpe.br/prodes>) foram excluídas, e apenas as ilhas acima de 5 ha medidas.

218 Para avaliar as mudanças ocorridas ao longo dos 20 anos avaliados nos enclaves de
219 savana no interior da ESEC e nas ilhas de mata no seu entorno, foi feita uma análise
220 multitemporal comparando a área total dos polígonos ao longo dos anos através da análise de
221 variância não-paramétrica Kruskal-Wallis (KW), seguido do teste de comparações múltiplas.
222 Histogramas de distribuição de classes de tamanho dos polígonos nos diferentes anos foram
223 comparados através do teste Qui-quadrado (χ^2) ao nível de significância de 95%. Classes com
224 frequências esperadas menores do que 5 foram unidas para evitar viés nas análises.

225 A taxa de mudança (retração/expansão) da área em 20 anos foi calculada a partir da
226 diferença na área total de cada polígono entre os anos de 2006 e 1986. Taxas de mudanças
227 parciais também foram calculadas para os diferentes períodos de amostragem (1994-1986 e
228 2006-1994) e comparadas através do teste não-paramétrico Wilcoxon pareado (V). Variações
229 positivas nas taxas de mudança caracterizaram os enclaves/ilhas como em expansão, enquanto
230 as negativas e nulas representavam respectivamente contração e estabilidade.

231 *Dados Pluviométricos*

232 Para investigar a tendência climática em longo prazo na região, foram compilados
233 dados pluviométricos da estação climatológica de Boa Vista/RR de 1910 a 2008. Localizada a
234 aproximadamente 120 km da área de estudo, esta estação foi escolhida por ser a única no
235 Estado com dados de série temporal longa, tornando a análise de tendência climática mais
236 robusta. Porém, para uma análise mais característica da área de estudo, também foram
237 compilados dados da Estação Meteorológica localizada na ESEC Maracá com dados

238 disponíveis de 1986 a 2010. Dados faltantes da estação de Boa Vista (1916 a 1922; 1957 a
239 1960 e 1962 a 1965) e da ESEC Maracá (1994, 1995) não foram considerados nas análises.

240 Uma análise de tendência linear ajustada à equação $Y=ax+y_0$ foi aplicada aos dados de
241 precipitação da série temporal, sendo a a inclinação da linha que aponta a magnitude e a
242 direção da mudança, y_0 o valor da precipitação no início da série. A variação na precipitação
243 devido à tendência linear foi calculada pela fórmula $a*(D-I)$, sendo D o período amostrado. A
244 magnitude da variação foi considerada muito forte quando \geq ao desvio padrão, forte quando \geq
245 50% do desvio padrão e fraca quando $<$ 50% do desvio padrão (Satyamurty *et al.* 2009). A
246 inclinação positiva aponta a tendência de aumento enquanto a negativa a redução na
247 precipitação, com sua significância estatística avaliada pelo teste de Mann-Kendall.

248 Tendências anuais e sazonais foram consideradas separadamente. Análises visuais das
249 médias móveis de 10 anos foram utilizadas para detectar padrões de mudanças parciais na
250 precipitação e, quando detectadas, as séries foram particionadas em sub-séries a partir das
251 análises visuais (Xu *et al.* 2003) e comparadas entre os períodos específicos pelo teste não-
252 paramétrico de Wilcoxon (W). Todas as análises foram realizadas utilizando o software livre
253 R 2.13.0 (<http://www.R-project.org>).

254 **RESULTADOS**

255 O modelo linear de mistura espectral aplicado às imagens Landsat5-TM facilitou a
256 detecção de mudanças nos mosaicos floresta-savana. Por realçar os tipos de cobertura vegetal
257 presentes na área, permitiu uma melhor caracterização das áreas alvo, cuja distribuição é
258 apresentada pelo mapa temático do ano de 2006, resultante da classificação por região das
259 imagens-fração geradas pelo modelo de mistura (Figura 2).

260 ***Dinâmica da área protegida***

261 No interior da ESEC Maracá foi detectado um total de 96 enclaves de savana, sendo
262 que 19% deles surgiram entre os anos de 1994 (n = 9) e 2006 (n = 9). Sua distribuição de
263 classes de tamanho foi em formato de “J” invertido, sendo a grande maioria (76% em 2006)
264 de pequeno porte com áreas \leq 1 ha (Figura 3a). Apenas três enclaves apresentaram área maior
265 do que 20 ha e pertenciam à classe das savanas hipersazonais (constatado por verdade de
266 campo).

267 Uma diferença significativa na distribuição de classes de tamanho entre os anos de
268 1986 e 2006 ($\chi^2 = 13,98$; gl = 2; p < 0,01) foi observada, com um aumento do número de
269 enclaves nas menores classes (\leq 1 ha; $\chi^2 = 11,04$; gl = 1; p < 0,01) e uma redução nas classes
270 de maior tamanho ao longo dos anos (Figura 3a), resultando em uma retração da área total de
271 savana na ESEC.

272 A área total de savana variou significativamente (KW = 30,36; gl = 2; p < 0,01) de 746
273 ha em 1986, para 666 ha em 1994 chegando a 550 ha no ano de 2006, com uma redução de
274 10,7% nos primeiros 8 anos e 15,6% nos últimos 12 anos. A significância da redução ocorrida
275 na primeira década, assim como da redução total de aproximadamente 26% (196 ha) nos 20
276 anos amostrados foi confirmada pelo pós-teste de comparações múltiplas (p < 0,05).

277 A taxa de mudança média dos enclaves de savana no período total de 20 anos de
278 amostragem (1986 a 2006) foi de -2,62 ha (\pm 0,96 EP; Figura 4). A taxa de mudança parcial
279 foi significativamente maior (V = 2134; p < 0,01) no período de 1994 a 2006 (-1,40 ha \pm 0,83
280 EP) comparado à primeira década de amostragem (-1,20 ha \pm 0,55 EP).

281 Nos 20 anos amostrados, a maioria dos enclaves (88%) reduziram em média -3,10 ha
282 (\pm 1,07 EP); sendo 48% deles pertencentes à classe de tamanho \leq 1 ha em 1986. Apenas 3%
283 permaneceram estáveis e 9% avançaram em média 1,30 ha (\pm 0,91 EP; Figura 5).

284 *Dinâmica da área não protegida*

285 Foram detectadas 314 ilhas de mata na área do entorno da ESEC Maracá. Com base no
286 banco de dados do PRODES, 79 destas ilhas apresentaram desmatamento entre 1997 e 2006 e
287 foram retiradas da amostragem. Assim, um total de 235 ilhas de mata foi considerado para
288 análise; destas, 7% surgiram entre os anos de 1994 (n = 9) e 2006 (n = 7).

289 Com um tamanho médio de aproximadamente 52 ha (\pm 4,75 EP) no ano de 2006, as
290 ilhas de mata do entorno da ESEC Maracá apresentaram distribuição de classes de tamanho
291 em formato “J” invertido, com mais de 40% das ilhas de mata menores que 20 ha (Figura 3b).
292 Apesar do sutil aumento associado às menores classes e uma redução nas maiores classes de
293 tamanho entre os anos de 1986 e 2006, essa variação na distribuição de classes de tamanho
294 entre os anos não foi significativa ($\chi^2 = 0,47$; gl = 3; p = 0,93; Figura 3b).

295 Não houve mudança substancial na área total das ilhas do entorno ao longo dos anos
296 (KW = 1,54; gl = 2; p = 0,46). Com uma área total inicial de 12.055 ha em 1986, as ilhas de
297 mata sofreram uma pequena redução de 3,1% nos primeiros 8 anos e um posterior avanço de
298 4,5% na segunda década amostrada, totalizando um avanço não significativo de 1,3% (162
299 ha) em 20 anos.

300 Como consequência dessa estabilidade, a taxa de mudança média das ilhas de mata de
301 1986 a 2006 foi quase nula (0,004 ha \pm 0,90 EP) com aproximadamente a mesma
302 porcentagem de ilhas avançando (52,5%) e retraindo (47,5%; Figura 5) a uma taxa média
303 semelhante de 6,96 ha (\pm 0,93 EP) e -7,70 ha (\pm 1,21 EP) respectivamente, em 20 anos.
304 Entretanto, uma diferença significativa (V = 15699; p < 0,001) entre as taxas de mudança

305 parciais foi detectada entre os períodos amostrais, com a taxa média de -2,18 ha ($\pm 0,89$ EP)
306 de 1986 a 1994 e de +2,16 ha ($\pm 0,92$ EP) entre 1994 e 2006 (Figura 4).

307 *Dinâmica da pluviosidade*

308 A precipitação anual média na estação climatológica de Boa Vista/RR foi de 1.657
309 mm (± 418 DP) nos últimos 98 anos, apresentando uma alta sazonalidade climática. A média
310 de chuva na estação chuvosa foi cerca de cinco vezes maior do que durante a estação seca
311 (Tabela 1). Os dados de pluviosidade da ESEC Maracá (de 1986 a 2010) também
312 apresentaram uma sazonalidade marcante e foram correlacionados com os de Boa Vista ($r_s =$
313 $0,62$; $p = 0,004$), porém 1,3 vezes maior (Tabela 1).

314 Avaliando a tendência climática em longo prazo na região, a estação de Boa Vista
315 registrou um aumento da pluviosidade anual total de 145 mm ano⁻¹ em 98 anos, variando de
316 1.579 mm ano⁻¹ em 1910 para 1.724 mm ano⁻¹ em 2008, baseado na linha de tendência
317 (Figura 6a). Entretanto, esta tendência positiva foi considerada fraca e estatisticamente não
318 significativa, e esse mesmo padrão foi encontrado para as estações seca e chuvosa
319 separadamente (Tabela 1).

320 Apesar da tendência linear não ser significativa, oscilações em escalas multianuais
321 foram identificadas, baseadas nas médias móveis de 10 anos, gerando padrões com regimes de
322 precipitações distintos ao longo da série temporal (Figura 6a). Particionando esta série em três
323 sub-séries, uma tendência de aumento do início do século até a década de 50 (1954) é seguida
324 de uma redução no regime de pluviosidade até o início dos anos 90 (1992), voltando a
325 aumentar a partir deste ano, sendo significativas as variações entre a segunda e terceira sub-
326 série (Tabela 2).

327 Uma análise detalhada das últimas décadas da série temporal disponível para a ESEC
328 Maracá confirmou a tendência linear de aumento da precipitação de 1986 a 2010 para os
329 dados anuais e sazonais, sendo esta tendência significativa apenas na estação chuvosa (Tabela
330 1; Figura 6b). Concentrada nesta estação, a tendência de aumento foi considerada muito forte,
331 com a variação de 457 mm estação⁻¹ em 24 anos. Na estação seca não houve variação no
332 período amostrado (Tabela 1).

333 Análises das oscilações multianuais identificadas pelas médias móveis de 10 anos para
334 a estação climatológica de Maracá confirmaram o mesmo padrão apresentado pelas últimas
335 décadas da série temporal de Boa Vista, com um baixo regime de precipitação de 1986 a 1994
336 seguido de um aumento significativo de 1995 a 2010 (Tabela 2; Figura 6b).

337 DISCUSSÃO

338 Este estudo demonstrou que ao longo do período de 20 anos avaliados, os pequenos
339 enclaves de savana na matriz de floresta da ESEC Maracá apresentaram retração, enquanto as
340 ilhas de mata entremeadas à matriz de savana do seu entorno permaneceram estáveis. A
341 presença de distúrbios associados, tais como eventos de fogo, desmatamento e a pressão de
342 herbivoria, são apontados como um dos principais fatores ecológicos responsáveis pela
343 retração ocasional dos limites savanas-florestas nos trópicos, favorecendo a ocorrência de
344 espécies de savana (House *et al.* 2003; Sankaran *et al.* 2004; Nepstad *et al.* 2008). A ausência
345 desses eventos na ESEC Maracá proporcionou o avanço de florestas sobre savanas nas
346 condições climáticas atuais, confirmando a hipótese de que o status de conservação interfere
347 positivamente na dinâmica dos mosaicos floresta-savana ao norte da Amazônia Brasileira. As
348 taxas em que essas mudanças ocorrem foram similares às encontradas para áreas de florestas
349 tropicais protegidas ao norte da Austrália (Banfai e Bowman 2006).

350 Modelagens com simulações de ambientes na ausência de fogo, situação semelhante à
351 do interior de áreas protegidas como a ESEC Maracá, têm apontado essa tendência de avanço
352 de florestas sobre savanas em escala global (Bond *et al.* 2005). Especificamente para áreas de
353 transição da América do Sul, estudos sugerem que, sob as condições climáticas atuais e na
354 ausência de fogo, as florestas tropicais deveriam expandir linearmente cerca de 200 km em
355 1.000 anos sobre o domínio de savana atualmente observado (Hirota *et al.* 2010).

356 Apesar da tendência apontada pelas simulações, dados empíricos que dão suporte aos
357 modelos são escassos, e este estudo veio ajudar a preencher essa lacuna. Nossos resultados
358 confirmam as evidências da expansão local de florestas sobre savana nas áreas de transição
359 limite-savana no interior da ESEC Maracá, onde estudos anteriores de sítios específicos,
360 baseados apenas em composição florística e análises de solo em escala local, haviam sugerido
361 tal expansão (Furley e Ratter 1990; Thompson *et al.* 1992a).

362 O aumento de atividades antrópicas, para atender a crescente demanda por áreas
363 agriculturáveis e para prática da pecuária, tem promovido mudanças no uso e cobertura da
364 terra, levando a alterações nas áreas florestais da Bacia Amazônica (Davidson *et al.* 2012).
365 Todavia, as ilhas de mata das áreas com distúrbios do entorno da ESEC Maracá
366 permaneceram estáveis. Essa relativa estabilidade dos limites em médio prazo corrobora
367 outros estudos em áreas de transição no estado de Roraima utilizando análises de isótopos de
368 carbono ao longo do limite floresta-savana (Desjardins *et al.* 1996) e análises de fertilidade de
369 solos em áreas ao sul da nossa área de estudo (Eden e McGregor 1992). Evidência desta
370 estabilidade também foi relatada em áreas de práticas de agricultura itinerante (corte e

371 queima) por indígenas Wapishana para região do Rupununi ao sul da Guiana, com avanço de
372 floresta ocorrendo apenas em áreas de cultivo abandonadas e com incidência de fogo reduzida
373 (Eden 1986).

374 As áreas não protegidas do entorno da ESEC Maracá se mostraram um sistema
375 dinâmico envolvendo mudanças dos limites em direções opostas, com a aparente estabilidade
376 gerada pela proporção equivalente de ilhas de mata contraindo e em expansão. Esta variação
377 pode estar associada à distribuição espacial dos distúrbios, concentrando-se em áreas de maior
378 pressão antrópica, como em proximidades de áreas desmatadas, estradas e assentamentos, que
379 são mais susceptíveis à presença de fogo recorrente. Entretanto, esse padrão deve ser melhor
380 investigado.

381 Como a transição dos limites floresta-savana é resultado de uma complexa relação
382 entre diversos fatores que variam simultaneamente, determinar as causas dessas mudanças é
383 complicado. Considerando a dificuldade de isolar ou manipular experimentalmente esses
384 fatores, a avaliação adequada dos seus impactos em escalas espaciais e temporais na dinâmica
385 do ecossistema fica comprometida (House *et al.* 2003). Entretanto, técnicas de modelagem
386 tem se mostrado úteis para investigar essas causas e apontam que a precipitação e as
387 propriedades do solo são as principais causas de ocorrência das savanas africanas enquanto
388 fogo e herbivoria são fatores secundários (Higgins *et al.* 2010). Nestes modelos, em áreas com
389 precipitação anual média > 1.200 mm o fogo se torna necessário para a persistência das
390 savanas enquanto em um gradiente de precipitação reduzida a estabilidade do sistema ocorre
391 mesmo na ausência de fogo. Este princípio parece se aplicar também às áreas dos mosaicos
392 floresta-savana estudadas ao norte da Amazônia, onde a pluviosidade média é relativamente
393 alta (*ca.* 2.000 mm), prevalecendo o avanço dos sistemas florestais, enquanto a estabilidade
394 das ilhas de mata não protegidas pode estar associada à ocorrência de eventos de fogo.

395 A hipótese de que variações de precipitação influenciam a dinâmica dos mosaicos
396 floresta-savana nas áreas avaliadas ao norte da Amazônia também foi confirmada. Na área
397 protegida, as taxas de retração de savanas dando espaço a florestas foram intensificadas em
398 períodos com ocorrência de aumento de precipitação. Já na área não protegida, apesar do
399 avanço de florestas sobre savanas predominar no período mais úmido, a ocorrência de
400 savanização prevaleceu em períodos de precipitação reduzida, como previsto por Oyama e
401 Nobre (2003) para esta região.

402 A variabilidade das chuvas em escala de longo prazo é resultado de complexas
403 interações influenciadas pelo efeito do desmatamento, por alterações nos níveis de CO₂ na
404 atmosfera e na temperatura da superfície dos oceanos, entre outros (Costa e Foley 2000). A

405 tendência linear de precipitação exhibe divergências para a bacia Amazônica como um todo,
406 principalmente quando abordada em escala regional (Marengo 2004; Espinoza *et al.* 2009;
407 Satyamurty *et al.* 2009). Essa tendência foi positiva e significativa apenas para a estação
408 chuvosa da ESEC Maracá a partir de 1986, corroborando com modelo sugerido por Espinoza
409 *et al.* (2009) para o norte da bacia Amazônica, mas foi suficiente para favorecer a retração das
410 savanas na unidade de conservação. A intensificação da estação seca é reconhecidamente um
411 fator limitante ao avanço de florestas, porém esse não foi um fator restritivo na ESEC Maracá,
412 uma vez que o regime de precipitação durante esta estação permaneceu constante ao longo
413 dos anos.

414 Entretanto, na área deste estudo, mais importante do que a tendência unidirecional, foi
415 o sinal interdecadal com alternâncias entre períodos secos e úmidos. Esse sinal foi
416 negativamente correlacionado (dados não apresentados) com alterações de longo prazo da
417 temperatura da superfície do Oceano Pacífico (Oscilação Decadal do Pacífico), que aquecem
418 as águas do leste do Pacífico e provocam redução da precipitação ao norte da Bacia
419 Amazônica em sua fase positiva, e o oposto na fase negativa. Essas oscilações são
420 consideradas moduladoras da intensidade de eventos de *El Niño* nesta região (Marengo 2004;
421 Costa *et al.* 2009).

422 Essa variabilidade interdecadal do regime de chuvas com alternâncias entre períodos
423 secos e úmidos teria efeitos diretos sobre a estrutura e a dinâmica das florestas tropicais
424 (Malhi e Wright 2004). A produtividade e a mortalidade de espécies florestais se mostram
425 susceptíveis e respondem quase imediatamente às tendências climáticas de curto e médio
426 prazo (Botta *et al.* 2002; Nepstad *et al.* 2007; Phillips *et al.* 2010). Esses efeitos também
427 foram constatados na dinâmica dos mosaicos floresta-savana na região do entorno da ESEC
428 Maracá, apresentando evidências de serem mediadas primariamente pelo clima e
429 secundariamente por presença de distúrbios (ex. fogo), no período de 20 anos desta
430 investigação (1986-2006).

431 O impacto das alterações climáticas globais impulsionadas pela aceleração de
432 emissões de gases do efeito estufa e por mudanças no uso da terra são previstas para
433 ocorrerem devido aos mecanismos de interação vegetação-clima. Por sua sensibilidade
434 climática, essas alterações podem causar deslocamento das florestas da Amazônia ampliando
435 áreas de transição floresta-savana em um futuro próximo. Considerando que os primeiros
436 sinais dos impactos do clima devem ser sentidos nas áreas de ecótono (Malhi *et al.* 2008), a
437 dinâmica dos mosaicos floresta-savana em áreas de limite climático com ausência de status de
438 proteção será primeiramente afetada. Serão especialmente afetados seus estoques e fluxos de

439 carbono, uma vez que esses ecossistemas possuem um importante papel no estoque e
440 ciclagem de grandes quantidades de carbono na biomassa e em sua interface com a atmosfera.
441 Uma vez que os fatores climáticos são considerados uma das causas principais de alterações
442 dos limites floresta-savana para esta área de transição ao norte da Amazônia, o sucesso das
443 propostas de conservação para esses ambientes dependerá, não só da manutenção das
444 unidades de conservação já existentes, mas também de ações de mitigação das mudanças
445 climáticas globais para redução da emissão de gases do efeito estufa, evitando assim a perda
446 de florestas devido a variabilidades climáticas.

447 **CONCLUSÕES**

448 Tanto o *status* de conservação quanto as variações de precipitação demonstraram
449 influenciar a dinâmica dos mosaicos floresta-savana ao norte da Amazônia Brasileira,
450 mediada primariamente pelo clima e secundariamente pela presença de distúrbios.

451 As estratégias de conservação da ESEC Maracá, associadas ao relativo aumento de
452 precipitação da estação chuvosa nas últimas décadas, favoreceram o avanço de florestas sobre
453 savanas a uma taxa de 0,131 ha ano⁻¹, demonstrando a importância da unidade de conservação
454 na manutenção dos serviços ambientais. Se mantidas constantes essas condições, em 153 anos
455 a maioria dos enclaves de savana da área protegida desapareceria, uma vez que 98% deles
456 possuem tamanho menor do que 20 ha. Entretanto, essa vegetação ainda persistiria pelos
457 próximos 4.000 anos na região leste da ESEC Maracá, considerando a presença de enclaves
458 de maior porte, principalmente de savanas hipersazonais.

459 O cenário fora das áreas de proteção dos últimos 20 anos indicou relativa estabilidade
460 dos mosaicos floresta-savana, garantida pela interação entre a variabilidade climática e a
461 presença de distúrbios. A predominância de avanço de florestas em anos com precipitação
462 aumentada (1994–2006), mesmo nas áreas não protegidas, demonstrou a dominância dos
463 efeitos do clima sobre os efeitos dos distúrbios. A ocorrência de savanização nessas áreas, em
464 períodos de precipitação reduzida (1986–1994), confirma que se a tendência de aumento da
465 frequência eventos climáticos de seca esperada pelos modelos climáticos se confirmarem para
466 essa região, a extensão e a direção de mudanças futuras dos limites florestais do entorno da
467 ESEC Maracá poderão ser afetadas, comprometendo a biodiversidade local e os serviços
468 ambientais.

469

470 **AGRADECIMENTOS**

471 Agradecemos a Reinaldo Barbosa, Bruce Nelson, Yosio Shimabukuro, Marcos Heil
 472 Costa e Ítalo Mourthé, pelas valiosas sugestões, e Valdete Duarte (INPE) pelo suporte no
 473 processamento das imagens. Ao apoio logístico do ICMBio, INPA/Roraima, a equipe de
 474 Maracá e fazendeiros do entorno. Ao CPRM e INMET, pelos dados climáticos cedidos e ao
 475 ICMBio pela imagem *QuickBird* disponibilizada. Este trabalho foi financiado pelo Grupo
 476 Boticário de Proteção à Natureza (Projeto 0889_20102) e Conselho Nacional de
 477 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

478

479 **BIBLIOGRAFIA CITADA**

- 480 Almeida-Filho, R.; Shimabukuro, Y.E. 2002. Digital processing of a Landsat-TM time series
 481 for mapping and monitoring degraded areas caused by independent gold miners, Roraima
 482 State, Brazilian Amazon. *Remote Sensing of Environment*, 79: 42-50.
- 483 Anderson, L.O.; Aragão, L.E.O.C.; Lima, A.; Shimabukuro, Y.E. 2005. Detecção de
 484 cicatrizes de áreas queimadas baseada no modelo linear de mistura espectral e imagens
 485 índice de vegetação utilizando dados multitemporais do sensor MODIS/TERRA no estado
 486 do Mato Grosso, Amazônia brasileira. *Acta Amazonica*, 35: 445-456.
- 487 Banfai, D.S.; Bowman, D.M. 2006. Forty years of lowland monsoon rainforest expansion in
 488 Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation*, 131: 553-565.
- 489 Barbosa, R.I.; Campos, C.; Pinto, F.; Fearnside, P.M. 2007. The “*Lavrados*” of Roraima:
 490 Biodiversity and conservation of Brazil’s Amazonian Savannas. *Functional Ecosystems
 491 and Communities*, 1: 29-41.
- 492 Bond, W.J.; Woodward, F.I.; Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a
 493 world without fire. *New Phytologist*, 165: 525-538.
- 494 Botta, A.; Ramankutty, N.; Foley, J.A. 2002. Long-term variations of climate and carbon
 495 fluxes over the Amazon basin. *Geophysical Research Letters*, 29: 1319.
- 496 Costa, M.H.; Foley, J.A. 2000. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric
 497 CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. *Journal of Climate*, 13: 18-34.
- 498 Costa, M.H.; Coe, M.T.; Guyot, J.L. 2009. Effects of climatic variability and deforestation on
 499 surface water regimes. In: Keller, M.; Bustamante, M.; Gash, J.; Dias, P.S. (Eds.).
 500 *Amazonia and Global Change*. 186. AGU, Washington, DC, p. 543-553.
- 501 Davidson, E.A.; Araújo, A.C.; Artaxo, P.; Balch, J.K.; Brown, I.F.; Bustamante, M.M.C.;
 502 Coe, M.T.; DeFries, R.S.; Keller, M.; Longo, M.; Munger, J.W.; Schroeder, W.; Soares-

- 503 Filho, B.S.; Souza, C.M.; Wofsy, S.C. 2012. The Amazon basin in transition. *Nature*, 481:
504 321-328.
- 505 Desjardins, T.; Carneiro Filho, A.; Mariotti, A.; Chauvel, A.; Girardin, C. 1996. Changes of
506 the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable
507 isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia*, 108: 749-756.
- 508 Dezzeo, N.; Chacón, N. 2005. Carbon and nutrients loss in aboveground biomass along a fire
509 induced forest-savanna gradient in the Gran Sabana, southern Venezuela. *Forest Ecology
510 and Management*, 209: 343-352.
- 511 Eden, M.J. 1986. Monitoring indigenous shifting cultivation in forest areas of southwest
512 Guyana using aerial photography and Landsat. In: Eden, M.J.; Parry, J.T. (Eds.). *Remote
513 Sensing and Tropical Land Management*. John Wiley, Chichester, p. 255-277.
- 514 Eden, M.J.; McGregor, D.F.M. 1992. Dynamics of the forest-savanna boundary in the Rio
515 Branco-Rupununi region of northern Amazonia. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A.
516 (Eds.). *The nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London,
517 p. 77-89.
- 518 Espinoza, J.C.; Ronchail, J.; Guyot, J.L.; Cochonneau, G.; Naziano, F.; Lavado, W.; Oliveira,
519 E.; Pombosa, R.; Vauchel, P. 2009. Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon
520 basin countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia, and Ecuador). *International Journal of
521 Climatology*, 29: 1574-1594.
- 522 Ferreira, M.E.; Ferreira, L.G.; Sano, E.E.; Shimabukuro, Y.E. 2007. Spectral linear mixture
523 modelling approaches for land cover mapping of tropical savanna areas in Brazil.
524 *International Journal of Remote Sensing*, 28: 413-429.
- 525 Furley, P.A.; Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna
526 transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156: 251-266.
- 527 Furley, P.A.; Dargie, T.; Place, C.J. 1994. Remote sensing and the establishment of a
528 geographic information system for resource management on and around Maracá Island. In:
529 Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil*.
530 Manchester University Press, New York, p. 115-134.
- 531 Goetze, D.; Hörsch, B.; Porembski, S. 2006. Dynamics of forest-savanna mosaics in north-
532 eastern Ivory Coast from 1954 to 2002. *Journal of Biogeography*, 33: 653-664.
- 533 Guerra, F.; Puig, H.; Chaume, R. 1998. The forest-savanna dynamics from multi-date
534 Landsat-TM data in Sierra Parima, Venezuela. *International Journal of Remote Sensing*,
535 19: 2061-2075.

- 536 Haertel, V.; Shimabukuro, Y.E.; Almeida-Filho, R. 2004. Fraction images in multitemporal
537 change detection. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5473-5489.
- 538 Higgins, S.I.; Scheiter, S.; Sankaran, M. 2010. The stability of African savannas: insights
539 from the indirect estimation of the parameters of a dynamic model. *Ecology*, 91: 1682-
540 1692.
- 541 Hirota, M.; Nobre, C.; Oyama, M.D.; Bustamante, M.M.C. 2010. The climatic sensitivity of
542 the forest, savanna and forest–savanna transition in tropical South America. *New*
543 *Phytologist*, 187: 707-719.
- 544 House, J.I.; Archer, S.; Breshears, D.D.; Scholes, R.J. 2003. Conundrums in mixed woody-
545 herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, 30: 1763-1777.
- 546 Lu, D.; Moran, E.; Batistella, M. 2003. Linear mixture model applied to Amazonian
547 vegetation classification. *Remote Sensing of Environment*, 87: 456-469.
- 548 Malhi, Y.; Wright, J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical
549 rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B:*
550 *Biological Sciences*, 359: 311-329.
- 551 Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate change,
552 deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169-172.
- 553 Marengo, J.A. 2004. Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin.
554 *Theoretical & Applied Climatology*, 78: 79-96.
- 555 Nepstad, D.C.; Stickler, C.M.; Soares-Filho, B.; Merry, F. 2008. Interactions among Amazon
556 land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical*
557 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1737-1746.
- 558 Nepstad, D.C.; Tohver, I.M.; Ray, D.; Moutinho, P.; Cardinot, G. 2007. Mortality of large
559 trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88: 2259-
560 2269.
- 561 Oyama, M.D.; Nobre, C.A. 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical
562 South America. *Geophysical Research Letters*, 30: 2199.
- 563 Phillips, O.L.; van der Heijden, G.; Lewis, S.L.; López-González, G.; *et al.* 2010. Drought–
564 mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187: 631-646.
- 565 Proctor, J.; Miller, R.P. 1998. Human Occupation on the Ilha de Maracá: preliminar notes. In:
566 Milliken, W.; Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an*
567 *Amazonian rainforest*. John Wiley & Sons, Chichester, p. 432-442.
- 568 Salazar, L.F.; Nobre, C.A.; Oyama, M.D. 2007. Climate change consequences on the biome
569 distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34: L09708.

- 570 Sankaran, M.; Ratnam, J.; Hanan, N.P. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited -
571 insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models.
572 *Ecology Letters*, 7: 480-490.
- 573 Satyamurty, P.; Castro, A.A.; Tota, J.; Gularte, L.E.S.; Manzi, A.O. 2009. Rainfall trends in
574 the Brazilian Amazon Basin in the past eight decades. *Theoretical and Applied*
575 *Climatology*, 99: 139-148.
- 576 Shimabukuro, Y.E.; Duarte, V.; Arai, E.; Freitas, R.M.; Martini, P.R.; Lima, A. 2010.
577 Monitoring land cover in Acre State, western Brazilian Amazonia, using multitemporal
578 remote sensing data. *International Journal of Image and Data Fusion*, 1: 325-335.
- 579 Soares-Filho, B.; Moutinho, P.; Nepstad, D.; Anderson, A.; Rodrigues, H.; Garcia, R.;
580 Dietzsch, L.; Merry, F.; Bowman, M.; Hissa, L.; Silvestrini, R.; Maretti, C. 2010. Role of
581 Brazilian Amazon protected areas in climate change mitigation. *Proceedings of the*
582 *National Academy of Sciences*, 107: 10821-10826.
- 583 Sternberg, L.D.L. 2001. Savanna-forest hysteresis in the tropics. *Global Ecology and*
584 *Biogeography*, 10: 369-378.
- 585 Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992a. The forest-savanna
586 boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil: an investigation of two contrasting transects.
587 In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds.). *The nature and dynamics of forest-savanna*
588 *boundaries*. Chapman & Hall, London, p. 367-392.
- 589 Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992b. Ecological
590 studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. I. Physical
591 environment, forest structure and leaf chemistry. *The Journal of Ecology*, 80: 689-703.
- 592 Tng, D.Y.P.; Murphy, B.P.; Weber, E.; Sanders, G.; Williamson, G.J.; Kemp, J.; Bowman,
593 D.M.J.S. 2012. Humid tropical rain forest has expanded into eucalypt forest and savanna
594 over the last 50 years. *Ecology and Evolution*, 2: 34-45.
- 595 Xu, Z.X.; Takeuchi, K.; Ishidaira, H. 2003. Monotonic trend and step changes in Japanese
596 precipitation. *Journal of Hydrology*, 279: 144-150.
- 597

598 **TABELAS**

599

600 **Tabela 1.** Precipitação anual e sazonal e tendência linear de longo prazo registradas nas estações
 601 climatológicas de Boa Vista (1910-2008) e da Estação Ecológica de Maracá (1986-2010). Unidades
 602 em mm ano⁻¹ ou mm estação⁻¹. a = inclinação da linha, D = período total amostrado em anos, p =
 603 significância estatística a 95% da tendência linear baseada no teste Mann-Kendall.

Local	Estação	Precipitação anual (média±dp)	Linha de tendência (y=ax+y ₀)	Varição (a*(D-1))	Período (D)	Mann-Kendall (tau)	p
Boa Vista	Anual	1657 ± 418	1,5 x + 1579	145		0,08	0,26
	Chuvosa	1386 ± 344	0,8 x + 1346	75	98	0,05	0,49
	Seca	271 ± 132	0,6 x + 238	61		0,09	0,23
ESEC Maracá	Anual	2163 ± 431	20,5 x + 1920	472		0,24	0,11
	Chuvosa	1693 ± 314	19,9 x + 1448	457	24	0,35	0,02
	Seca	470 ± 211	0,7 x + 462	15		0,00	1,00

604

605

606

607

608

609

610

611 **Tabela 2.** Precipitação (mm ano⁻¹) para as sub-séries particionadas e sua significância estatística a
 612 95% entre os períodos específicos segundo teste de Wilcoxon (W). n = número de amostras da sub-
 613 série.

Estação	Sub-série	n	Precipitação Anual (média±dp)	Wilcoxon (W)	p
Boa Vista	(1) 1910 a 1954	38	1699 ± 460	697 ^a	0,12 ^a
	(2) 1955 a 1992	30	1525 ± 358		
	(3) 1993 a 2008	16	1803 ± 365	144 ^b	0,03 ^b
ESEC Maracá	(1) 1986 a 1994	8	1912 ± 334	30	0,05
	(2) 1995 a 2010	15	2297 ± 426		

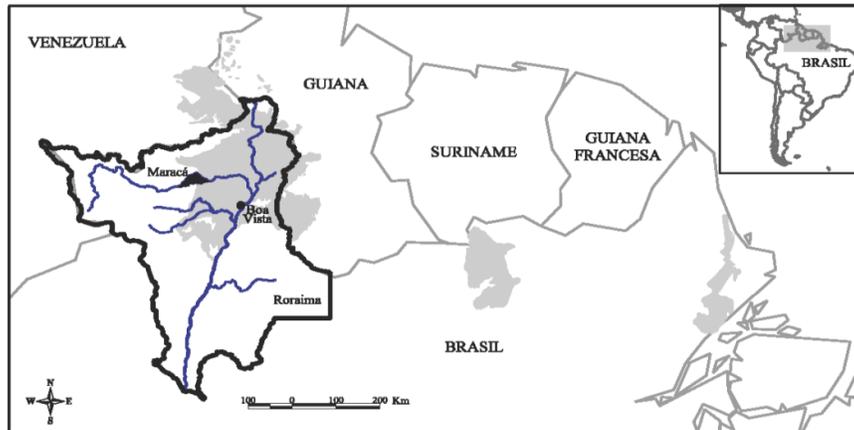
614 ^a Comparação entre as sub-séries (1) e (2) da Estação de Boa Vista.

615 ^b Comparação entre as sub-séries (2) e (3) da Estação de Boa Vista.

616

617 FIGURAS

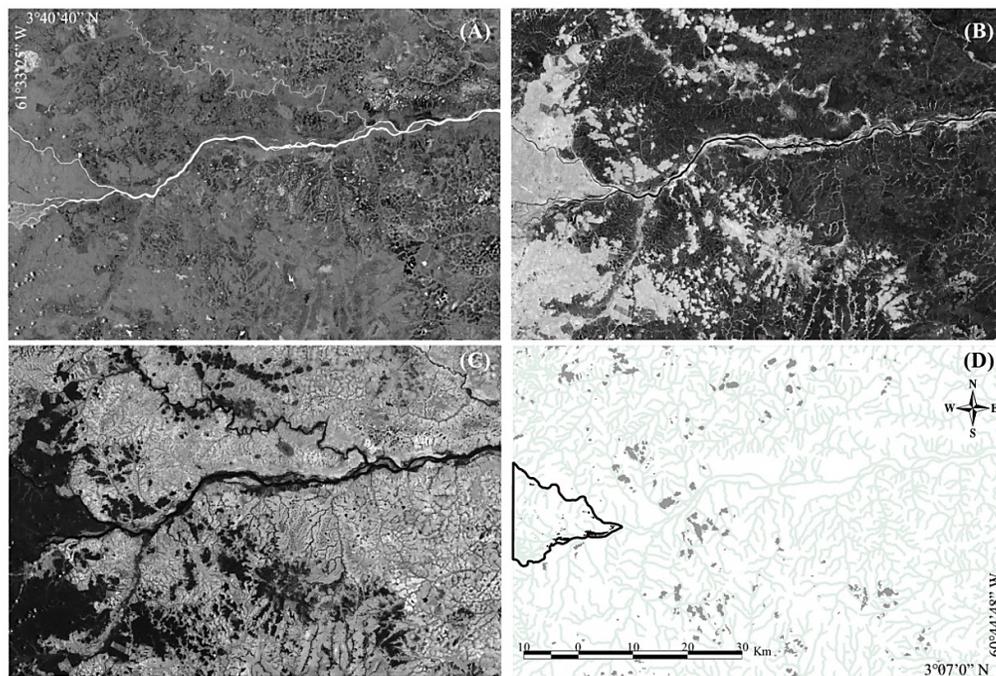
618



619

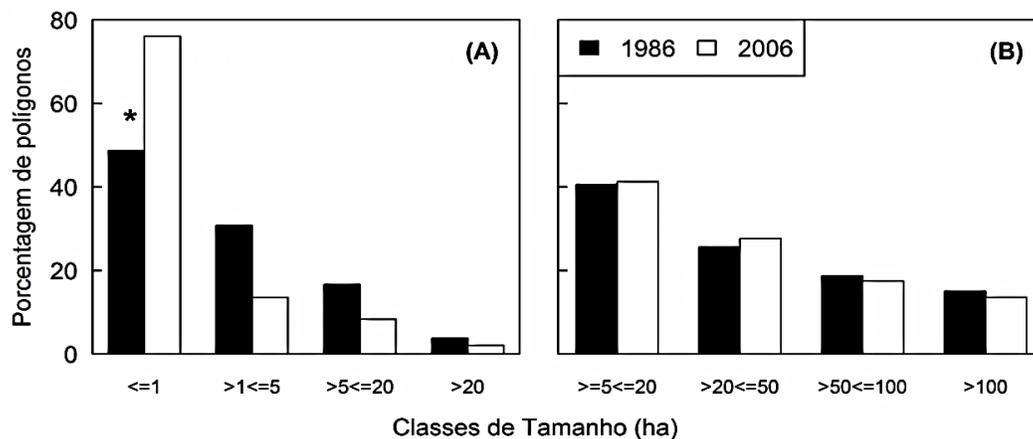
620 **Figura 1.** Mapa de localização da ESEC Maracá no limite biogeográfico e climático ao norte da
 621 Amazônia. Ecorregião das savanas das Guianas representadas em cinza.

622



623

624 **Figura 2.** Recorte da cena 232/58 de 2006 com a área de estudo realçada pelas imagens-fração (a)
 625 sombra, (b) vegetação, (c) solo, geradas pelo MLME; e (d) mapa temático resultante, com enclaves de
 626 savana (■) do interior da ESEC Maracá e ilhas de mata (■) em seu entorno. Linha espessa negra
 627 representando o limite da ESEC Maracá.



628

629 **Figura 3.** Distribuição em classes de tamanho dos (a) enclaves de savana na ESEC Maracá entre 1986
 630 (n = 78) e 2006 (n = 96), e (b) de ilhas de mata do seu entorno entre 1986 (n = 219) e 2006 (n = 235).

631 Asterisco representa diferença significativa ($\alpha=0,05$) entre anos nas respectivas classes.

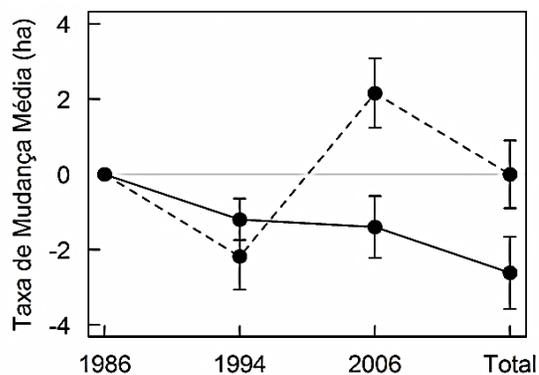
632

633

634

635

636

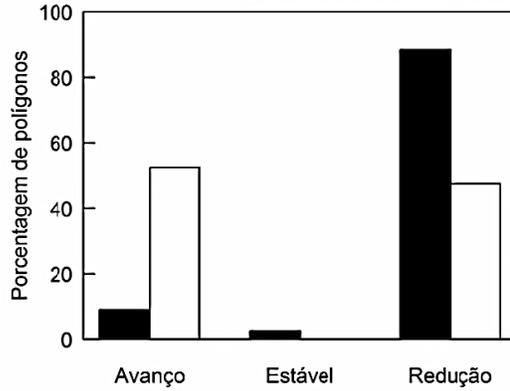


637

638 **Figura 4.** Taxa média de mudança total (1986-2006) e parcial das ilhas de savana da ESEC
 639 Maracá (—) e das ilhas de mata do entorno (----). Barra de erro = erro padrão da média.

640

642



643

645 **Figura 5.** Porcentagem de enclaves de savana no interior (■) e de ilhas de mata no entorno (□) da
 646 ESEC Maracá, avançando, retraindo ou estáveis no período total de amostragem (1986-2006).

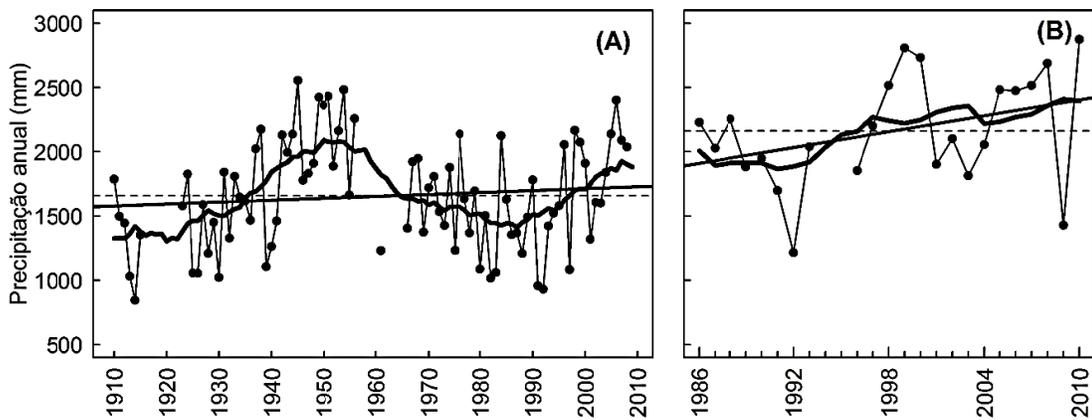
646

647

648

649

650



651

654 **Figura 6.** Precipitação anual em (a) Boa Vista nos últimos 98 anos e na (b) ESEC Maracá, nos últimos
 655 24 anos (●). Linha de tendência linear de longo prazo baseada na equação $(y=ax+y_0)$ (—). Precipitação
 656 média dos anos amostrados (---). Médias móveis de 10 anos (—).

Capítulo 2

Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J.; Camargo, Plínio B.
Inferências de mudanças atuais e passadas em enclaves isolados e matriz de savanas através de isótopos de carbono em uma área de transição floresta-savana ao norte da Amazônia. Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*.

1 **Inferências de mudanças atuais e passadas em enclaves isolados e matriz de savanas**
2 **através de isótopos de carbono em uma área de transição floresta-savana ao norte da**
3 **Amazônia**

4
5 Fabiana R. COUTO-SANTOS^{1,3}, Flávio J. LUIZÃO¹, Plínio B. CAMARGO²

6
7 ¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) / The Large Scale Biosphere-
8 Atmosphere Experiment in Amazonia (LBA). Av. André Araújo 2936 Bairro Aleixo, Manaus,
9 AM. CEP: 69060-000. Telefone (92) 3643-3618.

10

11 ² Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP) / Laboratório Ecologia Isotópica
12 Av. Centenário 303, Bairro São Dimas, Piracicaba, SP. CEP: 13416-000. Telefone (19) 3429-
13 4068.

14 ³ couto.santos@gmail.com

15 **Inferências de mudanças atuais e passadas em enclaves isolados e matriz de savanas**
16 **através de isótopos de carbono em uma área de transição floresta-savana ao norte da**
17 **Amazônia**

18

19 **RESUMO:**

20 A história evolutiva das savanas, influenciada por ciclos climáticos de curta-duração, pode
21 levar a variações nas áreas de cobertura florestais relacionadas a movimentos dos limites
22 floresta-savana. Através da comparação de isótopos de carbono da matéria orgânica do solo
23 associadas à datação de radiocarbono, tanto em solos superficiais ao longo dos limites
24 floresta-savana quanto em sua variação com a profundidade, investigamos as mudanças atuais
25 e passadas ocorridas na estrutura da vegetação e as origens de savanas de diferentes naturezas
26 em áreas de transição floresta-savana ao norte da Amazônia. Áreas isoladas de pequenos
27 enclaves de savana protegidas no interior da Estação Ecológica (ESEC) de Maracá e áreas de
28 matriz de savana contínua não protegida do seu entorno imediato não responderam da mesma
29 maneira às mudanças climáticas e eventos de fogo tanto das últimas décadas quanto durante o
30 Holoceno, apresentando origens e os padrões de dinâmica distintos. A estabilidade encontrada
31 nos limites da matriz do entorno nos tempos atuais refletiram o regime de fogo intensificado,
32 e o sinal isotópico de floresta em profundidade apontou uma retração de floresta de pelo
33 menos 70 m ocorrendo desde sua origem no início do Holoceno até 780 anos AP, associado à
34 ocorrência de um clima mais seco que o atual. Contrariamente, enclaves protegidos no interior
35 da ESEC permaneceram estáveis desde o Holoceno médio apontando origem não-
36 antropogênica provenientes de condições edáficas e de fertilidade do solo, mas com a
37 dinâmica recente de avanço de floresta de 8 m século⁻¹ favorecida pelo clima e ausência de
38 eventos de fogo.

39

40 **PALAVRAS-CHAVE:** Dinâmica de vegetação, radiocarbono, mosaico floresta-savana,
41 ecótono, mudanças climáticas.

42

43 **Inferences of present and past changes at isolated enclaves and savanna matrix from**
44 **carbono isotopes in a transitional forest-savanna area in Northern Amazonia**

45

46 **ABSTRACT:**

47 The evolutionary history of savannas influenced by short term climate cycles could prompt
48 variations in forest cover often related to movements of the forest-savanna boundary. By
49 comparing carbon isotope from soil organic matter associated with radiocarbon dating, both in
50 surface soils along forest-savanna boundaries as its variation with depth, we investigate
51 current and past changes in the structure of vegetation and the origins of savannas of different
52 natures in a transitional forest-savanna area in northern Amazon. Little isolated savanna
53 enclaves inside strictly protected nature reserve (ESEC Maracá) and its outskirts unprotected
54 continuous savanna matrix did not respond the same way to climate change and fire events
55 either the last decades as during the Holocene, with distinct origins and dynamics patterns.
56 The nowadays boundaries stability of surrounding savanna matrix reflected the intensified fire
57 regime while the forest isotopic sign in depth pointed a forest shrinkage of at least 70 m
58 occurring since its origin in early Holocene until 780 years BP related to a drier climate than
59 the current. Contrary, remaining stable since the middle Holocene, the protected enclaves
60 inside ESEC Maracá pointed a non-anthropogenic origin descendant from soil edaphic and
61 fertility conditions, but with recent dynamics of advancing forest by 8 m century⁻¹ favored by
62 current climate and lacking fire events.

63

64 **KEYWORDS:** Vegetation dynamics, radiocarbon, forest-savanna mosaic, ecotone, climate
65 change.

66

67 INTRODUÇÃO

68 Variações nas áreas de cobertura de florestas podem estar associadas a movimentos
69 dos limites floresta-savana, sendo algumas vezes relacionadas à história evolutiva das savanas
70 (Furley e Metcalfe 2007). A construção das paisagens de savanas, durante todo o Quaternário
71 até os dias de hoje, têm sido influenciada por ciclos climáticos (glaciais e inter-glaciais) de
72 curta-duração, resultando em uma flutuação dos limites entre savanas e áreas de florestas
73 contínuas em função de mudanças climáticas (Desjardins *et al.* 1996; Delègue *et al.* 2001;
74 Simões-Filho *et al.* 2010). Por essa razão, as áreas de savana presentes no limite norte da
75 Amazônia Brasileira, podem ser consideradas como “refúgios” que apareceram durante os
76 períodos secos mais recentes do Pleistoceno na Amazônia (Whitmore e Prance 1987). Além
77 destas mudanças ocorridas no passado, também são esperadas mudanças nas décadas futuras
78 baseadas nos cenários de mudanças no clima futuro (Oyama e Nobre 2003; Salazar *et al.*
79 2007).

80 A composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) da matéria orgânica do solo (MOS) de superfície
81 reflete a vegetação atual crescendo sobre esses solos (Balesdent *et al.* 1987). Em ambientes de
82 savana predominam espécies que utilizam o mecanismo fotossintético do tipo C_4 , como as
83 gramíneas, enquanto nas florestas, árvores e arbustos do tipo C_3 são mais comuns (Taiz e
84 Zeiger 2002). Para a região Amazônica foi determinado que valores de $\delta^{13}\text{C}$ acima de -25‰
85 podem ser atribuídos à vegetação de savanas, independente da profundidade, distinguindo-se
86 dos valores de florestas, que variam de -30 a -27‰ (Magnusson *et al.* 2002). Sendo possível
87 esta distinção, análises da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS têm se mostrado uma robusta abordagem para
88 determinar mudanças na composição C_3/C_4 de comunidades vegetais, permitindo a
89 reconstrução da dinâmica floresta-savana tanto em curto quanto em longo prazo (Bai *et al.*
90 2009). A utilidade dessa ferramenta tem sido apontada por diversos estudos (Pessenda *et al.*
91 1998a; Freitas *et al.* 2001; Sanaiotti *et al.* 2002; Krull e Bray 2005; Bai *et al.* 2009).

92 O melhor entendimento da dinâmica da vegetação pode auxiliar na reconstrução dos
93 padrões de avanço ou retração das florestas sobre savanas ocorridas no passado, ajudando
94 ainda a prever futuras mudanças prenunciadas para acontecerem prematuramente em áreas de
95 ecótono entre esses dois ecossistemas na Amazônia, em função das mudanças climáticas e
96 ambientais (Malhi *et al.* 2008). A região norte da Amazônia Brasileira, principalmente o
97 estado de Roraima, tem demonstrado um grande potencial para a reconstrução desses padrões
98 em escala local. Ao mesmo tempo em que possui a maior área contínua de savana (cerca de
99 43.000 km^2) do bioma Amazônia (Barbosa *et al.* 2007), é comum a ocorrência de pequenos
100 enclaves de savana circundados por extensas áreas de floresta nessa região, tais como os que

101 ocorrem na unidade de conservação Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá). Esta
102 unidade se tornou uma área chave para o entendimento da dinâmica de ecossistemas, pela
103 presença de aparente mobilidade dos limites com os diversos tipos de savanas e seu *status* de
104 proteção (Proctor 1994). Pouco se sabe sobre o comportamento de savanas de diferentes
105 naturezas em resposta a mudanças climáticas e eventos de fogo passados e presentes, sendo o
106 cenário desta região, onde enclaves e matriz de savana ocorrem em adjacência e com
107 diferentes *status* de proteção, propício a investigar a comparação de suas origens e dos
108 padrões de dinâmica em nível local.

109 Neste estudo buscamos determinar as origens e a ocorrência de mudanças atuais e
110 passadas na vegetação dos limites floresta-savana ao norte da Amazônia, localizadas em uma
111 área de transição biogeográfica e climática ao norte do estado de Roraima. Propusemos a
112 comparação de transições de pequenos enclaves de savana para matriz de florestas contínuas
113 protegidas, presentes no interior da ESEC Maracá, com áreas de matriz contínua de savana
114 incrustadas de ilhas de mata do seu entorno imediato, a partir daqui também referidas
115 simplesmente como interior e entorno respectivamente. Enquanto variações nas camadas mais
116 superficiais do solo potencialmente representam mudanças da vegetação em períodos mais
117 recentes, variações nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade do solo podem ser utilizadas para
118 inferir mudanças passadas na estrutura da vegetação (Bai *et al.* 2009). Assim, para investigar
119 a dinâmica dos limites nas diferentes escala de tempo, comparamos a $\delta^{13}\text{C}$ da MOS tanto de
120 solos superficiais ao longo de transectos perpendiculares ao limite floresta-savana quanto sua
121 variação com a profundidade, associada à datação de radiocarbono, em áreas do interior e do
122 entorno da ESEC Maracá.

123 Partindo dessas premissas, a seguinte hipótese sobre mudanças atuais dos limites foi
124 testada: Em áreas onde o limite floresta-savana fosse estável, a localização deste limite
125 detectado em campo deveria ser o mesmo que a posição da borda (B) detectada a partir dos
126 valores $\delta^{13}\text{C}$ da MOS, e as diferenças desses valores seriam abruptas entre os tipos de
127 vegetação e com valores similares a diferentes distâncias do limite. Esta situação seria
128 esperada para a matriz de savana do entorno da ESEC. Enquanto para áreas onde o limite se
129 encontrasse em transição, essas variações seriam mais graduais (Schwartz *et al.* 1996) e com
130 uma maior largura do ecótono, o esperado para ocorrer nos enclaves protegidos do interior da
131 ESEC, pela ausência de eventos de fogo.

132 Já a hipótese sobre mudanças passadas dos limites deve ser avaliada com maior
133 cautela, considerando que vários fatores têm sido identificados como responsáveis pelas
134 variações isotópicas com a profundidade do solo. Entre eles, podemos citar a composição

135 química e a textura do solo, os processos de decomposição da MOS e as mudanças de
136 vegetação no passado (Boutton *et al.* 1998). Geralmente um enriquecimento de 3 a 4‰ da
137 $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade são atribuídos a processos de decomposição (Mariotti e Peterschmitt
138 1994). Entretanto, aumentos acima desses valores em áreas de florestas, poderia ser um
139 indício de que essas áreas teriam evoluído a partir de um ambiente de savana ali presente no
140 passado. Alternativamente, uma redução da $\delta^{13}\text{C}$ acima de 3 a 4‰, em áreas de savana,
141 indicariam que esses ambientes teriam substituído áreas de floresta (Sanaiotti *et al.* 2002).
142 Desta maneira, com o aumento da profundidade se esperaria um aumento maior do que 3-4‰
143 na $\delta^{13}\text{C}$ da MOS de florestas e uma redução da mesma magnitude em solos de savana, devido
144 a ocorrência de períodos mais secos entre o Pleistoceno e o Holoceno na Amazônia, sugerindo
145 a substituição de florestas tropicais por savanas nesses períodos (Absy 1980), da mesma
146 maneira que a ocorrência de eventos de fogo no fim do Holoceno, também contribuíram para
147 a dinâmica floresta-savana em Roraima (Desjardins *et al.* 1996; Simões-Filho *et al.* 2010;
148 Meneses *et al.* 2013). A datação de carbono ^{14}C apontaria o provável período de surgimento e
149 de ocorrência dessas mudanças nas savanas e florestas de diferentes naturezas, tornando
150 possível a associação as suas possíveis causas.

151 MATERIAL E MÉTODOS

152 *Área de Estudo*

153 A área de estudo, parte leste da Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) e seu
154 entorno imediato, está localizada na porção centro-norte do estado de Roraima, Brasil (3°15' –
155 3°35' N e 61°22' – 61°58' W – Figura 1A). A ESEC Maracá é uma unidade de proteção
156 integral com área total de 101.312 ha formada pelos furos Santa Rosa e Maracá do rio
157 Uraricoera e encontra-se sobre um evidente limite biogeográfico e climático. A oeste estão as
158 florestas úmidas Amazônicas, e a leste as planícies de savanas se estendendo em direção à
159 Guiana e à Venezuela, como parte do mosaico de ecossistemas de vegetação aberta do
160 complexo de savanas “Rio Branco-Rupununi” (Sarmiento e Monasterio 1975).

161 Geologicamente, a área de estudo é parte do flanco sul do Escudo das Guianas
162 formado durante o período pré-cambriano, que consiste principalmente de quartzo-biotita
163 xistos, quartzo-feldspato gnaisses e granitos tonalítico associados. Bolsões isolados da
164 formação Roraima de arenitos e conglomerados podem ocorrer (Thompson *et al.* 1992b). O
165 limite floresta-savana nas proximidades da ESEC é quase coincidente com o limite de relevo
166 entre as superfícies mais baixas do fim do Terciário (Pediaplano Rio-Branco Rio-Negro) a leste
167 (80 a 160 m a.s.l.), e as mais elevadas do Mio-Plioceno (Planalto dissecado norte da
168 Amazônia) a oeste (250-400 m a.s.l. – McGregor e Eden 1991). Os solos são desenvolvidos

169 em depósitos que se sobrepõem a base pré-cambriana, com predominância do Argissolo
170 vermelho-amarelo distrófico plúntico de textura arenosa com areias quartzosas e
171 Hidromórficos cinzento localizados (Robinson e Nortcliff 1991). Um horizonte arenoso com
172 uma fina camada de matéria orgânica sobrepõe a camada de textura argilosa sustentada por
173 laterita em profundidades 100-120 cm, sendo os solos sob savanas extremamente arenosos,
174 típicos de areias brancas distróficas comuns na região Amazônica, principalmente nas áreas
175 do interior da ESEC (Furley e Ratter 1990).

176 Segundo a classificação climática de Köppen, a ESEC Maracá está exatamente na
177 transição do subtipo savana (Aw) para o subtipo monções (Am) do clima tropical úmido (A)
178 (Peel *et al.* 2007). Caracterizado por altas temperaturas durante o ano inteiro (média anual de
179 26°C) e com precipitação anual média de 2.163 mm ano⁻¹ de 1986 a 2010, o clima da ilha
180 apresenta uma sazonalidade marcante com a média de chuva da estação seca (Outubro a
181 Março) cerca de quatro vezes menor do que durante a estação chuvosa (Abril a Setembro)
182 (Couto-Santos *et al.* em prep.). Além das oscilações sazonais, o clima da região apresenta
183 oscilações em escala decadal relacionadas a variações na temperatura da superfície do Oceano
184 Pacífico (ODP), que aquecem as águas do leste do Pacífico e provocam redução da
185 precipitação ao norte da Bacia Amazônica em sua fase positiva, e o oposto na fase negativa,
186 influenciando a dinâmica dos mosaicos floresta-savana na região da ESEC Maracá (Couto-
187 Santos *et al.* em prep.).

188 A vegetação da unidade de conservação é dominada por áreas de floresta (84% –
189 85.000 ha), principalmente de terra firme, descrita em detalhes por Miliken e Ratter (1998). A
190 presença de pequenos enclaves de savana totalizando 6% da cobertura vegetal total ocorre
191 principalmente na porção leste da reserva (Furley *et al.* 1994), onde episódios de incêndios e
192 impactos antrópicos não são registrados desde 1978, quando passou ao *status* de Estação
193 Ecológica. Variando de < 0,2 ha a mais de 100 ha, duas categorias de savana reconhecidas por
194 Sarmiento (1992) são identificadas na ESEC: (1) Savanas sazonais, influenciadas apenas por
195 uma escassez de água prolongada na estação seca e (2) savanas hipersazonais, influenciadas
196 tanto pela escassez quanto pelo excesso de água que ocorrem anualmente respectivamente nas
197 estações de seca e chuva, porém apenas a primeira categoria foi considerada neste estudo.
198 Savanas deste tipo circundadas por matriz de florestas de terra firme ou semi-decíduas em sua
199 maioria, são cobertas principalmente por espécies de gramíneas e/ou ciperáceas com
200 espalhamento irregular de árvores baixas e arbustos de *Curatella americana* L. e *Byrsonima*
201 *crassifolia* Kunth. Já na paisagem do entorno da ESEC, distúrbios tais como fogo e
202 desmatamentos são constantes, sendo dominada por matriz de vegetação de savanas abertas,

203 com a presença de fragmentos florestais (ilhas de mata) de formação semi-decídua com área
204 média de $151,84 \pm 549,07$ ha.

205 ***Delineamento amostral e amostragem do solo***

206 Enclaves de savanas e ilhas de mata presentes na área de estudo foram identificados a
207 partir de imagens Landsat-5 TM (Couto-Santos *et al.* em prep. – Figura 1B). Destes, foram
208 selecionados cinco áreas de enclaves isolados de savana presentes no interior da ESEC
209 Maracá (2–12 ha) e seis ilhas de mata (44–989 ha) encrustadas em matriz de savana de seu
210 entorno imediato, assumindo os critérios de possibilidade de acesso terrestre e o
211 distanciamento de aproximadamente 1 km entre as áreas quando possível.

212 Em cada área selecionada foi instalado um transecto perpendicularmente ao limite
213 floresta-savana que é de uma forma geral abrupto (Furley e Ratter 1990), podendo ser
214 claramente definido em campo. Com o comprimento total de 300 m cada um, sendo 150 m
215 em habitat de florestas e 150 m em habitat de savana, os 11 transectos tiveram início no limite
216 entre os dois tipos de vegetação, definido como distância (D) igual a zero. A partir do limite,
217 distâncias positivas são referentes ao distanciamento ao longo do transecto para o interior da
218 floresta enquanto as negativas em direção as savanas. Apenas um dos transectos do interior da
219 ESEC apresentou 200 m de comprimento pela área reduzida do enclave de savana.

220 Para avaliar a variação da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS ao longo do transcteto, três amostras da
221 camada superficial do solo (10 cm de profundidade) foram coletadas para constituir uma
222 amostra composta no limite, nos primeiros 5 metros e posteriormente a cada 10 m de distancia
223 do limite, nos ambientes de savana e floresta, utilizando um trado de 3 x 10 cm. Já para
224 avaliar a evolução da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS com a profundidade para cada uma das áreas amostradas,
225 foram feitas duas tradagens, uma na área de floresta e outra na área de savana, a
226 aproximadamente 70 m de distância do limite. A profundidade total da tradagem foi de 2
227 metros com 9 intervalos de coletas (10, 20, 30, 40, 50, 80, 110-120, 150-160 e 190-200 cm).
228 Para alguns transectos não foi possível a coleta em todas as profundidades devido a presença
229 comum de linhas de pedras em áreas de florestas (Thompson *et al.* 1992a) ou solos muito
230 arenosos em áreas de savanas. As amostras de solo foram secas ao ar e peneiradas em crivo de
231 2 mm para retirada de raízes e detritos.

232 Subamostras de 10 g foram moídas e peneiradas a 0,25 mm e enviadas ao Laboratório
233 de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA/USP) onde foram
234 queimadas em cápsulas de estanho e analisadas para obtenção de $\delta^{13}\text{C}$ e concentração de
235 carbono (%) em um analisador elementar Carlo Erba EA 1110 acoplado a um espectrômetro
236 de massa de razão isotópica (Finnigan Delta Plus XL). O carbono orgânico total foi expresso

237 como porcentagem do peso seco com incerteza de $\pm 5\%$ e a composição isotópica da MOS
 238 expressa em unidade delta ($\delta \text{ ‰}$) com incerteza de 0,05‰, tendo como referência o padrão
 239 internacional Vienna PeeDee Belemnite (VPDB, Fry 2006) da seguinte maneira:

$$240 \quad \delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[\left(\frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{Amostra}}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{Padrão}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \quad \text{Equação 1.}$$

241 Para dois transectos com variações da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS em profundidade mais
 242 acentuadas, um no interior da ESEC Maracá (N5) e outro em seu entorno (ZF2), oito amostras
 243 nas profundidades de 50 e 200 cm em 2 perfis de solo de savana e 2 em solos de florestas
 244 foram selecionadas para datação do ^{14}C pela técnica do acelerador de espectrometria de massa
 245 (AMS), realizadas pelo laboratório de datação por radiocarbono da Beta Analytic (Miami,
 246 USA). A idade convencional do radiocarbono expressa em “anos antes do presente” (A.P.
 247 1950), foi calculada assumindo a meia-vida do carbono de 5.568 anos e normalizada para o
 248 valor da $\delta^{13}\text{C}$ de -25 ‰ VPDB (Stuiver e Polach 1977).

249 Para caracterização dos solos e para descartar a influência destes fatores na variação da
 250 $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade, as propriedades físicas (granulometria) e químicas do solo (pH,
 251 C:N, soma de bases trocáveis [Ca^{+2} , K^{+} , Mg^{+2} , Na^{+}], capacidade de troca catiônica [soma de
 252 bases + Al^{+3} + H^{+}]), foram analisadas no Laboratório Temático de Solos e Plantas do Instituto
 253 Nacional de Pesquisas da Amazônia seguindo metodologia proposta pela EMBRAPA (1997).

254 *Análise de dados*

255 Para inferir mudanças atuais nos limites floresta-savana, utilizamos a análise de
 256 detecção de borda e ecótono (BEDA, Hennenberg *et al.* 2008) baseada na análise de regressão
 257 não-linear sigmoidal dos valores da $\delta^{13}\text{C}$ das camadas superficiais do solo (0-10 cm) ao longo
 258 dos limites floresta-savana. A distância estimada em metros da localização da borda (B) neste
 259 modelo foi determinada a partir da seguinte equação:

$$260 \quad f(x) = a + (c - a) / (1 + \exp((x - b) / d)) \quad \text{Equação 2.}$$

261 Os parâmetros *a* e *c* representam as assíntotas superiores e inferiores, que se
 262 aproximam as condições médias da $\delta^{13}\text{C}$ nos dois habitats adjacentes (valores típicos de
 263 savana e floresta respectivamente); *b* é a distância ao ponto de inflexão, onde a mudança da
 264 variável é maior, o que definimos como a localização da borda (B) entre os dois habitats; e o
 265 parâmetro *d* representa a inclinação da mudança. Uma análise de variância (ANOVA) foi
 266 utilizada para verificar se a posição da borda e a inclinação da mudança diferem entre os
 267 transectos do interior e do entorno da ESEC.

268 Além da comparação da posição da borda determinada pela $\delta^{13}\text{C}$ com a do limite
 269 determinado em campo, o tamanho da área de transição entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ típicos de
 270 floresta (*c*) e de savana (*a*), aqui definido como ecótono, também são indícios de uma
 271 dinâmica floresta-savana em curto prazo, associado à inclinação da mudança (*d*). O tamanho
 272 da área de ecótono foi definido como a diferença entre o início da área de não-ecótono em
 273 direção a savana (E1) e à floresta (E2) derivados da equação 2:

$$274 \quad E1 = b + 2d \quad \text{Equação 3.}$$

$$275 \quad E2 = b - 2d \quad \text{Equação 4.}$$

276 Já para inferir mudanças passadas nos limites floresta-savana, descontinuidades na
 277 evolução da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS com o aumento da profundidade foram identificadas através da
 278 análise de regressão por segmentos (*Piecewise regression*). Esta técnica tem sido amplamente
 279 utilizada para estimar limiares ecológicos críticos (Toms e Lesperance 2003; Jaramillo *et al.*
 280 2006; Jaramillo *et al.* 2010), que ocorrem quando a resposta de um processo ecológico não é
 281 linear, mas muda abruptamente a partir de um determinado limiar. Esta regressão assume a
 282 existência de duas diferentes funções ajustando os dois segmentos que melhor caracterizam a
 283 variância dos dados. O ponto de interseção dos segmentos foi considerado como o ponto onde
 284 ocorre mudança nas relações $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade. A datação do ^{14}C da MOS nas
 285 profundidades próximas a estes pontos indicam em que época ocorreu a mudança na
 286 vegetação.

287 Para determinar se a evolução da $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade é atribuída à mudança de
 288 vegetação ou apenas a processos de decomposição da MOS, a equação de *Rayleigh* (Mariotti
 289 *et al.* 1981) foi ajustada para os conteúdos de carbono observados e seus valores
 290 correspondentes da $\delta^{13}\text{C}$ nas diferentes profundidades:

$$291 \quad \delta = \delta_0 + \epsilon \times \ln(C/C_0) \quad \text{Equação 5.}$$

292 δ_0 e C_0 representam os valores iniciais de $\delta^{13}\text{C}$ e C da superfície do solo (0-10cm), e ϵ o fator
 293 de enriquecimento relacionado a decomposição da MOS. Para avaliar a variação da
 294 composição química e textura do solo com a profundidade foi aplicado o teste não
 295 paramétrico de Kruskal-wallis (KW) e para comparar estes fatores entre os diferentes habitats
 296 em cada profundidade utilizou-se o teste não paramétrico de Wilcoxon (W). Todas as análises
 297 foram realizadas utilizando software livre R 2.13.0 (R Development Core Team 2011).

298 **RESULTADOS**

299 ***Concentração de carbono orgânico e propriedades do solo***

300 A média de carbono orgânico do solo (SOC) encontrado nas áreas de floresta foi
 301 aproximadamente 2 vezes maior do que nas áreas de savanas em quase todas as profundidades

302 (Tabela 1). Para ambos habitats foi constada uma rápida redução média de 0,65% (floresta) e
303 0,35% (savana) nos primeiros 50 cm em relação aos valores de SOC da superfície, enquanto
304 nas camadas mais profundas (50 a 200 cm) essa redução foi gradual variando apenas 0,17%
305 (floresta) e 0,11% (savana; Tabela 1). As áreas do interior e do entorno da ESEC não
306 apresentaram diferenças significativas em ambos os ambientes ($p > 0,05$), demonstrando
307 comportamento da curva de distribuição de SOC com a profundidade semelhante ao padrão
308 geral (dados não apresentados).

309 Já as características físicas e químicas dos solos foram semelhantes entre habitats de
310 floresta e savana em quase todas as profundidades ($p > 0,05$; Tabela 1). Os baixos teores de
311 soma de bases trocáveis caracterizaram os solos como distróficos, com valores
312 significativamente mais elevados em ambientes de florestas apenas nos primeiros 20 cm. Os
313 valores da relação C/N reduziram gradualmente 5,5 aproximadamente em 200 cm, enquanto o
314 pH quase não variou. Os solos de ambos os ambientes se mostraram extremamente arenosos
315 com porcentagem de areia média de 52 a 84% em 200 cm de profundidade. Um gradiente de
316 textura do solo com aumento significativo na porcentagem de argila com a profundidade
317 (Tabela 1) tanto em florestas (KW = 16,51; gl = 8; $p = 0,04$) quanto em savanas (KW = 24,41;
318 gl = 8; $p = 0,002$) foi constatado.

319 *Variação da $\delta^{13}C$ da MOS superficial ao longo do limite floresta-savana*

320 As condições médias dos valores da $\delta^{13}C$ nos habitats de savana (*a*), determinada pelas
321 assíntotas, foram mais negativas para as áreas do interior ($-20,07\% \pm 0,35$ EP) do que para as
322 áreas do entorno ($-16,44\% \pm 0,29$ EP), diferindo em mais de oito erros padrões (0,42‰). Os
323 ambientes de savana apresentaram uma maior variação dos dados em torno da assíntota. Já
324 nos habitats de floresta (*c*) a magnitude dessa diferença foi a metade (4 erros padrões de
325 0,40‰), com valores de $-28,74\% (\pm 0,31$ EP) e $-27,17\% (\pm 0,29$ EP) para o interior e entorno
326 respectivamente, com menor variação dos dados (Figura 2).

327 Ao longo dos transectos houve uma mudança abrupta nos valores da $\delta^{13}C$ da savana
328 para a floresta sendo essa transição ainda mais abrupta para as áreas do entorno (Figura 2)
329 com inclinação (*d*) de 3,2 comparado com 5,5 do interior, apesar dessa diferença não ser
330 significativa ($F=1,4405$; $p = 0,2315$). Já a distância estimada da localização da borda (B) entre
331 as áreas foi significativa ($F = 25,111$; $p < 0,0001$). Para os transectos do entorno a borda
332 estimada pelos valores da $\delta^{13}C$ ($b = 1,08$ m $\pm 0,81$ EP) encontra-se localizada mais próxima
333 ao limite floresta-savana determinado em campo ($D = 0$ m), e com largura do ecótono mais
334 estreita (12,83 m) comparado às áreas do interior da ESEC que apresentou borda deslocada

335 em direção ao habitat de savana ($b = -8,90 \text{ m} \pm 1,94 \text{ EP}$) com a largura do ecótono de 22,13
336 m.

337 ***Variação da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS com a profundidade***

338 De uma maneira geral, considerando todos os transectos ($n = 11$), a análise de
339 regressão por segmentos (*piecewise regression*) demonstrou uma mudança nas relações da
340 $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade aos 55 cm nos perfis de solo de florestas ($R^2 = 0,1922$; $p < 0,001$).
341 Estes habitats apresentaram um aumento de 2,33‰ nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade
342 nas primeiras camadas do solo, passando de -27,91‰ ($\pm 0,69 \text{ SD}$) na camada de 0-10 cm para
343 -25,58‰ ($\pm 2,45 \text{ SD}$) na camada de 40-50 cm, permanecendo relativamente estável em $-25 \pm$
344 2 ‰ após esta profundidade. Já nos perfis de savana essa mudança ocorreu aos 46 cm de
345 profundidade ($R^2 = 0,21$; $p < 0,001$) com o aumento de -18,18‰ ($\pm 3,15 \text{ SD}$) para -16,80‰ (\pm
346 $2,43 \text{ SD}$) nos primeiros 50 cm, apesar da variação nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ nestas profundidades.
347 Após essa profundidade a relação é invertida, com os valores de $\delta^{13}\text{C}$ reduzindo até -21,47‰
348 ($\pm 2,05 \text{ SD}$) (Figura 3A).

349 Analisando separadamente os transectos do interior e do entorno da ESEC, os valores
350 de $\delta^{13}\text{C}$ foram mais negativos nos transectos do interior nos dois habitats. Nos perfis de
351 floresta do entorno (Figura 3B), um aumento médio brusco de 3,36‰ ocorreu nos primeiros
352 50 cm ($R^2 = 0,44$; $p < 0,001$), com destaque para um dos transectos (J1 – com aumento de -
353 26,82‰ para -19,73‰), seguido de uma relativa estabilidade (aumentando apenas 0,20‰) a
354 partir dessa profundidade, atingido valores de -23,89‰ ($\pm 0,98 \text{ SD}$) a 200 cm. Já nas florestas
355 do interior (Figura 3C) o aumento de -1,98‰ foi gradual até 140 cm com uma ligeira redução
356 nas maiores profundidades ($R^2 = 0,337$; $p < 0,001$).

357 Contrariamente aos perfis de floresta, os perfis de savana das áreas do entorno
358 apresentaram o ponto de mudança nas relações da $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade aos 38 cm (Figura
359 3B). Um aumento de apenas 0,92‰ até esta profundidade foi seguido de uma redução brusca
360 de 6,88‰, passando de -15,45 ‰ ($\pm 2,05$) na camada de 40 cm para -22,33‰ ($\pm 1,51 \text{ SD}$) a
361 200 cm ($R^2 = 0,54$; $p < 0,001$). Para as savanas do interior a análise de regressão por
362 segmentos não foi significativa sugerindo a estabilidade dos valores ao longo de todo perfil
363 (Figura 3C).

364 ***Relações entre $\delta^{13}\text{C}$ e SOC e enriquecimento devido a decomposição da MOS***

365 Nos perfis de floresta, a $\delta^{13}\text{C}$ aumenta linearmente com a redução de $\ln(C/C_0)$ até 50
366 cm de profundidade, após essa profundidade $\delta^{13}\text{C}$ continua relativamente estável mesmo com
367 a contínua gradual redução do conteúdo de carbono. Já nos perfis de savana, a relação é igual

368 aos de floresta nas camadas superiores do solo, porém com um decréscimo nos valores de
369 $\delta^{13}\text{C}$ com conteúdos de carbono reduzidos no subsolo (50-200 cm; Figura 4).

370 Desta forma, foi possível ajustar a equação de *Rayleigh* para as primeiras camadas do
371 solo (0-50cm de profundidade), demonstrando a forte relação entre $\delta^{13}\text{C}$ e seu correspondente
372 conteúdo de carbono nestas profundidades tanto para solos de floresta ($R^2 = 0,9909$; $p =$
373 $0,000239$) quanto para solos de savana ($R^2 = 0,8431$; $p = 0,01779$) com fator de
374 enriquecimento relacionado a decomposição da MOS (ϵ) de -1,9‰ e -1,3‰ respectivamente.

375 ***Datação por radiocarbono da MOS***

376 A datação por radiocarbono demonstrou um aumento da idade com a profundidade.
377 Para as áreas do interior da ESEC a idade média (\pm DP) da MOS a 50 e 200 cm foram
378 respectivamente 80 ± 30 e 4.460 ± 30 anos AP nos perfis de floresta, e 490 ± 30 e 5.350 ± 40
379 anos AP nos perfis de savana. O registro de ^{14}C mais antigo foi encontrado no perfil de savana
380 do entono da ESEC à 200 cm (10.860 ± 50 anos AP) reduzindo a 780 ± 30 anos AP à 50 cm,
381 sendo a idade do radiocarbono neste perfil mais elevadas do que a do perfil de floresta nas
382 áreas do entorno em ambas as profundidades (140 ± 30 anos AP à 50cm; 4.520 ± 30 anos AP
383 à 200 cm; Figura 3).

384 **DISCUSSÃO**

385 ***Mudanças atuais dos limites floresta-savana***

386 Inferências baseadas nas análises de isótopos de carbono da matéria orgânica do solo
387 de superfície demonstraram que, áreas isoladas de pequenos enclaves de savana encrustadas
388 em matrizes de florestas contínuas, presentes no interior da unidade de conservação ESEC
389 Maracá, apresentaram um comportamento diferenciado da dinâmica dos limites floresta-
390 savana das áreas de matriz contínua de savana não protegidas do seu entorno imediato, nas
391 últimas décadas.

392 A presença da borda determinada pelo modelo não linear sigmoidal para a $\delta^{13}\text{C}$
393 equivalente ou bem próxima a borda floresta-savana detectada em campo, caracterizou a
394 estabilidade dos limites nas áreas do entorno. A transição mais abrupta entre valores típicos de
395 savana e de floresta, com inclinação da mudança mais acentuada e menor largura do ecótono
396 reforçou a constatação de um sistema mais estável nos enclaves não protegidos. Essa
397 estabilidade dos limites nos tempos atuais é corroborada por estudo em outras áreas de
398 transição não protegidas no estado de Roraima, que encontrou valores $\delta^{13}\text{C}$ nas camadas mais
399 superficiais do solo similares em diferentes distâncias do limite (Desjardins *et al.* 1996).
400 Contrariamente, a transição menos abrupta com maior área de ecótono e com deslocamento
401 da borda de aproximadamente 8 metros nas áreas protegidas, indicou a ocorrência de uma

402 dinâmica recente de avanço lento de floresta sobre enclaves de savana. Considerando que a
403 datação do carbono nas primeiras camadas do solo variou entre 80 e 140 anos, a taxa de
404 expansão linear de florestas no limite floresta-savana foi provavelmente menor que 8 m
405 século⁻¹. Em caso de avanço rápido de florestas a distinção florestas-savana seria menos
406 evidente (Schwartz *et al.* 1996). Essas taxas lentas de substituição linear de florestas por
407 savanas no último século, também foram encontradas para mosaicos deste tipo de vegetação
408 considerados estáveis por milênios na África (15 m século⁻¹; Wiedemeier *et al.* 2012) e
409 também na Austrália (6 m século⁻¹; Tng *et al.* 2012).

410 Áreas de borda de savana invadidas por florestas apresentam uma vegetação típica que
411 consiste em uma cobertura densa de pequenas árvores baixas de troncos perfilhados, e
412 arbustos que atingem até 4 metros, composta de uma associação espécies características das
413 bordas florestais, caracterizada como “carrasco” essa vegetação é melhor descrita por
414 Milliken e Ratter (1998). A redução dos valores da $\delta^{13}\text{C}$ na aproximação dos limites nas áreas
415 do interior da ESEC, podem estar associadas à presença desse tipo de vegetação característica,
416 considerando que a presença de arbustos (juvenis ou pequenos indivíduos reprodutivos das
417 espécies arbóreas) comumente presentes em áreas invadidas por florestas, e outras
418 dicotiledôneas misturadas a gramíneas, contribuem para o valor da $\delta^{13}\text{C}$ da MOS (Magnusson
419 *et al.* 2002).

420 De uma maneira geral, a assinatura isotópica do carbono apresenta correspondência
421 com a $\delta^{13}\text{C}$ da vegetação nos horizontes superiores do solo, sendo passada para a MOS com
422 pouca variação (Guillet *et al.* 2001; Sanaiotti *et al.* 2002). A composição isotópica do solo
423 superficial encontrado na área deste estudo apresentou uma ampla variação nos habitats de
424 savana até 50 cm de profundidade, porém com valores comparáveis às demais áreas na
425 Amazônia, que variam entre -27 e -30‰ em ambientes florestais e entre -26 e -15‰ em
426 ambientes de savanas (Sanaiotti *et al.* 2002). A maior variação dos valores típicos da $\delta^{13}\text{C}$ nos
427 ambientes de savana é relacionada à proporção de plantas C_3/C_4 que ocorre nestes ambientes
428 (Delègue *et al.* 2001). A ampla distribuição e abundância de espécies arbóreas com
429 mecanismo fotossintético do tipo C_3 tais como *Curatella americana* L. e *Byrsonima*
430 *crassifolia* Kunth, entre outras, tanto na área deste estudo quanto do estado de Roraima de
431 uma maneira geral (Miranda *et al.* 2002), contribuíram para a variação dos valores da $\delta^{13}\text{C}$
432 nestes ambientes.

433 Comparativamente, em ambos os habitats, as áreas do interior da ESEC Maracá
434 apresentaram valores da $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos do que as áreas do seu entorno. Uma vez que
435 eventos de fogo demonstram afetar significativamente a estrutura, composição florística e

436 biomassa de florestas ao norte da Amazônia (Martins *et al.* 2012), essa diferença da $\delta^{13}\text{C}$ pode
437 estar relacionada, além da proporção de plantas C_3/C_4 , às diferenças estruturais da vegetação.
438 O colapso estrutural provocado pelo fogo recorrente em áreas não protegidas inclui, entre
439 outros fatores, a mortalidade de árvores emergentes e a consequente perda de biomassa,
440 levando a abertura do dossel permitindo maior radiação incidente para o interior da floresta,
441 aumentando a vantagem competitiva de gramíneas (C_4) com profundas implicações nos
442 limites floresta-savana (Barlow e Peres 2008; Bond 2008). Em áreas de transição floresta-
443 savana no Brasil Central, a supressão do fogo resultou em um aumento na densidade de
444 árvores nas savanas e do índice de área foliar levando a exclusão de gramíneas por
445 competição reduzindo o risco de fogo e permitindo a sobrevivência de espécies de árvores
446 sensíveis ao fogo (Hoffmann *et al.* 2005; Hoffmann *et al.* 2009). Desta maneira, com a
447 exclusão do fogo nas áreas do interior da ESEC Maracá, é provável a ocorrência de maiores
448 valores de biomassa, densidade e índice de área foliar, uma maior proporção de espécies do
449 tipo C_3 em habitats de savanas e menor proporção de C_4 em habitats de floresta, refletindo
450 valores mais reduzidos da $\delta^{13}\text{C}$.

451 São reconhecidos dois principais mecanismos que atuam na dinâmica dos limites
452 floresta-savana: progressão/retração linear dos limites e formação de aglomerados de floresta
453 em savana; sendo a primeira considerada mais lenta do que a segunda (Favier *et al.* 2004). As
454 análises de carbonos isótopos estáveis do presente estudo fornecem estimativas apenas da
455 dinâmica linear em uma escala local. Desta maneira, apesar de seus resultados apresentarem o
456 mesmo padrão do balanço regional da dinâmica dos mosaicos floresta-savana obtidas através
457 de imagens de satélite para a região (Couto-Santos *et al.* em prep.), que levam em
458 consideração os dois mecanismos, eles apresentaram taxas mais lentas de avanço de florestas
459 para os mosaicos protegidas do interior da ESEC, porém mantendo a estabilidade nas áreas do
460 seu entorno.

461 A estabilidade ou o avanço de florestas em áreas de transição ao norte da Amazônia
462 resultam de um balanço entre clima favorável e desfavoráveis fogos recorrentes nas savanas
463 (Couto-Santos *et al.* em prep.), sendo também esses fatores que determinariam qual
464 mecanismo de dinâmica predominaria (Favier *et al.* 2004). Com o clima regional considerado
465 favorável, nas áreas protegidas a ausência de distúrbios seria um facilitador do avanço de
466 florestas. Nestas condições, associada à facilitação da dispersão de espécies florestais pelo
467 tamanho reduzido dos enclaves de savana isolados, a progressão de florestas pela formação de
468 aglomerados predominaria, tornando a dinâmica mais acelerada. Já na matriz de savana do
469 entorno da ESEC Maracá, mesmo na presença de regime de fogo intensificado, a persistência

470 das ilhas de mata demonstra a resiliência das florestas transicionais ao pós-fogo, fato também
471 detectado para mosaicos no Brasil Central (Hoffmann *et al.* 2009).

472 ***Mudanças passadas dos limites floresta-savana***

473 Além das mudanças atuais, alterações ocorridas na vegetação dos limites floresta-
474 savana ao norte da Amazônia desde o início do Holoceno (10.000 anos AP) também foram
475 constatadas. Apesar da existência de variações locais, a $\delta^{13}\text{C}$ em profundidade indicou que
476 neste período as áreas de florestas se estendiam além dos limites atuais, principalmente em
477 áreas que hoje fazem limite com matriz contínua de savana.

478 De uma maneira geral, o aumento menor que 2‰ na razão do carbono isótopo nos
479 primeiros 50 cm dos perfis de solo, tanto de florestas quanto de savanas, mostrou estar
480 relacionado a processos de decomposição da matéria orgânica. Entretanto, uma inversão na
481 relação da $\delta^{13}\text{C}$ com a profundidade a partir dos 50 cm indicaram que, a redução de
482 aproximadamente 5‰ em áreas em que hoje estão presentes ambientes de savana, evoluíram
483 a partir de ambientes florestados ou de áreas de vegetação mais arborizadas em um passado
484 remoto, principalmente na matriz do entorno da ESEC Maracá onde a redução foi ainda mais
485 acentuada, chegando a quase 7‰. Essa redução foi ligeiramente superior ao detectado em
486 outras áreas no limite floresta-savana não protegidas em Roraima, que variou de 5 a 6‰ entre
487 50 e 200 cm (Desjardins *et al.* 1996), mas dentro dos limites e com o comportamento
488 isotópico em relação à profundidade corroborado por trabalhos em outras regiões da
489 Amazônia, que também indicaram a expansão de áreas de savana (*savanização*) ocorrendo em
490 determinados períodos do Holoceno (Pessenda *et al.* 1998b; Freitas *et al.* 2001; Sanaiotti *et al.*
491 2002). Em contrapartida, apontada pela assinatura isotópica estável com a profundidade, tanto
492 os enclaves isolados de savana do interior da ESEC quanto os perfis de florestas de ambas as
493 áreas se fizeram persistentes às mudanças climáticas ocorridas nessa época.

494 Como demonstrados para outros ambientes de floresta e savana (Accoe *et al.* 2003;
495 Krull e Bray 2005; Wynn *et al.* 2005; Wiedemeier *et al.* 2012), o enriquecimento do $\delta^{13}\text{C}$ nas
496 primeiras camadas do solo nos limites floresta-savana na Amazônia também foi impulsionado
497 principalmente pelo fracionamento isotópico associado à mineralização do carbono
498 juntamente com processo de decomposição. Por outro lado, nem a composição química nem
499 as propriedades físicas do solo pareceram influenciar variações na $\delta^{13}\text{C}$ nos perfis de solo em
500 profundidade. Além de não variarem com a profundidade, as características químicas
501 semelhantes entre habitats de floresta e savana, nos solos distróficos e altamente arenosos, os
502 baixos teores de soma de bases trocáveis que o solo pode reter disponível à assimilação pelas
503 plantas, descartam a influência da fertilidade na variação da razão isotópica. Da mesma

504 maneira, apesar do seu aumento com a profundidade, o teor de argila não diferiu entre
505 ambientes de floresta e de savana sugerindo que as mudanças observadas nos valores da $\delta^{13}\text{C}$
506 não foram direcionadas por diferenças na estrutura do solo. Uma vez que o aumento de 21%
507 de argila não levou a alterações significativas da $\delta^{13}\text{C}$ em ambientes de floresta em 200 cm,
508 enquanto o mesmo aumento na porcentagem de argila em ambientes de savana levou a uma
509 redução de aproximadamente 5‰ na razão isotópica, a influência das características físicas
510 foi descartada. Sendo assim, concluímos que a variação da $\delta^{13}\text{C}$ partir de 50 cm de
511 profundidade nos perfis de solo dos limites floresta-savana na Amazônia está diretamente
512 associada aos processos dinâmicos de mudanças de vegetações ocorridas no passado.

513 Mudanças na vegetação no período do Holoceno também foram detectadas em outras
514 cinco áreas de savana da Amazônia afastadas dos limites floresta-savana (Amapá, Roraima,
515 Humaitá/AM, Redenção/PA e Carolina/MA), mas com intensidade e forma da mudança
516 diferenciada em cada área, indicando que mesmo espalhados os eventos de *savanização* não
517 foram uniformes na região Amazônica (Sanaiotti *et al.* 2002). Já estudos baseados em
518 registros de pólen, carvão e isótopos de carbono estáveis do histórico dos ecossistemas
519 Amazônicos durante o período do quaternário tardio já apontavam que, desde o último
520 máximo glacial a Amazônia era predominantemente florestada, porém com evidências de
521 expansão das áreas de savana nas margens ao norte e ao sul da bacia, sendo esses eventos
522 intensificados durante o Holoceno inicial e médio (Mayle *et al.* 2004). As evidências dos
523 isótopos de carbono apresentadas no presente estudo confirmam a ocorrência de *savanização*
524 na margem norte da Bacia Amazônica, e não descartam a ocorrência da teoria dos refúgios.

525 Variações locais e na natureza dos ambientes de savana, mostraram que as áreas de
526 pequenos enclaves de savanas protegidos no interior da ESEC Maracá e as matrizes de savana
527 do seu entorno, não responderam da mesma maneira às mudanças climáticas passadas, e
528 sugerem que suas origens podem ter sido distintas.

529 O sinal isotópico de floresta em profundidade presente nos perfis de savana do entorno
530 apontam que uma retração de floresta de pelo menos 70m ocorreu entre 10.000 e 780 anos
531 atrás. A origem de formação destas savanas é do início do Holoceno e está provavelmente
532 associada à ocorrência de um clima mais seco do que o atual, com evidências de redução de
533 precipitação, concentração de CO_2 e aumento da frequência de fogo ocorrendo tanto ao sul
534 quanto ao norte da Amazônia entre o Holoceno inicial e médio (Mayle e Power 2008). A
535 continuidade de retração de florestas até o Holoceno tardio associada à ocorrência de eventos
536 de fogo também foi demonstrada pelo aumento da concentração e influxo de carvão neste
537 período em limites floresta-savavana ao norte de Roraima, em terras indígenas nas

538 proximidades da área do presente estudo (Meneses *et al.* 2013). A MOS da floresta nos níveis
539 mais baixos tanto dos perfis de floresta contínua protegidas do interior da ESEC Maracá
540 quanto das ilhas de mata adjacentes a matriz de savana do entorno foram formados a pelo
541 menos 4.000 AP, indicando a persistência de áreas florestais resilientes ao clima passado mais
542 seco, testemunhando refúgios remanescentes indicativos de áreas além dos limites atuais ao
543 norte da Amazônia. A dominância de vegetação de floresta durante a última parte da última
544 glaciação ao início do Holoceno (17.000 a 9.000 AP) com a expansão de savanas acontecendo
545 a partir de 9.000 com duração de pelo menos 3.000 AP é corroborada por compilados de
546 estudos regionais realizados em diversas áreas na Amazônia (Absy 1980; Desjardins *et al.*
547 1996; Pessenda *et al.* 1998b; Freitas *et al.* 2001; Sanaiotti *et al.* 2002; Mayle e Power 2008).

548 Contrariamente as savanas isoladas do interior da ESEC apesar de datarem da época
549 mais seca do Holoceno médio, não apresentaram mudanças na vegetação desde sua formação
550 (à pelo menos 5.350 AP). Isto sugere que estes pequenos enclaves de savanas foram mais
551 resilientes a mudanças climáticas passadas, e que sua origem e permanência podem ser
552 provenientes de condições edáficas e de fertilidade do solo, corroborando a teoria de Furley e
553 Ratter (1990) que apontam relação da composição florística com fertilidade do solo nestes
554 ambientes. Além disso, apesar do registro de ocupação humana do território de Roraima datar
555 de pelo menos 4.000 anos com ocorrência de atividades de caça e agricultura pelos
556 Ameríndios, não foram encontrados registros de pólen de espécies cultiváveis, tais como
557 milho nas proximidades da área de estudo (Meneses *et al.* 2013), descartando a origem
558 antropogênica das savanas nesta região. Desta maneira, apesar de coletas de solo em maior
559 profundidade serem necessárias para efetiva confirmação desta hipótese, a evidência de
560 origem não antropogênica reforça os apontamentos em direção da teoria de origem edáfica e
561 associada à fertilidade dos solos destes enclaves do interior da ESEC Maracá.

562 **CONCLUSÕES**

563 As origens e os padrões de dinâmica dos limites floresta-savana foram diferenciados
564 em savanas de naturezas distintas, e não responderam da mesma maneira às mudanças
565 climáticas e eventos de fogo tanto passados quanto presentes ocorridos em área de transição
566 ao norte da Amazônia Brasileira. Áreas de matriz de savana contínua mostraram uma origem
567 de formação do início do Holoceno associada à ocorrência de um clima passado mais seco,
568 com ilhas de mata persistentes testemunhando a ocorrência de uma área de floresta que já se
569 estendeu pelo menos 70 m além dos limites atuais. Entretanto, a estabilidade dos limites
570 nestas áreas do entorno da ESEC Maracá, nos tempos atuais, refletiu o regime de fogo
571 intensificado. Não obstante, as áreas isoladas de pequenos enclaves de savanas protegidos no

572 interior da ESEC, de formação mais recente, permaneceram estáveis desde o Holoceno médio,
573 com indícios de origem provenientes de condições edáficas e de fertilidade do solo, não
574 antropogênicas, mas com a dinâmica recente de avanço lento de floresta sobre estas áreas de
575 aproximadamente 8 m século⁻¹ favorecida pelo clima e ausência de eventos de fogo. O
576 entendimento mais detalhado da origem e da forma como savanas de natureza distintas são
577 afetadas pelo sistema climático e por eventos de fogo, dadas pelas análises de isótopos e
578 radiocarbono tanto em curto como em longo prazo, podem ajudar a prever o futuro desses
579 ecossistemas frente ao cenário de mudanças climáticas previstas.

580

581 **AGRADECIMENTOS**

582 Agradecemos a Peter Furley, Thierry Desjardins, Tania Sanaiotti, Gabriela Nardoto e
583 Arnaldo Carneiro Filho pelos comentários e críticas ao longo do desenvolvimento deste
584 estudo. Ao Marcelo Lima, Jonas Morais Filho e toda equipe do laboratório de triagem e
585 laboratório temático de solos e plantas do INPA e laboratório ecologia isotópica do
586 CENA/USP pelo apoio necessário a realização das análises físicas e químicas do solo. Ao
587 apoio logístico do ICMBio, INPA/Roraima, a equipe de Maracá e fazendeiros do entorno que
588 tonaram este trabalho possível. Pesquisa financiada pelo Grupo Boticário de Proteção à
589 Natureza (Projeto 0889_20102) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
590 Tecnológico (CNPq).

591

592 **BIBLIOGRAFIA CITADA**

593 Absy, M.L. 1980. Dados sobre as mudanças do clima e da vegetação da Amazônia durante o
594 Quaternário. *Acta Amazonica*, 10: 929-930.

595 Accoe, F.; Boeckx, P.; Cleemput, O.V.; Hofman, G. 2003. Relationship between soil organic
596 C degradability and the evolution of the $\delta^{13}\text{C}$ signature in profiles under permanent
597 grassland. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17: 2591-2596.

598 Bai, E.; Boutton, T.W.; Ben Wu, X.; Liu, F.; Archer, S.R. 2009. Landscape-scale vegetation
599 dynamics inferred from spatial patterns of soil $\delta^{13}\text{C}$ in a subtropical savanna parkland.
600 *Journal of Geophysical Research*, 114: G01019.

601 Balesdent, J.; Mariotti, A.; Guillet, B. 1987. Natural ^{13}C abundance as a tracer for studies of
602 soil organic matter dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 25-30.

603 Barbosa, R.I.; Campos, C.; Pinto, F.; Fearnside, P.M. 2007. The “Lavrados” of Roraima:
604 Biodiversity and conservation of Brazil’s Amazonian Savannas. *Functional Ecosystems
605 and Communities*, 1: 29-41.

- 606 Barlow, J.; Peres, C.A. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an
607 Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*,
608 363: 1787-1794.
- 609 Bond, W.J. 2008. What limits trees in C₄ grasslands and savannas? *Annual Review of*
610 *Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 641-659.
- 611 Boutton, T.W.; Archer, S.R.; Midwood, A.J.; Zitzer, S.F.; Bol, R. 1998. $\delta^{13}\text{C}$ values of soil
612 organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna
613 ecosystem. *Geoderma*, 82: 5-41.
- 614 Delègue, M.A.; Fuhr, M.; Schwartz, D.; Mariotti, A.; Nasi, R. 2001. Recent origin of a large
615 part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data.
616 *Oecologia*, 129: 106-113.
- 617 Desjardins, T.; Carneiro Filho, A.; Mariotti, A.; Chauvel, A.; Girardin, C. 1996. Changes of
618 the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable
619 isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia*, 108: 749-756.
- 620 EMBRAPA. 1997. *Manual de métodos de análise solo*. EMBRAPA, Rio de Janeiro. 212 pp.
- 621 Favier, C.; Namur, C.; Dubois, M.A. 2004. Forest progression modes in littoral Congo,
622 Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography*, 31: 1445-1461.
- 623 Freitas, H.A.; Pessenda, L.C.R.; Aravena, R.; Gouveia, S.E.M.; Souza Ribeiro, A.; Boulet, R.
624 2001. Late quaternary vegetation dynamics in the Southern Amazon Basin inferred from
625 carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research*, 55: 39-46.
- 626 Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York. 308 pp.
- 627 Furley, P.A.; Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna
628 transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156: 251-266.
- 629 Furley, P.A.; Metcalfe, S.E. 2007. Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation
630 through time. *Progress in Physical Geography*, 31: 633-642.
- 631 Furley, P.A.; Dargie, T.; Place, C.J. 1994. Remote sensing and the establishment of a
632 geographic information system for resource management on and around Maracá Island. In:
633 Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil*.
634 Manchester University Press, New York, p. 115-134.
- 635 Guillet, B.; Achoundong, G.; Happi, J.Y.; Kamgang, V.; Beyala, K.; Bonvallot, J.; Riera, B.;
636 Mariotti, A.; Schwartz, D. 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon
637 isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, ^{14}C) indicators of forest invasion of savannas during the last century in
638 Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 809-832.

- 639 Hennenberg, K.J.; Goetze, D.; Szarzynski, J.; Orthmann, B.; Reineking, B.; Steinke, I.;
640 Porembski, S. 2008. Detection of seasonal variability in microclimatic borders and
641 ecotones between forest and savanna. *Basic and Applied Ecology*, 9: 275-285.
- 642 Hoffmann, W.A.; Silva, E.R.; Machado, G.C.; Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.;
643 Meinzer, F.C. 2005. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian
644 savanna. *Oecologia*, 145: 307-316.
- 645 Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; T. de Carvalho, M.; Geiger, E.L.; Pereira,
646 M.A.B.; Gotsch, S.G.; Franco, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the
647 dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90:
648 1326-1337.
- 649 Jaramillo, C.; Rueda, M.J.; Mora, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the neotropics.
650 *Science*, 311: 1893-1896.
- 651 Jaramillo, C.; Ochoa, D.; Contreras, L.; Pagani, M.; *et al.* 2010. Effects of rapid global
652 warming at the paleocene-eocene boundary on neotropical vegetation. *Science*, 330: 957-
653 961.
- 654 Krull, E.G.; Bray, S.S. 2005. Assessment of vegetation change and landscape variability by
655 using stable carbon isotopes of soil organic matter. *Australian Journal of Botany*, 53: 651-
656 661.
- 657 Magnusson, W.E.; Sanaiotti, T.M.; Lima, A.P.; Martinelli, L.A.; Victoria, R.L.; Araújo, M.C.;
658 Albernaz, A.L. 2002. A comparison of $\delta^{13}\text{C}$ ratios of surface soils in savannas and forests
659 in Amazonia. *Journal of Biogeography*, 29: 857-863.
- 660 Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate change,
661 deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169-172.
- 662 Mariotti, A.; Peterschmitt, E. 1994. Forest savanna ecotone dynamics in India as revealed by
663 carbon isotope ratios of soil organic matter. *Oecologia*, 97: 475-480.
- 664 Mariotti, A.; Germon, J.C.; Hubert, P.; Kaiser, P.; Letolle, R.; Tardieux, A.; Tardieux, P.
665 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: Some
666 principles; illustration for the denitrification and nitrification process. *Plant Soil*, 62: 413-
667 430.
- 668 Martins, F.S.R.V.; Xaud, H.A.M.; Santos, J.R.; Galvão, L.S. 2012. Effects of fire on above-
669 ground forest biomass in the northern Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 28:
670 591-601.

- 671 Mayle, F.E.; Power, M.J. 2008. Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon
672 Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*
673 *Sciences*, 363: 1829-1838.
- 674 Mayle, F.E.; Beerling, D.J.; Gosling, W.D.; Bush, M.B. 2004. Responses of Amazonian
675 ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial
676 maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359:
677 499-514.
- 678 McGregor, D.F.M.; Eden, M.J. 1991. Geomorphology and land development in the Maraca
679 area of northern Roraima, Brazil. *Acta Amazonica*, 21: 391-407.
- 680 Meneses, M.E.N.S.; Costa, M.L.; Behling, H. 2013. Late Holocene vegetation and fire
681 dynamics from a savanna-forest ecotone in Roraima state, northern Brazilian Amazon.
682 *Journal of South American Earth Sciences*, 42: 17-26.
- 683 Milliken, W.; Ratter, J.A. 1998. The Vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken, W.;
684 Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*.
685 John Wiley & Sons, Chichester, p. 71-112.
- 686 Miranda, I.S.; Absy, M.L.; Rebêlo, G.H. 2002. Community structure of woody plants of
687 Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology*, 164: 109-123.
- 688 Oyama, M.D.; Nobre, C.A. 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical
689 South America. *Geophysical Research Letters*, 30: 2199.
- 690 Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger
691 climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644.
- 692 Pessenda, L.C.R.; Gouveia, S.E.M.; Aravena, R.; Gomes, B.M.; Boulet, R.; Ribeiro, A.S.
693 1998a. ¹⁴C dating and stable carbon isotopes of soil organic matter in forest-savanna
694 boundary areas in southern Brazilian Amazon region. *Radiocarbon*, 40: 1013-1022.
- 695 Pessenda, L.C.R.; Gomes, B.M.; Aravena, R.; Ribeiro, A.S.; Boulet, R.; Gouveia, S.E.M.
696 1998b. The carbon isotope record in soil along a forest-cerrado ecosystem transect:
697 implication for vegetation changes in Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon
698 region. *The Holocene*, 8: 599-603.
- 699 Proctor, J. 1994. The savannas of Maracá. In: Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant*
700 *and soil ecology of Maracá Island, Brazil*. Manchester University Press, New York, p. 8-
701 18.
- 702 R Development Core Team. 2011. *R: a language and environment for statistical computing*.
703 R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>

- 704 Robinson, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da Reserva Ecológica de Maracá, Roraima:
705 Segunda aproximação. *Acta Amazonica*, 21: 409-424.
- 706 Salazar, L.F.; Nobre, C.A.; Oyama, M.D. 2007. Climate change consequences on the biome
707 distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34: L09708.
- 708 Sanaiotti, T.M.; Martinelli, L.A.; Victoria, R.L.; Trumbore, S.E.; Camargo, P.B. 2002. Past
709 vegetation changes in Amazon savannas determined using carbon isotopes of soil organic
710 matter. *Biotropica*, 34: 2-16.
- 711 Sarmiento, G.; Monasterio, M. 1975. A critical consideration of the environmental conditions
712 associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. In: Golley,
713 F.B.; Medina, E. (Eds.). *Tropical ecological systems : Trends in terrestrial and aquatic
714 research*. Springer-Verlag, Berlin, p. 223-250.
- 715 Schwartz, D.; Foresta, H.; Mariotti, A.; Balesdent, J.; Massimba, J.P.; Girardin, C. 1996.
716 Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe: a
717 pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia*, 106: 516-524.
- 718 Simões-Filho, F.L.; Turcq, B.; Sifeddine, A. 2010. Mudanças paleoambientais do contato
719 floresta-savana de Roraima. In: Barbosa, R.I.; Melo, V.F. (Eds.). *Roraima: Homem,
720 Ambiente e Ecologia*. FEMACT, INPA, UFRR, Boa Vista, p. 257-282.
- 721 Stuiver, M.; Polach, H. 1977. Reporting of ^{14}C data. *Radiocarbon*, 19: 355-363.
- 722 Taiz, L.; Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 690 pp.
- 723 Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992a. The forest-savanna
724 boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil: an investigation of two contrasting transects.
725 In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds.). *The nature and dynamics of forest-savanna
726 boundaries*. Chapman & Hall, London, p. 367-392.
- 727 Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992b. Ecological
728 studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. I. Physical
729 environment, forest structure and leaf chemistry. *The Journal of Ecology*, 80: 689-703.
- 730 Tng, D.Y.P.; Murphy, B.P.; Weber, E.; Sanders, G.; Williamson, G.J.; Kemp, J.; Bowman,
731 D.M.J.S. 2012. Humid tropical rain forest has expanded into eucalypt forest and savanna
732 over the last 50 years. *Ecology and Evolution*, 2: 34-45.
- 733 Toms, J.D.; Lesperance, M.L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological
734 thresholds. *Ecology*, 84: 2034-2041.
- 735 Whitmore, T.C.; Prance, G.T. 1987. *Biogeography and quaternary history in tropical
736 America (Oxford Monographs in Biogeography N°3)*. Oxford University Press, Oxford.
737 224 pp.

- 738 Wiedemeier, D.B.; Bloesch, U.; Hagedorn, F. 2012. Stable forest-savanna mosaic in north-
739 western Tanzania: local-scale evidence from $\delta^{13}\text{C}$ signatures and ^{14}C ages of soil fractions.
740 *Journal of Biogeography*, 39: 247-257.
- 741 Wynn, J.G.; Bird, M.I.; Wong, V.N.L. 2005. Rayleigh distillation and the depth profile of
742 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic carbon from soils of disparate texture in Iron Range National
743 Park, Far North Queensland, Australia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69: 1961-1973.
744

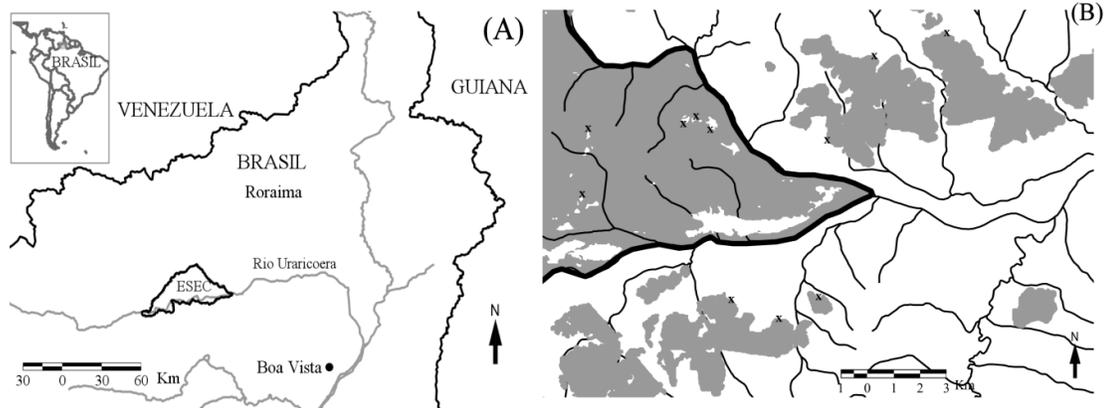
745 **TABELAS**

746

747 **Tabela 1.** Média dos valores de carbono orgânico (%), química e física do solo em diferentes profundidades, em ambientes de floresta e savana (desvio padrão
 748 entre parênteses). Diferenças significativas entre habitats na mesma profundidade é representado por * ($\alpha=0.05$). CTC= Capacidade de troca catiônica.

749

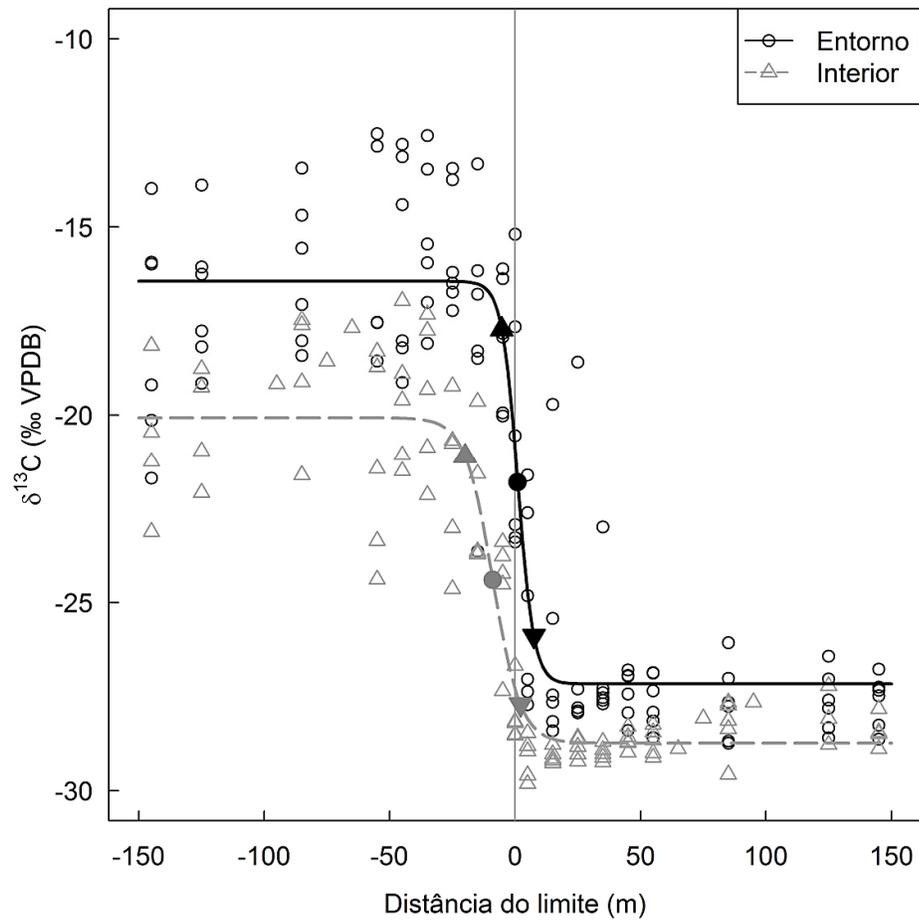
Habitat	Profundidade (cm)	Carbono orgânico (%)	C/N	pH (KCL)	Soma Bases	CTC	% Areia	% Argila
Floresta	10	0.96 (0.69)	13.09 (2.48)	4.13 (0.34)	0.85 (0.50)*	2.57 (0.88)	75.61 (11.15)	9.78 (6.23)
	20	0.75 (0.53)*	12.70 (2.71)	4.13 (0.32)	0.61 (0.44)*	2.24 (0.78)	74.03 (10.60)	13.94 (10.46)
	30	0.60 (0.51)*	12.42 (3.04)	4.18 (0.36)	0.44 (0.41)	2.11 (0.98)	69.52 (14.55)	17.15 (12.75)
	40	0.44 (0.27)*	11.89 (2.96)	4.22 (0.41)*	0.40 (0.34)	2.07 (1.20)	67.69 (15.68)*	20.30 (15.01)*
	50	0.30 (0.08)*	11.34 (2.95)	4.26 (0.41)*	0.36 (0.34)	1.94 (0.87)	66.72 (17.58)	21.45 (16.02)
	80	0.23 (0.06)*	10.88 (3.53)	4.23 (0.24)	0.36 (0.22)	1.90 (0.83)	63.45 (19.10)	23.55 (15.55)
	120	0.18 (0.06)*	9.12 (2.76)	4.16 (0.24)	0.47 (0.39)	1.96 (0.85)	63.14 (16.22)	22.06 (13.42)
	160	0.14 (0.04)*	8.05 (2.51)	4.26 (0.19)	0.39 (0.18)	1.72 (0.72)	52.83 (12.84)	31.86 (12.27)
	200	0.13 (0.05)	7.61 (2.87)	4.28 (0.24)	0.55 (0.27)	1.92 (0.76)	57.93 (14.90)	30.71 (14.01)
Savana	10	0.55 (0.36)	12.86 (2.39)	4.12 (0.15)	0.31 (0.28)*	2.03 (1.26)	78.54 (11.45)	7.89 (5.69)
	20	0.38 (0.24)*	12.64 (2.53)	4.24 (0.11)	0.25 (0.22)*	1.63 (0.94)	80.40 (6.59)	8.39 (4.68)
	30	0.25 (0.12)*	12.35 (2.70)	4.30 (0.14)	0.37 (0.39)	1.65 (0.61)	81.04 (5.49)	8.83 (5.24)
	40	0.21 (0.10)*	11.51 (2.45)	4.33 (0.10)*	0.26 (0.33)	1.30 (0.77)	84.31 (7.24)*	5.79 (2.87)*
	50	0.19 (0.09)*	11.38 (2.70)	4.43 (0.19)*	0.35 (0.62)	1.42 (1.07)	81.19 (11.77)	9.65 (7.63)
	80	0.14 (0.05)*	9.77 (3.18)	4.31 (0.46)	1.18 (2.27)	2.67 (2.73)	74.57 (22.48)	14.31 (13.13)
	120	0.12 (0.02)*	9.93 (4.46)	4.29 (0.63)	1.98 (3.03)	3.14 (2.88)	58.54 (15.11)	21.58 (11.69)
	160	0.07 (0.01)*	7.96 (5.48)	4.25 (0.78)	2.55 (3.47)	3.86 (2.89)	51.85 (13.04)	28.00 (11.30)
	200	0.08 (0.04)	7.23 (4.48)	4.10 (0.65)	2.79 (3.61)	4.59 (3.34)	51.68 (17.62)	29.83 (16.25)

750 **FIGURAS**

751

752 **Figura 1.** (A) Localização da Estação Ecológica de Maracá ao norte da Amazônia. (B) Detalhes da
753 distribuição dos enclaves de savanas (em branco) presentes no interior do limite da ESEC Maracá
754 (representada pela linha negra espessa), e das ilhas de mata em seu entorno imediato (em cinza),
755 identificadas a partir de imagens Landsat-5 TM (Couto-Santos em prep.). Hidrografia local
756 representada pelas linhas negras delgadas. X = Áreas amostradas.

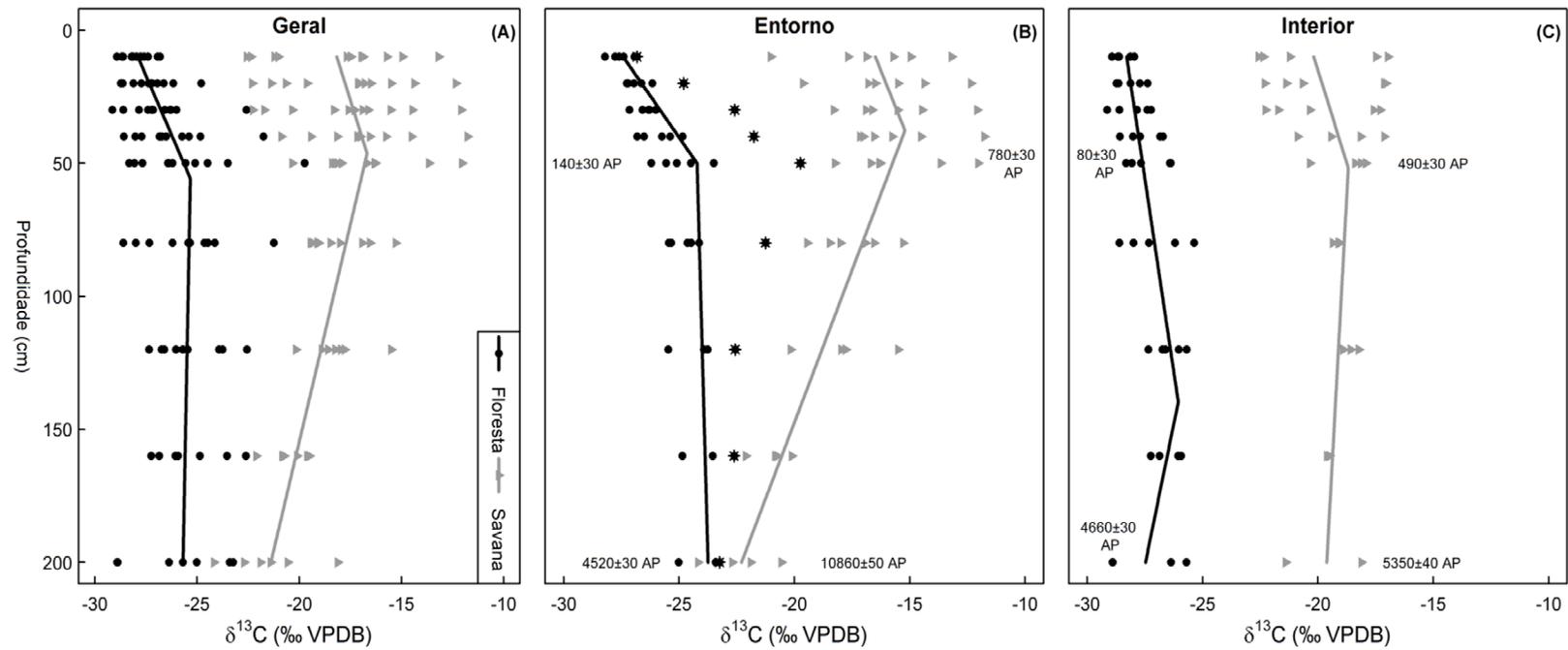
757



758

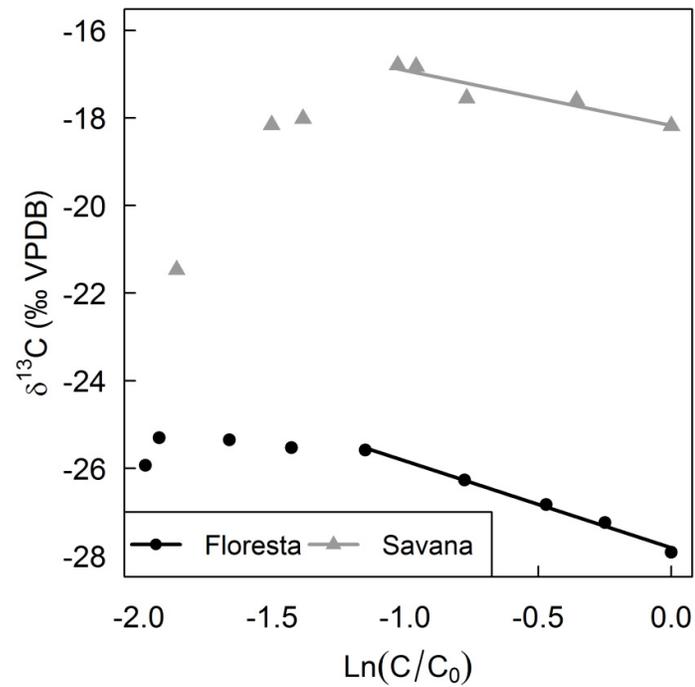
759 **Figura 2.** Variação da $\delta^{13}\text{C}$ medida ao longo do transecto floresta-savana em 5 transectos do interior
 760 (em cinza) e 6 transectos do entorno da ESEC (em preto) para as camadas superficiais do solo (0-10
 761 cm). Localização da Borda (●), Início da área de não-ecótono para habitat de savana (▲) e para área
 762 de floresta (▼), para áreas do Entorno em preto e para o Interior em cinza. Linha = Ajuste modelo
 763 não-linear sigmoidal. Valores negativos de distância correspondem ao habitat de savana e valores
 764 positivos ao habitat de floresta.

765



766

767 **Figura 3.** Variação dos valores de ^{13}C com a profundidade para (A) todos os transectos em ambientes de floresta (●) e savana (▲) e separadamente para
 768 transectos do entorno (B) e do interior (C) da ESEC Maraca. Linha de tendência da regressão por segmento. ● Transecto (J1).



769

770 **Figura 4.** Relação entre as concentrações do carbono orgânico $\ln(C/C_0)$ e os valores médios da $\delta^{13}\text{C}$
 771 nos perfis de solo de floresta (●) e savana (▲), com o gradiente de profundidade reduzindo da direita
 772 para a esquerda. C e C_0 representam conteúdo de carbono (%) em diferentes intervalos de
 773 profundidade e na superfície do solo (0-10cm) respectivamente. Linha = ajuste da equação de
 774 *Rayleigh* nos 50 cm superiores do solo.

Capítulo 3

Couto-Santos, F.R.; Luizão, F.J. Implicações da dinâmica dos mosaicos floresta-savana no acúmulo de biomassa e estoque de carbono em áreas de transição: Efetividade de uma estação ecológica na Amazônia. Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*.

1 **Implicações da dinâmica dos mosaicos floresta-savana no acúmulo de biomassa e**
2 **estoque de carbono em áreas de transição: Efetividade de uma estação ecológica na**
3 **Amazônia.**

4

5 Fabiana R. COUTO-SANTOS^{1,2}, Flávio J. LUIZÃO¹

6

7 ¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) / The Large Scale Biosphere-
8 Atmosphere Experiment in Amazonia (LBA). Av. André Araújo 2936, Bairro Aleixo,
9 Manaus, AM. Cep: 69060-000. Telefone (92) 3643-3618.

10

11 ²couto.santos@gmail.com

12 **Implicações da dinâmica dos mosaicos floresta-savana no acúmulo de biomassa e**
13 **estoque de carbono em áreas de transição: Efetividade de uma estação ecológica na**
14 **Amazônia.**

15

16 **RESUMO:**

17 Visando contribuir com previsões da dinâmica do carbono em longo prazo e verificar a
18 efetividade de uma área protegida em reduzir emissões de carbono em áreas de transição ao
19 norte da Amazônia Brasileira, comparamos as variações do acúmulo de biomassa e do
20 estoque de carbono em mosaicos de vegetação floresta-savana do interior da Estação
21 Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) com as áreas não protegidas do seu entorno imediato.
22 Amostras compostas de solos superficiais e métodos indiretos baseados em modelos de
23 regressão foram utilizados para estimar a biomassa acumulada nas árvores e derivar o carbono
24 estocado na vegetação e no solo ao longo de transectos de 0,6 ha estabelecidos
25 perpendicularmente aos limites floresta-savana. O acúmulo de biomassa e carbono na
26 vegetação se mostrou influenciado pela estrutura da vegetação, apresentando maiores valores
27 para as áreas protegidas do interior da ESEC Maracá, com uma grande contribuição das
28 árvores > 40 cm de diâmetro nos ambientes florestais. Nos ambientes de savana destas áreas,
29 a maior densidade de árvores com grande acúmulo de biomassa a distâncias de até 30 m do
30 limite, confirma um avanço de florestas. Isto aponta a ESEC como sumidouro de carbono,
31 mesmo sobre variações no gradiente de fertilidade do solo, com um potencial de aumento do
32 estoque de carbono de 9,08 para 149,77 Mg C ha⁻¹, demonstrando a efetividade da unidade de
33 conservação em reduzir emissões de carbono em áreas de transição floresta-savana ao norte
34 da Amazônia Brasileira, mitigando os efeitos dos gases do efeito estufa e mudanças
35 climáticas.

36

37 **PALAVRAS-CHAVE:** Biomassa acima do solo, estoque carbono no solo, gradiente de
38 fertilidade do solo, estrutura da vegetação, efetividade de áreas protegidas, sequestro de
39 carbono.

40 **Implication of forest-savanna mosaics dynamics on biomass accumulation and carbon**
41 **stock in transitional areas: Effectiveness of an Amazonian ecological station.**

42

43 **ABSTRACT:**

44 To contribute with long term carbon dynamics and assess protected area effectiveness in
45 reduce carbon emissions in Brazilian Amazon transitional areas, variations in forest-savanna
46 mosaics biomass and carbon stock within Maracá Ecological Station (ESEC Maracá) and its
47 outskirts non-protected areas were compared. Composite superficial soil samples and indirect
48 methods based on regression models were used to estimate aboveground tree biomass
49 accumulation and derive vegetation and soil carbon stock along 0.6 ha transects
50 perpendicularly established to the forest-savanna limits. Aboveground biomass and carbon
51 accumulation were influenced by vegetation structure, showing higher values within protected
52 area with great contribution of trees > 40 cm diameter. In these areas, a higher tree density
53 and carbon stock in savanna environments until 30 m next to the border confirmed a forest
54 encroachment. This pointed ESEC Maracá as a carbon sink, even under variations in soil
55 fertility gradient, with a total carbon stock potential increase from 9.08 to 149.77 Mg C ha⁻¹,
56 indicating the effectiveness of this protected area in reduce carbon emissions and mitigate
57 greenhouse and climate changes effects in a forest-savanna transitional area in Brazilian
58 Northern Amazon.

59

60 **KEYWORDS:** Aboveground biomass, soil carbon stock, soil fertility gradient, vegetation
61 structure, Amazonian protected areas effectiveness, carbon sequestration.

62 INTRODUÇÃO

63 Apesar de cobrirem apenas *ca.* 10% da superfície terrestre, as florestas tropicais
64 possuem um importante papel na manutenção da biodiversidade, do regime hidrológico e
65 climático e principalmente no estoque e ciclagem de grandes quantidades de carbono orgânico
66 na biomassa e em sua interface com a atmosfera (Malhi e Grace 2000; Malhi *et al.* 2006).
67 Respondendo por 45 % do armazenamento de carbono das florestas tropicais do mundo, a
68 floresta Amazônica armazena aproximadamente um quinto do carbono alocado na vegetação
69 terrestre e processa anualmente o equivalente a seis vezes mais carbono através da
70 fotossíntese e respiração do que as atividades humanas liberam através da queima de
71 combustíveis fósseis (Lewis 2006), atuando portanto como sumidouro de carbono (Phillips *et*
72 *al.* 2008). Entretanto, mudanças no cenário de uso e cobertura da terra podem afetar esse
73 equilíbrio em um futuro próximo.

74 A perda de 55 % de áreas de florestas pela seca, desmatamento, corte raso ou seletivo
75 de madeira, com emissões de 15 a 26 Pg de carbono para a atmosfera, é prevista para a
76 Amazônia até o ano de 2030 (Nepstad *et al.* 2008) acompanhada de uma redução de 7% no
77 estoque de carbono orgânico do solo esperada neste cenário (Cerri *et al.* 2007). Por outro
78 lado, abrigando aproximadamente 54% das florestas remanescentes da Amazônia Brasileira,
79 as áreas protegidas armazenam 26 ± 5 Pg C e demonstrando o potencial de evitar $8,0 \pm 2,8$ Pg
80 de emissões de carbono até o ano de 2050 (Soares-Filho *et al.* 2010). Porém, ainda são poucos
81 os estudos de estimativas de estoque de carbono conduzidos até o momento em unidades de
82 conservação (Hawes *et al.* 2012), necessários para demonstrar sua efetividade em reduzir
83 emissões provenientes das alterações de uso e cobertura da terra, principalmente em áreas de
84 ecótono entre florestas e savanas na Amazônia.

85 Entender as taxas e as razões de variação da biomassa é de fundamental importância,
86 pois possibilitam a previsão de mudanças atuais e futuras nos estoques de carbono. Porém,
87 ainda existe um alto grau de incerteza nas estimativas e na distribuição espacial de biomassa
88 para a região tropical, o que pode contribuir para estimativas ainda mais discrepantes de
89 emissões de carbono nesta região (Houghton 2005).

90 Por serem considerados grandes reservatórios de carbono, os ecossistemas florestais
91 têm sido o principal foco dos estudos de quantificação de biomassa e estoques de carbono.
92 Estima-se um total de carbono acumulado na biomassa florestal de 86 Pg C para a toda a
93 bacia Amazônica, com variação espacial da biomassa registrando os maiores valores para a
94 Amazônia central (> 300 Mg ha⁻¹), com redução desses valores para 100 a 200 Mg ha⁻¹ nos
95 limites norte e sudeste da bacia devido a presença das florestas transicionais e sazonais, onde

96 a vegetação de savana é mais comumente encontrada (Saatchi *et al.* 2007). Esta mesma
97 distribuição espacial é descrita para o estoque de carbono orgânico das camadas superficiais
98 do solo que variam de 20 a 150 Mg C ha⁻¹ (Cerri *et al.* 2007). Só para o estado de Roraima, o
99 acúmulo 6,37 Pg C em uma biomassa total de 12.734,68x10⁶ Mg (média de 292 Mg ha⁻¹),
100 considerando áreas florestais e ecossistemas abertos (savanas e campinas), representa entre 4
101 a 8% do estoque de C da Amazônia (Barbosa *et al.* 2010). Para outros ecossistemas, como as
102 savanas amazônicas, estes estudos de estimativas de biomassa ainda são escassos (ver
103 Barbosa e Fearnside 2005; Barbosa *et al.* 2012) e concentrados principalmente nos cerrados
104 do Brasil Central (Castro e Kauffman 1998; Vale e Felfili 2005; Delitti *et al.* 2006).
105 Estimativas para áreas florestais localizadas em região de transição (ecótono) são ainda mais
106 raras e concentradas nas áreas do sudoeste da Amazônia (Cummings *et al.* 2002; Nogueira *et*
107 *al.* 2008).

108 O cenário de mudanças em áreas de florestas vem recebendo atenção especial nos
109 acordos de mudanças climáticas internacionais por ser um fator dominante no fluxo de
110 carbono entre ecossistemas terrestres e atmosfera em longo prazo (Fearnside 2000). A perda
111 de biomassa e emissões de carbono resultantes dessas mudanças por desmatamento tem sido
112 abordada em diversos trabalhos, por serem mais facilmente detectadas, principalmente pela
113 amplitude da variação (Houghton 2005). Entretanto, existem outras formas indiretas de
114 variações no estoque de carbono ainda pouco estudadas que devem ser levadas em
115 consideração, para melhor entendimento do balanço global do carbono. As atividades de
116 desmatamento e mudanças de uso da terra, por exemplo, têm contribuído para a ocorrência do
117 processo de “savanização” que também envolve a perda de grandes quantidades de biomassa
118 e nutrientes, contribuindo para elevar o nível de gases do efeito estufa na atmosfera (Dezzeo e
119 Chacón 2005). Mudanças futuras na posição das fronteiras entre florestas tropicais e savanas
120 ao redor do globo terão significantes implicações no reservatório de carbono orgânico do solo
121 (SOC), uma vez que as reservas de carbono nos solos de floresta podem ser até o dobro das
122 dos solos em savanas (Schwartz e Namri 2002).

123 Este processo de avanço de áreas de florestas sobre savanas, e vice-versa, parece
124 exercer um importante papel no ciclo global do carbono e na manutenção do balanço clima-
125 vegetação na Amazônia. E, que apesar da importância dessa dinâmica, pouco se sabe sobre o
126 padrão e a extensão destas mudanças na região Amazônica. Desta forma, visando contribuir
127 com previsões da dinâmica do carbono em longo prazo e verificar a efetividade das áreas
128 protegidas em reduzir emissões de carbono em áreas de transição ao norte da Amazônia
129 Brasileira, os principais objetivos deste trabalho foram: (1) Determinar o acúmulo de

130 biomassa e o estoque de carbono na vegetação e no solo em ambientes de floresta e de savana
131 protegidos e não protegidos; (2) Verificar de que forma eles variam ao longo do limite
132 floresta-savana e se a estrutura da vegetação e condições edáficas contribuem para essa
133 variação; (3) Quantificar ganhos e/ou perdas de biomassa e carbono resultantes do dinâmico
134 processo de transição desses limites, baseado nas estimativas de taxas de avanço/retração de
135 áreas de mosaicos floresta-savana nas últimas décadas.

136 MATERIAL E MÉTODOS

137 *Área de Estudo*

138 A área de estudo escolhida para responder as estas questões foi a unidade de proteção
139 integral Estação Ecológica de Maracá (ESEC Maracá) e seu entorno imediato, localizados na
140 porção centro-norte do estado de Roraima, Brasil (3°15' – 3°35' N e 61°22' – 61°58' W).
141 Formada pelos furos Santa Rosa e Maracá do rio Uraricoera e com área total de 101.312 ha, a
142 ESEC encontra-se sobre um evidente limite biogeográfico e climático. A oeste encontram-se
143 as florestas úmidas Amazônicas, e a leste as planícies de savanas se estendendo em direção à
144 Guiana e à Venezuela, como parte do mosaico de ecossistemas de vegetação aberta do
145 complexo de savanas “Rio Branco-Rupununi” (Sarmiento e Monasterio 1975). Exatamente na
146 transição do subtipo savana (Aw) para o subtipo monções (Am) do clima tropical úmido (A)
147 (Peel *et al.* 2007) a precipitação anual média foi de 2.163 mm ano⁻¹ de 1986 a 2010,
148 apresentando uma sazonalidade marcante com a média de chuva da estação seca (Outubro a
149 Março) cerca de quatro vezes menor do que durante a estação chuvosa (Abril a Setembro –
150 Couto-Santos *et al.* em prep.)

151 A vegetação da unidade de conservação é dominada por áreas de floresta (~ 85%),
152 principalmente de terra firme, descrita em detalhes por Miliken e Ratter (1998). A presença de
153 pequenos enclaves de savana totalizando 6% da cobertura vegetal total ocorre principalmente
154 na porção leste da reserva (Furley *et al.* 1994), onde episódios de incêndios e impactos
155 antrópicos não são registrados desde 1978, quando passou ao *status* de Estação Ecológica.
156 Duas categorias de savana reconhecidas por Sarmiento (1992) são identificadas na ESEC: (1)
157 Savanas sazonais, influenciadas apenas por uma escassez de água prolongada na estação seca
158 e (2) savanas hipersazonais, influenciadas tanto pela escassez quanto pelo excesso de água
159 que ocorrem anualmente respectivamente nas estações de seca e chuva, porém apenas a
160 primeira categoria foi considerada neste estudo. Savanas deste tipo circundadas por matriz de
161 florestas de terra firme ou semi-decíduas em sua maioria, são cobertas principalmente por
162 espécies de gramíneas e/ou ciperáceas com espalhamento irregular de árvores baixas e
163 arbustos de *Curatella americana* L. e *Byrsonima crassifolia* Kunth. Já na paisagem não-

164 protegida do entorno da ESEC, distúrbios tais como fogo e desmatamentos são constantes,
165 sendo dominada por matriz de vegetação de savanas abertas, com a presença de fragmentos
166 florestais (ilhas de mata) de formação semi-decídua.

167 Geologicamente, a área de estudo é parte do flanco sul do Escudo das Guianas
168 formado durante o período pré-cambriano, que consiste principalmente de quartzo-biotita
169 xistos, quartzo-feldspato gnaisses e granitos tonalítico associados. Bolsões isolados da
170 formação Roraima de arenitos e conglomerados podem ocorrer (Thompson *et al.* 1992). O
171 limite floresta-savana nas proximidades da ESEC é quase coincidente com o limite de relevo
172 entre as superfícies mais baixas do fim do Terciário (Pediaplano Rio-Branco Rio-Negro) a leste
173 (80 a 160 m a.s.l.), e as mais elevadas do Mio-Plioceno (Planalto dissecado norte da
174 Amazônia) a oeste (250-400 m a.s.l. – McGregor e Eden 1991). Os solos são desenvolvidos
175 em depósitos que se sobrepõem a base pré-cambriana, com predominância do Argissolo
176 vermelho-amarelo distrófico plúntico de textura arenosa com areias quartzosas e
177 Hidromórficos cinzento localizados (Robinson e Nortcliff 1991). Um horizonte arenoso com
178 uma fina camada de matéria orgânica sobrepõe a camada de textura argilosa sustentada por
179 laterita em profundidades 100-120 cm, sendo os solos sob savanas extremamente arenosos,
180 típicos de areias brancas distróficas comuns na região Amazônica, principalmente nas áreas
181 do interior da ESEC (Furley e Ratter 1990).

182 ***Delineamento amostral***

183 Identificados a partir de imagens de satélite, cinco áreas de enclaves isolados de
184 savana protegidos no interior da ESEC Maracá e seis ilhas de mata encrustadas em matriz de
185 savana não protegidas de seu entorno imediato foram selecionadas assumindo os critérios de
186 possibilidade de acesso terrestre e o distanciamento de aproximadamente 1 km entre as áreas
187 quando possível. Em cada área selecionada foi instalado um transecto perpendicularmente ao
188 limite floresta-savana, com largura de 20 m e comprimento total de 300 m, sendo 150 m em
189 ambiente de floresta e 150 m em ambiente de savana. Apenas um dos transectos do interior da
190 ESEC apresentou 200 m de comprimento pela área reduzida do enclave de savana. Os
191 transectos tiveram início no limite entre os dois tipos de vegetação, definido como distância
192 igual a zero. A partir deste ponto, o distanciamento positivo ao longo do transecto se referiu a
193 extensões para o interior da floresta, enquanto o distanciamento negativo, sua extensão em
194 direção à savana. Os transectos foram divididos em sub parcelas de 10 x 20 m para avaliação
195 das relações com a distância do limite.

196 Para a amostragem da estrutura da vegetação, estoque de biomassa, acúmulo de
197 carbono, na parte do transecto localizada em áreas de floresta foram marcadas, identificadas e

198 medidas todas as árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) ≥ 10 cm, medido a 1,30 cm
199 do solo. Na parte do transecto localizada em áreas de savana, as seguintes medidas foram
200 tomadas para todos os indivíduos arbóreos e arbustivos com diâmetro à altura do solo (DAS)
201 ≥ 2 cm, marcados e identificados, como proposto por Barbosa *et al.* (2005): (1) DAS
202 (diâmetro do caule das espécies arbóreo-arbustivas medido à 2 cm de distância acima da linha
203 do solo); (2) Diâmetro da copa (DC), calculado pela média entre a maior e a menor projeção
204 da copa no solo; e (3) Altura total (AT), medida da superfície do solo ao topo da copa da
205 árvore. Estas variáveis foram utilizadas para o cálculo de estimativa de biomassa, feita por
206 medidas indiretas (ver estimativa de biomassa a seguir).

207 ***Amostragem do solo***

208 Para avaliar a variação das condições edáficas ao longo do transecto, três amostras da
209 camada superficial do solo (10 cm de profundidade) foram coletadas para constituir uma
210 amostra composta no limite, e nas sub parcelas a cada 10 m de distância do limite, nos
211 ambientes de savana e floresta, utilizando um trado de 3 x 10 cm.

212 Para caracterização dos solos 21 atributos foram analisados no Laboratório Temático
213 de Solos e Plantas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (LTSP) seguindo
214 metodologia proposta pela EMBRAPA (1997). As propriedades físicas do solo foram
215 indicadas pela análise de granulometria obtendo as frações de areia, silte e argila em
216 porcentagem. Para as propriedades químicas do solo avaliamos: a acidez do solo medida
217 através do pH em água e em KCL e acidez potencial ($H^+ + Al^{+3}$) pelo método do acetato de
218 cálcio a pH 7,0; Os cátions Ca, Mg e Al-trocável extraídos em solução de KCl 1 M enquanto
219 Fe^{+2} , K^+ , Zn^{+2} , Mn^{+2} , Na^+ e P disponível extraídos por duplo ácido (solução HCl 0,05 M +
220 H_2SO_4 0,0125 M). Soma de bases trocáveis incluiu [$Ca^{+2} + K^+ + Mg^{+2} + Na^+$], e a capacidade
221 de troca catiônica (CTC) a [soma de bases + $Al^{+3} + H^+$]. A concentração de carbono e
222 nitrogênio em porcentagem e a relação C/N foram obtidas em um analisador elementar Carlo
223 Erba EA 1110 no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na
224 Agricultura (CENA/USP).

225 ***Estimativa de Biomassa (AGB)***

226 Para quantificar a biomassa acima do solo presente na vegetação (AGB) para cada um
227 dos ecossistemas estudados, foram utilizados métodos indiretos baseados em modelos de
228 regressão. Para os ecossistemas florestais, valores de área basal foram convertidos em
229 biomassa ($Mg\ ha^{-1}$) utilizando o modelo alométrico desenvolvido para florestas tropicais do
230 sul da Amazônia Brasileira de acordo com a seguinte equação proposta por (Nogueira *et al.*
231 2008):

232
$$Biomassa_{(floresta)} = exp[-1,716 + 2,413(\ln DAP)]$$
 Equação 1.

233 Esta equação leva em consideração apenas o DAP das árvores, o que simplifica e
 234 aumenta a acurácia do modelo de estimativa da biomassa quando comparado a outros
 235 modelos que incluem parâmetros adicionais tais como altura e densidade da madeira,
 236 baseando-se nas dificuldades práticas de se obter esses parâmetros com alta precisão em
 237 campo (Overman *et al.* 1994). Ela foi escolhida principalmente por ter sido desenvolvida em
 238 uma área da Amazônia com a prevalência de regiões de ecótono (zonas de contato) e de
 239 formações florestais abertas. Quando equações de modelos alométricos desenvolvidos para
 240 florestas tropicais da Amazônia Central (ex. Higuchi *et al.* 1998; Chambers *et al.* 2001), são
 241 aplicadas para áreas com predominância de tipos florestais como os presentes em áreas da Sul
 242 da Amazônia, são detectados erros na estimativa de biomassa com os valores sendo
 243 superestimados para árvores de menor porte e subestimados para as árvores de maior porte
 244 (Nogueira *et al.* 2008).

245 Para os ecossistemas de savanas, a biomassa presente na vegetação foi estimada pelo
 246 modelo alométrico proposto por Barbosa e Fearnside (2005) para as savanas de Roraima, a
 247 partir da seguinte equação:

248
$$Biomassa_{(savana)} = exp[4,501 + 0,459(\ln AT) + 1,589(\ln DAS) + 1,025(\ln DC)]$$
 Equação 2.

249 sendo AT = altura total da árvore, DAS = diâmetro a altura do solo e DC = diâmetro da copa,
 250 medidos como explicitado anteriormente.

251 **Estoque de Carbono**

252 Estimativa da taxa de sequestro de carbono foi feita para todos os tipos vegetacionais,
 253 convertendo a biomassa em estoque de carbono, assumindo a concentração do carbono como
 254 sendo 50% do valor da biomassa da vegetação (Houghton *et al.* 2001). De forma geral, para
 255 calcular o carbono estocado na vegetação (em Mg C ha⁻¹), a biomassa foi multiplicada pela
 256 concentração do carbono:

257
$$Estoque\ de\ Carbono_{(vegetação)} = Biomassa \times 0,5$$
 Equação 3.

258 Já o estoque de carbono do solo (em Mg C ha⁻¹) foi calculado multiplicando a
 259 concentração de carbono (%) pela densidade e profundidade do solo (Victoria *et al.* 1995),
 260 sendo a densidade determinada pela massa do solo coletada em um volume conhecido e
 261 medida após seca até uma massa constante.

262
$$Estoque\ Carbono_{(solo)} = Concentração\ Carbono \times \left(\frac{Massa}{Volume}\right)_{solo} \times Profundidade$$
 Equação 4.

263 O estoque de carbono total foi considerado como a soma do estoque de carbono na vegetação
 264 com o estoque de carbono do solo.

265 Uma estimativa da taxa média anual ($\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) de absorção de carbono
266 resultante da dinâmica dos limites, foi calculada utilizando o incremento de carbono, dado
267 pela diferença no estoque entre savana e floresta, multiplicado pela taxa anual de avanço de
268 área detectado por imagens de satélite (Couto-Santos *et al.* em prep.). Devido à dificuldade de
269 determinar os estágios intermediários de sucessão entre floresta savana através das imagens
270 de satélite, eles não foram levados em consideração nesta estimativa e por isso deve ser
271 observados com cautela.

272 **Análise de dados**

273 Para comparar as áreas protegidas do interior da ESEC Maracá e do seu entorno
274 imediato em relação ao acúmulo total de biomassa e carbono na vegetação e no solo e demais
275 variáveis da estrutura, tanto em ambientes de floresta quanto de savana, foi utilizado o teste
276 não paramétrico de Wilcoxon (W). A frequência de distribuição dos parâmetros estruturais da
277 vegetação em classes de tamanho de árvores (DAP) foi avaliada através da análise de
278 variância não paramétrica de Kruskal-Wallis (KW) em ambos os habitats. Para comparação
279 dessa distribuição entre áreas do interior e do entorno da unidade de conservação, as classes
280 de tamanho foram agregadas em subclasses denominadas nos ambientes de floresta como
281 pequenas as árvores menores que 40 cm DAP, intermediárias as com DAP entre 40 e 70 e
282 como grandes as maiores de 70 cm, e nos ambientes de savana respectivamente < 20 cm,
283 entre 20 e 50 e maiores que 50.

284 Variações na estrutura da vegetação e no estoque de biomassa e carbono em relação à
285 distância ao longo do limite floresta-savana também foram avaliadas através do teste de
286 Kruskal-Wallis (KW). Pelo gradiente de distancia ter sido considerado como uma variável
287 contínua, diferenças significativas detectadas pela análise de variância não foram seguidas do
288 teste de comparações múltiplas (Schedlbauer *et al.* 2007).

289 Para descrever os principais gradientes das propriedades dos solos, a análise de
290 componentes principais (PCA) foi aplicada como o método de ordenação, utilizando 21
291 atributos físicos e químicos dos solos amostrados. A variação dos principais gradientes
292 detectados ao longo do limite foi testada, da mesma maneira que as demais variáveis, para
293 determinar se as condições edáficas contribuem para a variação da estrutura da vegetação e
294 para o estoque de carbono. Todas as análises foram realizadas utilizando software livre R
295 2.13.0 (R Development Core Team 2011).

296 **RESULTADOS**

297 A biomassa média acumulada na vegetação em ecossistemas florestais ($223,20 \text{ Mg ha}^{-1}$
298 $\pm 14,47 \text{ EP}$) foi muito superior ao presente nas savanas ($7,30 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 0,80 \text{ EP}$). As áreas

299 protegidas do interior da ESEC Maracá mostraram uma contribuição significativamente maior
300 no acúmulo de biomassa total, principalmente em ambientes florestais ($274,62 \text{ Mg ha}^{-1} \pm$
301 $27,73 \text{ EP}$), comparada as áreas não protegidas do seu entorno ($183,21 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 12,67 \text{ EP}$; W
302 $= 2530$, $p = 0,03$), sendo essa diferença também refletida na área basal e no estoque de
303 carbono da vegetação, em ambos os ecossistemas (Tabela 1). A densidade média de árvores
304 não apresentou diferenças significativas entre ecossistemas florestais, porém foi 2,2 vezes
305 superior nas áreas do interior da ESEC em ambientes de savana (Tabela 1).

306 O carbono estocado na camada superficial (0-10 cm) dos solos de floresta não
307 apresentaram diferenças significativas entre ambientes de florestas do interior e do entorno da
308 ESEC, mas foram aproximadamente 1,5 vezes maior do que nos solos de savana. Nesses
309 ambientes de savana, foi encontrado um padrão invertido ao do estoque de C da vegetação,
310 afetando o padrão do estoque C total, com maior acúmulo nas áreas de floresta do interior e
311 nas áreas de savana do entorno (Tabela 1).

312 A distribuição da biomassa, área basal e densidade de árvores demonstrou uma
313 redução da contribuição dessas variáveis com o aumento das classes de tamanho de diâmetro
314 de árvores ($p < 0,05$; Figura 1). Nos ambientes florestais do interior da ESEC houve uma
315 influência significativamente maior de árvores de diâmetro intermediários ($W = 25825$, $p =$
316 $0,007$) e grandes ($W = 11835$, $p = 0,005$) na biomassa total comparado às áreas do entorno
317 (Figura 1A). Contrariamente nos ambientes de savana, o entorno mostrou maior acúmulo nas
318 classes intermediárias de DAP, apesar da ausência de significância ($W = 28935$, $p = 0,45$);
319 todavia a biomassa acumulada nas árvores de menor diâmetro foram superiores no interior da
320 ESEC ($W = 8277$, $p < 0,0001$; Figura 1B). A comparação entre áreas do entorno e do interior
321 da ESEC para distribuição de área basal e densidade de árvores apresentou o mesmo padrão
322 da biomassa nas diferentes classes de tamanho (Figura 1C a 1F), com ambas as áreas
323 dominadas por pequenos troncos.

324 ***Variações ao longo do limite floresta-savana***

325 Tanto a biomassa acumulada na vegetação quanto a área basal e estoque de carbono na
326 vegetação variaram significativamente ($p < 0,05$) ao longo do limite, com maiores valores
327 ocorrendo a distâncias maiores que 50 m para o interior das florestas e os menores valores a
328 mais de 30 m para interior das savanas (Figura 2A, B, D). Nas áreas do entorno houve uma
329 redução mais brusca da biomassa nos ambientes de savana passando de 15,06 para 1,71 Mg
330 ha^{-1} nos primeiros 30 metros nas proximidades do limite comparado ao interior da ESEC
331 Maracá que manteve valores de $\sim 12 \text{ Mg ha}^{-1}$ nas sub parcelas nestas mesmas distâncias, assim
332 como para os valores de área basal e estoque de carbono na vegetação (Figura 2A, B, D

333 inserção). A densidade de árvores também foi mais alta nas áreas de savana do interior nos 30
334 m mais próximos ao limite (KW = 28,76, p = 0,03) com valores acima de 1.500 ind. ha⁻¹,
335 enquanto nas savanas do entorno assim como em ambas as áreas de floresta não houve
336 variação (Figura 2C).

337 O estoque de carbono nas primeiras camadas do solo não apresentou variações a
338 diferentes distâncias do limite nas áreas do entorno, porém nas áreas do interior o estoque
339 passou de ~ 6 Mg C ha⁻¹ nas sub parcelas de savana mais afastadas do limite chegando a ~ 12
340 Mg C ha⁻¹ após 40 m no interior das florestas (KW = 32,69, p = 0,02; Figura 2E). Uma vez
341 que o estoque de C na vegetação foi aproximadamente 6 vezes maior que o estoque de C no
342 solo, o estoque C total seguiu o mesmo padrão de distribuição que o estoque de C na
343 vegetação com aumento significativo das áreas típicas de savana para as de floresta, tanto no
344 interior (KW = 68,74, p < 0,001) quanto no entorno da ESEC (KW = 80,27, p < 0,001; Figura
345 2F).

346 A análise de ordenação demonstrou a existência de três principais gradientes de solo
347 (Tabela 2). O primeiro (PCA1) explicou 41% da variância total dos dados descrevendo um
348 gradiente entre parcelas com maior teor de argila (e maior teor de C, N, H⁺, Al⁺³, Al⁺³ H⁺,
349 CTC, Fe⁺²) e outras com maior teor de areia. O segundo gradiente (PCA2) explicou 21% da
350 variação, descrevendo um contínuo de pH no solo, com solos mais ácidos apresentando maior
351 teor de alumínio e menor concentração de bases trocáveis, Mg⁺², Mn⁺², Ca⁺, K⁺. Já o terceiro
352 (PCA3) explicou apenas 9% da variância, descrevendo um gradiente de fósforo.

353 Avaliando as propriedades do solo ao longo do limite floresta-savana, os solos de
354 savana apresentaram uma tendência de ligeira redução no teor de areia e aumento na
355 concentração dos demais elementos detectados no gradiente PCA1, dando lugar a solos mais
356 argilosos em direção aos solos de floresta, porém esta diferença não foi significativa nem nas
357 áreas do interior (KW = 27,75, p = 0,07) nem nas áreas do entorno da ESEC (KW = 14,65, p
358 = 0,68; Figura 2G). Isto indica características físicas semelhantes entre solos de floresta e
359 savana com solos extremamente arenosos com teores variando de 70 a 85%, sendo mais
360 elevados nas áreas do interior da ESEC (Tabela A1 – Apêndice A).

361 Já o segundo gradiente detectado pela análise de componentes principais (PCA2),
362 demonstrou uma diminuição da acidez e do teor de alumínio e subsequente aumento da
363 concentração de bases trocáveis no solo das áreas típicas de savana para áreas de floresta,
364 significativo apenas para as áreas do interior (KW = 44,90, p < 0,001; Figura 2H). Entretanto
365 essas variações não foram tão acentuadas quanto às variações da estrutura da vegetação ao

366 longo do limite, sendo ambos os solos, de floresta e de savana, considerados distróficos com
367 baixos teores de soma de bases (Tabela A1 – Apêndice A).

368 *Estoque e fluxo de carbono resultantes do processo de transição dos limites*

369 O status de proteção da ESEC Maracá favoreceu o avanço de florestas sobre savanas a
370 uma taxa de 2,62 ha em 20 anos (Couto-Santos *et al.* em prep.). Como consequência dessa
371 proteção, o estoque de carbono total tem o potencial de aumento de 9,08 para 149,77 Mg C
372 ha⁻¹. A maior contribuição para esse aumento foi principalmente devido ao aumento de
373 carbono na vegetação de 3,67 para 137,31 Mg C ha⁻¹ (37 vezes), enquanto o C no solo foi
374 responsável pelo aumento de apenas 1,6 vezes, passando de 5,81 para 9,66 Mg C ha⁻¹. Sendo
375 assim, após esse tempo de proteção, a invasão de espécies arbóreas em áreas de savana
376 protegidas estariam atuando como sumidouro terrestre de carbono a uma estimativa da taxa
377 anual média de sequestro de 18,43 Mg C ha⁻¹ano⁻¹. Já nas áreas com presença de distúrbio do
378 entorno, como os limites permaneceram estáveis não ocorreram variações no estoque de
379 carbono.

380 **DISCUSSÃO**

381 Estimativas mais precisas da quantidade de biomassa e carbono estocada em áreas de
382 ecótono floresta-savana se fizeram necessárias para detectar o quanto estaria sendo acumulado
383 ou perdido no dinâmico processo de transição dos limites entre esses tipos vegetacionais, uma
384 vez que esses sistemas são ainda pouco conhecidos. O acúmulo de biomassa e de carbono na
385 vegetação em ecossistemas florestais foi 31 vezes superior ao dos ecossistemas de savana,
386 assim como o acúmulo no solo, 1,5 vezes mais elevado. Este estoque se mostrou influenciado
387 pela estrutura da vegetação, apresentando maiores valores para as áreas protegidas do interior
388 da ESEC Maracá comparado às não protegidas do seu entorno. Desta maneira, a transição
389 entre esses dois ecossistemas trouxe implicações diretas ao acúmulo de biomassa e carbono, e
390 o status de proteção da unidade de conservação avaliada se mostrou essencial para evitar a
391 liberação de carbono para a atmosfera, considerando que a presença de distúrbios afeta
392 diretamente a estrutura florestal em áreas de transição ao norte da Amazônia.

393 Os valores de biomassa e estoque de carbono na vegetação, assim como os de área
394 basal e densidade de árvores encontrados nos ambientes de floresta deste estudo, vão de
395 encontro aos publicados para outras florestas tropicais, que apresentam grande variação (141 a
396 571 Mg ha⁻¹) pela diversidade de suas características físicas e bióticas assim como pela
397 intensidade de uso da terra na região neotropical (Kauffman *et al.* 2009). Eles se mostraram
398 mais aproximados aos valores encontrados para florestas com fertilidade do solo reduzidas
399 (DeWalt e Chave 2004), que experienciam uma estação seca prolongada a leste e sudoeste da

400 Amazônia (Vieira *et al.* 2004) e nos limites norte e sudeste da bacia onde florestas
401 transicionais e sazonais se fazem presentes (Saatchi *et al.* 2007).

402 Comparada à estimativas de floresta de ecótono do sudoeste da Amazônia (270 Mg ha⁻¹
403 ¹; Cummings *et al.* 2002), a biomassa média foi consistente à acumulada nas florestas
404 protegidas da zona de contato floresta-savana do presente estudo (~ 275 Mg ha⁻¹), porém com
405 valores inferiores (~183 Mg ha⁻¹) nas áreas não protegidas. Esses valores reduzidos de
406 biomassa do entorno da ESEC Maracá foram corroborados por levantamentos realizados na
407 região identificada como o centro do grande incêndio de Roraima ocorrido em 1998, que
408 variaram de 70 a 188 Mg ha⁻¹ sob diferentes regimes de fogo (Martins *et al.* 2012),
409 confirmando seus efeitos sobre a estrutura da vegetação e consequentemente no conteúdo de
410 biomassa e carbono nas florestas de transição ao norte da Amazônia.

411 O componente mais importante da biomassa acima do solo de florestas são as árvores
412 com DAP > 10 cm (Nascimento e Laurance 2002). Variações em sua distribuição em relação
413 à estrutura de classe de tamanho dessas árvores são esperadas em habitats heterogêneos com
414 diferentes históricos de perturbação (Laurance *et al.* 2002; Laurance *et al.* 2011). Dominados
415 por indivíduos de menor porte, troncos de até 40 cm foram responsáveis por grande parte da
416 área basal e biomassa acumulada tanto nas áreas do interior quanto do entorno da ESEC
417 Maracá, porém, para as árvores acima deste tamanho, a contribuição foi maior nas áreas de
418 floresta protegidas no interior da ESEC. Esse mesmo padrão de distribuição também foi
419 constatado para florestas prístinas da Amazônia Central (Nascimento e Laurance 2002). E,
420 nas florestas de ecótono do sul da Amazônia, as árvores acima de 70 cm de DAP também
421 apresentaram um acúmulo substancial de biomassa (32%; Cummings *et al.* 2002). Uma
422 redução significativa na biomassa das árvores maiores que 50 cm DAP em áreas queimadas
423 por três vezes foi noticiada para zonas de ecótono floresta-savana em Roraima (Martins *et al.*
424 2012), indicando que as áreas não protegidas do entorno da ESEC Maracá devem ter
425 experienciado uma frequência de pelo menos 3 eventos de fogo, além do impacto de corte
426 seletivo e de compactação do solo pela pressão de pastoreio do gado, que são apontados como
427 as principais causas do declínio nas taxas de crescimento e acúmulo de biomassa e carbono
428 nas florestas tropicais (Chazdon *et al.* 2007).

429 Nos ambientes de savana deste estudo, os valores médios de biomassa e carbono na
430 vegetação também demonstraram estar dentro dos limites esperados para savanas típicas de
431 Roraima, que variam de 0,03 a 9,56 e 0,01 a 4,41 Mg ha⁻¹ de biomassa e carbono
432 respectivamente (Barbosa e Fearnside 2005; Barbosa *et al.* 2012). Foram corroborados
433 também pelas savanas localizadas nas zonas de contato floresta-savana, que apresentam uma

434 menor amplitude de variação de biomassa (4,23 a 9,92 Mg ha⁻¹; Santos *et al.* 2002). Nestes
435 ambientes, a maior concentração de biomassa e área basal ocorreu nas árvores de menor
436 classe de tamanho (< 20 cm) e foram mais elevadas nas parcelas localizadas mais próximas ao
437 limite floresta-savana (até 30 m) nas áreas protegidas do interior da ESEC Maracá. Associado
438 ao fato dessas áreas apresentarem uma densidade de árvores duas vezes superior e
439 concentradas principalmente nas árvores menores do que 10 cm de DAP nas proximidades do
440 limite, indicam a ocorrência de um processo de sucessão com um avanço de floresta sobre
441 savana facilitado pela ausência de distúrbios, favorecendo assim o acúmulo de biomassa e
442 carbono nesta região, considerando que a ocorrência de estratos vegetacionais de alta
443 densidade se mostram importantes em termos de sequestro de carbono. A supressão do fogo
444 também demonstrou propiciar o aumento da densidade de árvores em savanas do Brasil
445 central (Hoffmann *et al.* 2009). Considerando que a taxa de mortalidade em áreas de savana
446 sob ação do fogo está relacionada ao tamanho do tronco e a espessura da casca (Hoffmann *et*
447 *al.* 2009), nas áreas do entorno da ESEC, a ação constante do fogo pode ter propiciado uma
448 maior taxa mortalidade das árvores de savana de menor diâmetro com espessura da casca
449 mais fina, reduzindo o acúmulo de biomassa nestas classes de tamanho < 20 cm comparado às
450 áreas protegidas, e impedindo o estabelecimento de potenciais espécies florestais.

451 As reservas de carbono nos solos de floresta, sendo quase o dobro dos solos em
452 savanas, seguem o padrão da variação do estoque de carbono nos solos superficiais da bacia
453 Amazônica, com menores valores associados a tipos vegetacionais mais abertos (Cerri *et al.*
454 2007). Porém, ao contrário do esperado, a média do carbono acumulado nos solos do entorno
455 superou as áreas do interior em ambientes de savana. Como regra geral, há pouco carbono
456 acumulado em solos arenosos (Schwartz e Namri 2002), que são característicos da área deste
457 estudo, entretanto a persistência de condições edáficas úmidas de solos mal drenados que
458 ocorrem em algumas das áreas de savana do entorno, em proximidade de igarapés e buritizais,
459 parecem inibir a mineralização da matéria orgânica, contribuindo para que os solos de
460 superfície tenham uma maior concentração de carbono orgânico. Fato este também constatado
461 para áreas de savana no sul do Amazonas (Freitas *et al.* 2001). Por possuírem pequenas
462 reservas de carbono na vegetação, importantes estoques são mantidos nos solo de savanas
463 (Batlle-Bayer *et al.* 2010) e, os maiores valores de C do solo no entorno fizeram com que o
464 estoque C total também fosse afetado. Porém é necessário investigar melhor a relação das
465 condições hídricas do solo e seu estoque antes de confirmar esses resultados como um padrão
466 geral para a região.

467 O efeito das condições edáficas na biomassa e estrutura da vegetação ainda não são
468 claros e apresentam resultados conflitantes. Enquanto alguns estudos sugerem um aumento da
469 biomassa com a fertilidade do solo nas florestas Amazônicas (Laurance *et al.* 1999; Castilho
470 *et al.* 2006; Quesada *et al.* 2009), outros apontam pouca ou nenhuma influência desses fatores
471 em florestas neotropicais (DeWalt e Chave 2004). Em áreas de transição, a ausência de
472 relação da distribuição floresta-savana com propriedades do solo foi relatada em escala
473 regional (Carneiro Filho 1993). Entretanto, em escala local não existe um consenso, com
474 relação significativa em gradientes floresta-savana em Roraima e no Brasil Central (Furley e
475 Ratter 1990; Hoffmann *et al.* 2009) e não significativas ao sul da Venezuela (Dezzeo *et al.*
476 2004; Dezzeo e Chacón 2005).

477 As variações encontradas na estrutura da vegetação e no acúmulo de biomassa e
478 carbono ao longo do limite floresta-savana, não foram capazes de ser explicadas pelas
479 condições edáficas nas áreas do entorno da ESEC Maracá avaliadas neste estudo. A partir
480 desta constatação inferimos que, o maior acúmulo de biomassa em áreas florestais comparado
481 às savanas é resultado de diferenças passadas nas propriedades do solo, confirmando a
482 ocorrência de extensão de áreas de florestas além dos limites atuais no passado proposta por
483 Couto-Santos *et al.* (em prep.) nestas áreas. Assim, o fogo pode ser apontado como um dos
484 principais responsáveis pela variação brusca no acúmulo de biomassa e manutenção dos
485 limites. Já para as áreas protegidas do interior da ESEC, as propriedades do solo explicam
486 parcialmente a distribuição da biomassa, uma vez que apenas o gradiente de fertilidade
487 (PCA2) apresentou variações com a distância do limite. Essas diferenças na fertilidade do
488 solo confirmam que as savanas na ESEC são de origem edáfica. O aumento gradual de
489 biomassa e densidade de árvores em ambientes de savana nas proximidades do limite,
490 facilitados pela presença do clima favorável e ausência de fogo, demonstrou que a variação na
491 fertilidade não foi portanto um fator limitante ao avanço de florestas.

492 Após 20 anos de proteção, a unidade de conservação de proteção integral ESEC
493 Maracá mostrou atuar como sumidouro de carbono terrestre com um aumento potencial do
494 estoque de carbono total de 9,08 para 149,77 Mg C ha⁻¹ devido principalmente ao acúmulo de
495 carbono na vegetação (3,67 a 137,31 Mg C ha⁻¹), como consequência da invasão de espécies
496 arbóreas-arbustivas em ambientes de savana. A vegetação arbórea-arbustiva também foi
497 apontada como o principal componente responsável pelo incremento no estoque de carbono
498 após 25 anos de proteção em um gradiente de savanas a florestas semi-decíduas na Venezuela,
499 que variou de 4 a 92,15 Mg C ha⁻¹ (San Jose *et al.* 1998). Desta maneira a importância da
500 unidade de conservação no sequestro de carbono em áreas de transição da Amazônia fica

501 demonstrada, considerando que as áreas sobre pressão antrópica do seu entorno, apesar de
502 resilientes, não indicam variações no estoque de carbono provenientes da mobilidade dos
503 limites, por sua estabilidade. Além disso, apresentam valores reduzidos de estoque C em
504 relação às áreas protegidas.

505 Baseada nos dados de avanço anual de área de florestas sobre savanas na ESEC
506 Maracá (Couto-Santos *et al.* em prep.), a taxa potencial média de sequestro de carbono de
507 18,43 Mg C ha⁻¹ano⁻¹ foi estimada como a máxima possível em 20 anos, porém variações
508 dessa estimativa podem ocorrer se forem levados em consideração os estágios de sucessão
509 intermediários da conversão de florestas em savanas. Apesar de elevada, essa taxa quando
510 considerada a máxima possível, não é necessariamente irrealista uma vez que um rápido
511 aumento de 11 Mg ha⁻¹ ano⁻¹ de biomassa e 7,04 Mg ha⁻¹ ano⁻¹ de carbono, foi relatado em
512 florestas secundárias regenerando em pastagens na Amazônia central depois de 14 anos
513 (Feldpausch *et al.* 2004). Estas taxas podem chegar a mais de 15 Mg ha⁻¹ ano⁻¹ em florestas
514 tropicais de altitude em 6 anos (Fehse *et al.* 2002). Em revisão de literatura, a taxa média de
515 acúmulo de biomassa Pantropical nos primeiros 20 anos de sucessão florestal foi estimada em
516 6,2 Mg ha⁻¹ano⁻¹, apresentando uma elevada variação entre as áreas (Silver *et al.* 2000). Por
517 outro lado, um ganho de biomassa de 5 Mg ha⁻¹ano⁻¹ foi detectada em 11 anos ao longo do
518 limite floresta-savana na África central (Mitchard *et al.* 2011) e taxas ainda mais reduzidas
519 chegando a 0,45 Mg C ha⁻¹ ano⁻¹ são relatadas no acúmulo de carbono por invasão de espécies
520 arbóreas em savanas na Venezuela (San Jose *et al.* 1998). Pela grande variação que estas taxas
521 podem apresentar, elas devem então ser consideradas com cautela e, investigações mais
522 aprofundadas considerando incremento de biomassa em inventários de longo prazo nos
523 limites floresta-savana em campo se fazem necessárias para taxas mais acuradas.

524 A área total da ESEC Maracá (~100.000 ha) é considerada o tamanho mínimo do
525 limite proposto como o ideal necessário para manutenção dos processos ecológicos naturais,
526 maximização do estoque de carbono e para prover resiliência para futuras mudanças
527 climáticas e atmosféricas, difíceis de prever para a Amazônia (Laurance *et al.* 2011). Desta
528 maneira, a expansão da ESEC em mais 50.700 ha proposta para esta reserva virá a contribuir
529 para efetividade destes serviços ambientais e para conservação da biodiversidade local e
530 regional. Utilizando as estimativas de biomassa deste estudo podemos inferir que atualmente,
531 os ~ 85% de áreas florestais (88041,11 ha) associados aos ~ 6% de áreas de savanas (5905,53
532 ha) presentes na reserva (Furley *et al.* 1994), são responsáveis pelo sequestro de pelo menos
533 13,2 x 10⁶ Mg de carbono acumulado na vegetação e nos solos de superfície (0-10 cm). Porém
534 este valor pode ser ainda mais elevado considerando que o acúmulo de carbono pode ser

535 diferenciado entre tipos florestais específicos (Asner *et al.* 2010), e se forem considerados o
536 estoque nas camadas mais profundas do solo e nas raízes. Como exemplo, a média de
537 biomassa de 350 Mg ha⁻¹ encontradas nas florestas monodominantes de *Peltogyne gracilipes*
538 Ducke a leste da ESEC sugerem um maior acúmulo de carbono neste tipo florestal
539 (Nascimento *et al.* 2007).

540 Apesar da dificuldade de se calcular o estoque de carbono devido a sua
541 heterogeneidade espacial em mosaicos de florestas tropicais estruturalmente complexos
542 (Gibbs *et al.* 2007), como é o caso da ESEC Maracá, o acesso a estas informações em
543 unidades de conservação na Amazônia são encorajadas, considerando que este é o primeiro
544 passo para julgar a efetividade de áreas protegidas em reduzir as emissões por desmatamento
545 e degradação florestal (REDD) (Soares-Filho *et al.* 2010; Cerbu *et al.* 2011). O ganho de
546 biomassa proveniente de variações na posição dos limites entre florestas e savanas
547 demonstrou o potencial da unidade de proteção integral ESEC Maracá em sequestrar carbono
548 sob condições de manejo de fogo e demais distúrbios em região de ecótono ao norte da
549 Amazônia, mitigando os efeitos dos gases do efeito estufa e mudanças climáticas. O
550 entendimento das taxas e razões de variações de biomassa e carbono apresentadas neste
551 estudo, em áreas de transição floresta-savana ainda pouco conhecidas, pode contribuir para a
552 discussão do valor de diferentes estratégias de manejo no contexto das políticas de REDD.

553 **CONCLUSÃO**

554 Alterações da estrutura da vegetação provenientes da presença de distúrbios tais como
555 ocorrência de eventos de fogo e pressão de pastoreio demonstrou influenciar diretamente o
556 acúmulo de biomassa e estoque de C na vegetação dos mosaicos floresta-savana não
557 protegidos do entorno da unidade de conservação de proteção integral ESEC Maracá. Como
558 resultado de 20 anos de proteção, um potencial aumento do estoque de carbono total
559 proveniente do avanço de florestas sobre savanas apontou a reserva como sumidouro de
560 carbono, mesmo sobre variações no gradiente de fertilidade do solo, demonstrando a
561 efetividade da unidade de conservação em reduzir emissões de carbono em áreas de transição
562 ao norte da Amazônia Brasileira. As contribuições do melhor entendimento das variações de
563 biomassa e carbono sobre diferentes estratégias de manejo provenientes deste estudo podem
564 ser consideradas uma primeira aproximação para auxiliar nas políticas de redução das
565 emissões por desmatamento e degradação florestal em áreas de limite floresta na Amazônia,
566 apesar da necessidade de maiores esforços neste sentido.

567

568 **AGRADECIMENTOS**

569 Agradecemos a Reinaldo Barbosa, Beto Quesada, Celso Morato e Ítalo Mourthé, pelos
570 comentários e críticas a este estudo. Ao apoio logístico do ICMBio, INPA/Roraima, e dos
571 laboratórios de triagem e temático de solos e plantas do INPA, de manejo de solos do núcleo
572 de pesquisa agrícola da UFRR e de ecologia isotópica do CENA. Pesquisa financiada pelo
573 Grupo Boticário de Proteção à Natureza (Projeto 0889_20102) e Conselho Nacional de
574 Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

575

576 **BIBLIOGRAFIA CITADA**

577 Asner, G.P.; Powell, G.V.N.; Mascaró, J.; Knapp, D.E.; Clark, J.K.; Jacobson, J.; Kennedy-
578 Bowdoin, T.; Balaji, A.; Paez-Acosta, G.; Victoria, E.; Secada, L.; Valqui, M.; Hughes,
579 R.F. 2010. High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings*
580 *of the National Academy of Sciences*, 107: 16738-16742.

581 Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 2005. Above-ground biomass and the fate of carbon after
582 burning in the savannas of Roraima, Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and*
583 *Management*, 216: 295-316.

584 Barbosa, R.I.; Keizer, E.; Pinto, F. 2010. Ecosistemas terrestres de Roraima: área e
585 modelagem espacial da biomassa. In: Barbosa, R.I.; Melo, V.F. (Eds.). *Roraima: Homem,*
586 *Ambiente e Ecologia*. FEMACT, INPA, UFRR, Boa Vista, p. 347-368.

587 Barbosa, R.I.; Silva dos Santos, J.R.; Souza da Cunha, M.; Pimentel, T.P.; Fearnside, P.M.
588 2012. Root biomass, root:shoot ratio and belowground carbon stocks in the open savannahs
589 of Roraima, Brazilian Amazonia. *Australian Journal of Botany*, 60: 405-416.

590 Battle-Bayer, L.; Batjes, N.H.; Bindraban, P.S. 2010. Changes in organic carbon stocks upon
591 land use conversion in the Brazilian Cerrado: A review. *Agriculture, Ecosystems &*
592 *Environment*, 137: 47-58.

593 Carneiro Filho, A. 1993. Cerrados Amazônicos: fósseis vivos? Algumas reflexões. *Revista do*
594 *Instituto Geológico*, 1: 63-68.

595 Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.;
596 Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian
597 Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85-96.

598 Castro, R.A.; Kauffman, J.B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: A
599 vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal*
600 *of Tropical Ecology*, 14: 263-283.

- 601 Cerbu, G.A.; Swallow, B.M.; Thompson, D.Y. 2011. Locating REDD: A global survey and
602 analysis of REDD readiness and demonstration activities. *Environmental Science & Policy*,
603 14: 168-180.
- 604 Cerri, C.E.P.; Easter, M.; Paustian, K.; Killian, K.; Coleman, K.; Bernoux, M.; Falloon, P.;
605 Powlson, D.S.; Batjes, N.H.; Milne, E.; Cerri, C.C. 2007. Predicted soil organic carbon
606 stocks and changes in the Brazilian Amazon between 2000 and 2030. *Agriculture*,
607 *Ecosystems & Environment*, 122: 58-72.
- 608 Chambers, J.Q.; Santos, J.d.; Ribeiro, R.J.; Higuchi, N. 2001. Tree damage, allometric
609 relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest*
610 *Ecology and Management*, 152: 73-84.
- 611 Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Finegan,
612 B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following
613 major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*
614 *Sciences*, 362: 273-289.
- 615 Cummings, D.L.; Boone Kauffman, J.; Perry, D.A.; Flint Hughes, R. 2002. Aboveground
616 biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology*
617 *and Management*, 163: 293-307.
- 618 Delitti, W.B.C.; Meguro, M.; Pausas, J.G. 2006. Biomass and mineralmass estimates in a
619 "cerrado" ecosystem. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 531-540.
- 620 DeWalt, S.J.; Chave, J. 2004. Structure and biomass of four lowland neotropical forests.
621 *Biotropica*, 36: 7-19.
- 622 Dezzeo, N.; Chacón, N. 2005. Carbon and nutrients loss in aboveground biomass along a fire
623 induced forest-savanna gradient in the Gran Sabana, southern Venezuela. *Forest Ecology*
624 *and Management*, 209: 343-352.
- 625 Dezzeo, N.; Chacón, N.; Sanoja, E.; Picón, G. 2004. Changes in soil properties and vegetation
626 characteristics along a forest-savanna gradient in southern Venezuela. *Forest Ecology and*
627 *Management*, 200: 183-193.
- 628 EMBRAPA. 1997. *Manual de métodos de análise solo*. EMBRAPA, Rio de Janeiro. 212 pp.
- 629 Fearnside, P.M. 2000. Global warming and tropical land-use change: Greenhouse gas
630 emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting
631 cultivation and secondary vegetation. *Climatic Change*, 46: 115-158.
- 632 Fehse, J.; Hofstede, R.; Aguirre, N.; Paladines, C.; Kooijman, A.; Sevink, J. 2002. High
633 altitude tropical secondary forests: a competitive carbon sink? *Forest Ecology and*
634 *Management*, 163: 9-25.

- 635 Feldpausch, T.R.; Rondon, M.A.; Fernandes, E.C.M.; Riha, S.J.; Wandelli, E. 2004. Carbon
636 and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in Central
637 Amazonia. *Ecological Applications*, 14: 164-176.
- 638 Freitas, H.A.; Pessenda, L.C.R.; Aravena, R.; Gouveia, S.E.M.; Souza Ribeiro, A.; Boulet, R.
639 2001. Late quaternary vegetation dynamics in the Southern Amazon Basin inferred from
640 carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research*, 55: 39-46.
- 641 Furley, P.A.; Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna
642 transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156: 251-266.
- 643 Furley, P.A.; Dargie, T.; Place, C.J. 1994. Remote sensing and the establishment of a
644 geographic information system for resource management on and around Maracá Island. In:
645 Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil*.
646 Manchester University Press, New York, p. 115-134.
- 647 Gibbs, H.K.; Brown, S.; Niles, J.O.; Foley, J.A. 2007. Monitoring and estimating tropical
648 forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2: 045023.
- 649 Hawes, J.E.; Peres, C.A.; Riley, L.B.; Hess, L.L. 2012. Landscape-scale variation in structure
650 and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecology and*
651 *Management*, 281: 163-176.
- 652 Higuchi, N.; Santos, J.; Ribeiro, R.J.; Minette, L.; Biot, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da
653 vegetação da floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Brasileira. *Acta*
654 *Amazonica*, 28: 153-166.
- 655 Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; T. de Carvalho, M.; Geiger, E.L.; Pereira,
656 M.A.B.; Gotsch, S.G.; Franco, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the
657 dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90:
658 1326-1337.
- 659 Houghton, R.A. 2005. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global*
660 *Change Biology*, 11: 945-958.
- 661 Houghton, R.A.; Lawrence, K.T.; Hackler, J.L.; Brown, S. 2001. The spatial distribution of
662 forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change*
663 *Biology*, 7: 731-746.
- 664 Kauffman, J.B.; Hughes, R.F.; Heider, C. 2009. Carbon pool and biomass dynamics
665 associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics.
666 *Ecological Applications*, 19: 1211-1222.

- 667 Laurance, W.F.; Fearnside, P.M.; Laurance, S.G.; Delamonica, P.; Lovejoy, T.E.; Rankin-de
668 Merona, J.M.; Chambers, J.Q.; Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon
669 forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.
- 670 Laurance, W.F.; Lovejoy, T.E.; Vasconcelos, H.L.; Bruna, E.M.; Didham, R.K.; Stouffer,
671 P.C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Laurance, S.G.; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay
672 of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16: 605-
673 618.
- 674 Laurance, W.F.; Camargo, J.L.C.; Luizão, R.C.C.; Laurance, S.G.; *et al.* 2011. The fate of
675 Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144: 56-
676 67.
- 677 Lewis, S.L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions*
678 *of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361: 195-210.
- 679 Malhi, Y.; Grace, J. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in*
680 *Ecology & Evolution*, 15: 332-337.
- 681 Malhi, Y.; Wood, D.; Baker, T.R.; Wright, J.; *et al.* 2006. The regional variation of
682 aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12:
683 1107-1138.
- 684 Martins, F.S.R.V.; Xaud, H.A.M.; Santos, J.R.; Galvão, L.S. 2012. Effects of fire on above-
685 ground forest biomass in the northern Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 28:
686 591-601.
- 687 McGregor, D.F.M.; Eden, M.J. 1991. Geomorphology and land development in the Maraca
688 area of northern Roraima, Brazil. *Acta Amazonica*, 21: 391-407.
- 689 Milliken, W.; Ratter, J.A. 1998. The Vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken, W.;
690 Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*.
691 John Wiley & Sons, Chichester, p. 71-112.
- 692 Mitchard, E.T.A.; Saatchi, S.S.; Lewis, S.L.; Feldpausch, T.R.; Woodhouse, I.H.; Sonké, B.;
693 Rowland, C.; Meir, P. 2011. Measuring biomass changes due to woody encroachment and
694 deforestation/degradation in a forest-savanna boundary region of central Africa using
695 multi-temporal L-band radar backscatter. *Remote Sensing of Environment*, 115: 2861-2873.
- 696 Nascimento, H.E.M.; Laurance, W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian
697 rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 168: 311-321.
- 698 Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Villela, D.M.; Proctor, J. 2007. Above-ground biomass
699 changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland
700 forests. *Plant Ecology*, 192: 181-191.

- 701 Nepstad, D.C.; Stickler, C.M.; Soares-Filho, B.; Merry, F. 2008. Interactions among Amazon
702 land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical*
703 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1737-1746.
- 704 Nogueira, E.M.; Fearnside, P.M.; Nelson, B.W.; Barbosa, R.I.; Keizer, E.W.H. 2008.
705 Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and
706 adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management*,
707 256: 1853-1867.
- 708 Overman, J.P.M.; Witte, H.J.L.; Saldarriaga, J.G. 1994. Evaluation of regression models for
709 above-ground biomass determination in Amazon rainforest. *Journal of Tropical Ecology*,
710 10: 207-218.
- 711 Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger
712 climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644.
- 713 Phillips, O.L.; Lewis, S.L.; Baker, T.R.; Chao, K.J.; Higuchi, N. 2008. The changing Amazon
714 forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1819-
715 1827.
- 716 Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Baker, T.R.; *et al.* 2009. Regional and large-scale
717 patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical
718 and chemical properties. *Biogeosciences Discussions*, 6: 3993-4057.
- 719 R Development Core Team. 2011. *R: a language and environment for statistical computing*.
720 R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>
- 721 Robinson, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da Reserva Ecológica de Maracá, Roraima:
722 Segunda aproximação. *Acta Amazonica*, 21: 409-424.
- 723 Saatchi, S.S.; Houghton, R.A.; Alvala, R.C.S.; Soares, J.V.; Yu, Y. 2007. Distribution of
724 aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 13: 816-837.
- 725 San Jose, J.J.; Montes, R.A.; Fariñas, M.R. 1998. Carbon stocks and fluxes in a temporal
726 scaling from a savanna to a semi-deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 105:
727 251-262.
- 728 Santos, J.R.; Lacruz, M.S.P.; Araujo, L.S.; Keil, M. 2002. Savanna and tropical rainforest
729 biomass estimation and spatialization using JERS-1 data. *International Journal of Remote*
730 *Sensing*, 23: 1217-1229.
- 731 Sarmiento, G. 1992. A conceptual model relating environmental factors and vegetation
732 formations in the lowlands of tropical South America. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter,
733 J.A. (Eds.). *The Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall,
734 London, p. 583-601.

- 735 Sarmiento, G.; Monasterio, M. 1975. A critical consideration of the environmental conditions
736 associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. In: Golley,
737 F.B.; Medina, E. (Eds.). *Tropical ecological systems : Trends in terrestrial and aquatic*
738 *research*. Springer-Verlag, Berlin, p. 223-250.
- 739 Schedlbauer, J.L.; Finegan, B.; Kavanagh, K.L. 2007. Rain forest structure at forest-pasture
740 edges in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 39: 578-584.
- 741 Schwartz, D.; Namri, M. 2002. Mapping the total organic carbon in the soils of the Congo.
742 *Global and Planetary Change*, 33: 77-93.
- 743 Silver, W.L.; Ostertag, R.; Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through
744 reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8:
745 394-407.
- 746 Soares-Filho, B.; Moutinho, P.; Nepstad, D.; Anderson, A.; Rodrigues, H.; Garcia, R.;
747 Dietzsch, L.; Merry, F.; Bowman, M.; Hissa, L.; Silvestrini, R.; Maretti, C. 2010. Role of
748 Brazilian Amazon protected areas in climate change mitigation. *Proceedings of the*
749 *National Academy of Sciences*, 107: 10821-10826.
- 750 Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992. Ecological
751 studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. I. Physical
752 environment, forest structure and leaf chemistry. *The Journal of Ecology*, 80: 689-703.
- 753 Vale, A.T.; Felfili, J. 2005. Dry biomass distribution in a Cerrado Sensu Stricto site in Central
754 Brazil. *Árvore*, 29: 661-669.
- 755 Victoria, R.L.; Fernandes, F.; Martinelli, L.A.; Picollo, M.; Camargo, P.B.; Trumbore, S.
756 1995. Past vegetation changes in the Brazilian Pantanal arboreal-grassy savanna ecotone
757 by using carbon isotopes in the soil organic matter. *Global Change Biology*, 1: 165-171.
- 758 Vieira, S.; Camargo, P.; Selhorst, D.; Silva, R.; Huttyra, L.; Chambers, J.; Brown, I.F.;
759 Higuchi, N.; Santos, J.; Wofsy, S.; Trumbore, S.; Martinelli, L. 2004. Forest structure and
760 carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, 140: 468-479.

761 **TABELAS**

762

763 **Tabela 1.** Comparação da média dos parâmetros estruturais da vegetação, da biomassa acima do solo
 764 e do estoque de carbono na vegetação, no solo e total entre áreas protegidas do interior e não
 765 protegidas do entorno da ESEC Maracá, em ambientes de floresta e de savana. Erro padrão entre
 766 parênteses.

Habitat	Local	Biomassa (Mg ha ⁻¹)	Area Basal (m ² ha ⁻¹)	Estoque C Vegetação (Mg ha ⁻¹)	Estoque C Solo (Mg ha ⁻¹)	Estoque C Total (Mg ha ⁻¹)	Densidade árvores (ind. ha ⁻¹)
Floresta	Entorno	183,21 (12,67)	19,67 (1,16)	91,60 (6,34)	11,82 (0,69)	99,17 (8,80)	483,89 (19,37)
	Interior	274,62 (27,73)	26,13 (2,15)	137,31 (13,86)	9,66 (0,61)	149,77 (17,57)	479,29 (23,96)
	Total	223,20 (14,47)	22,50 (1,16)	111,60 (7,24)	10,86 (0,48)	122,45 (9,66)	481,88 (15,07)
	Wilcoxon	W=2530 p=0,03	W=2591 p=0,05	W =2530 p=0,03	W=1407 p=0,07	W=943 p=0,04	W=3269 p=0,68
Savana	Entorno	7,27 (1,22)	3,01 (0,43)	3,63 (0,61)	9,40 (0,61)	13,16(1,19)	491,67 (73,00)
	Interior	7,33 (0,95)	4,42 (0,47)	3,67 (0,48)	5,81 (0,36)	9,08 (0,69)	1095,71 (134,64)
	Total	7,30 (0,80)	3,63 (0,32)	3,65 (0,40)	7,81 (0,41)	11,28 (0,75)	755,94 (75,39)
	Wilcoxon	W=2353 p=0,006	W=2058 p<0,001	W=2352 p=0,006	W=1716 p<0,001	W=1591 p=0,015	W=1518 p<0,001

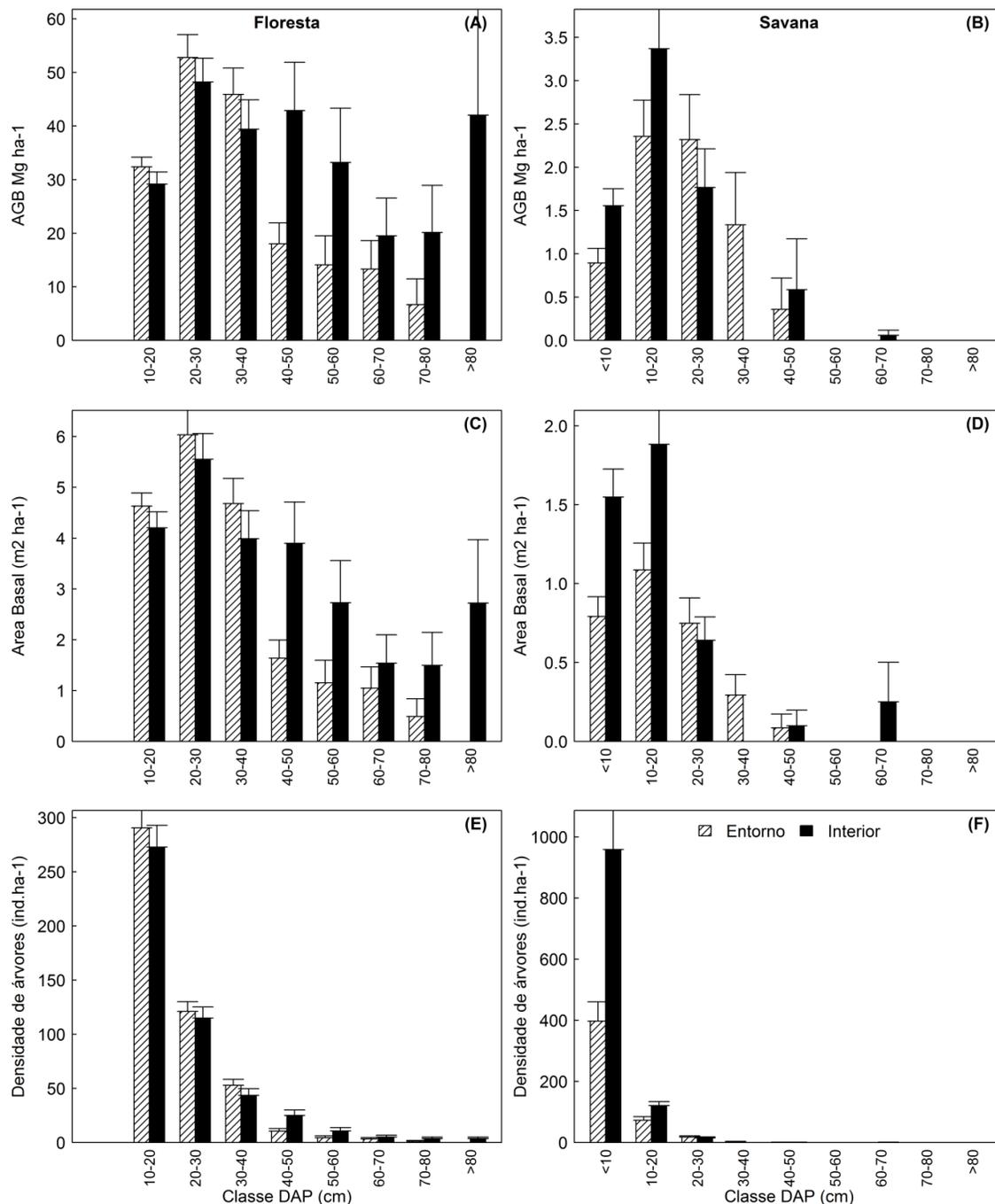
767

768 **Tabela 2.** Correlação entre os 21 atributos dos solos superficiais (0 – 10 cm) e os três eixos de
 769 ordenação produzidos pela análise de componentes principais.

Atributos	PCA 1	PCA 2	PCA 3
Argila	-0,60	-0,12	-0,54
Areia	0,74	0,14	0,45
Silte	-0,43	-0,08	-0,08
pH(H ₂ O)	0,26	0,69	-0,37
pH(KCl)	0,25	0,73	-0,52
C	-0,93	-0,05	0,05
N	-0,96	0,01	0,09
C:N	0,24	-0,12	-0,29
P	-0,53	0,05	0,59
K	-0,58	0,48	0,26
Ca	-0,32	0,80	0,15
Mg	-0,53	0,73	0,18
Na	-0,58	-0,04	-0,34
Fe	-0,66	-0,10	-0,12
Mn	-0,19	0,83	-0,13
Zn	-0,35	0,31	-0,30
H	-0,94	-0,20	0,05
Al	-0,72	-0,60	-0,17
Al+H	-0,93	-0,31	0,00
Bases	-0,51	0,81	0,19
CTC	-0,98	-0,05	0,05
Variância explicada (%)	40,48	21,12	8,48

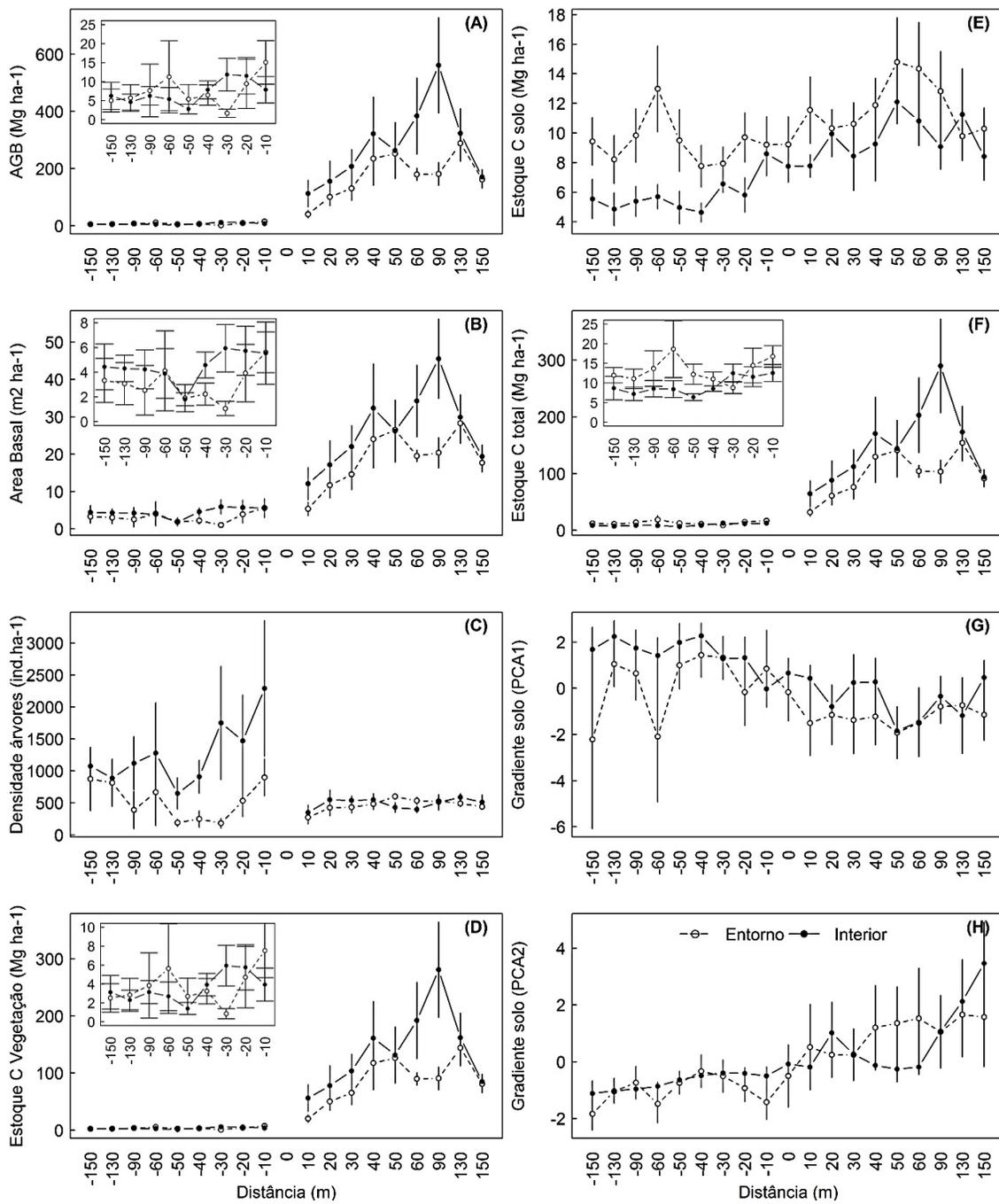
770

771 FIGURAS



772

773 **Figura 1.** Frequência de distribuição em classes de tamanho de árvores (diâmetro acima do peito –
 774 DAP) da biomassa acima do solo (AGB), área basal e densidade de árvores em ambiente de floresta
 775 (A, C, E respectivamente) e em ambiente de savana (B, D, F respectivamente) para áreas do interior
 776 (barras pretas) e do entorno (barras hachuradas) da ESEC Maracá Barra de erro = ± 1erro padrão da
 777 média.



778

779

780

781

782

783

Figura 2. Variação média dos parâmetros estruturais (A a C), do estoque de carbono na vegetação (D), no solo (E) e total (F) e do gradiente das propriedades do solo (G e H) ao longo da distância do limite floresta-savana. Valores negativos de distâncias correspondem ao ambiente de savana e valores positivos aos ambientes de floresta. Barra de erro = \pm 1erro padrão. Inserção = ampliação de parte do gráfico para detalhar variação nas áreas de savana.

784 **APÊNDICE A.**

785

786

787 **Tabela A1.** Concentração média dos atributos do solo ao longo do limite floresta-savana no interior e no entorno da Estação Ecológica de Maracá. Distâncias
 788 positivas indicam ambientes florestais e negativos ambientes de savanas. Unidades = C, N e textura do solo em (%), cátions em (cmolc kg⁻¹), micronutrientes e
 789 P em (mg Kg⁻¹).

790

Local	Atributos	Distância do Limite (m)																		
		-150	-130	-90	-60	-50	-40	-30	-20	-10	0	10	20	30	40	50	60	90	130	150
Entorno	N	0,06	0,04	0,05	0,07	0,04	0,03	0,03	0,05	0,04	0,04	0,05	0,05	0,05	0,05	0,07	0,07	0,06	0,05	0,05
	C	0,93	0,59	0,70	1,03	0,65	0,53	0,52	0,69	0,59	0,62	0,83	0,78	0,78	0,85	1,11	1,05	0,93	0,70	0,77
	C/N	19,75	18,32	17,75	16,21	18,34	19,04	18,25	17,51	19,59	19,45	18,61	16,76	16,10	16,07	15,42	15,68	15,99	15,51	14,88
	pHH ₂ O	5,01	5,10	5,29	5,23	5,21	5,33	5,39	5,21	5,16	5,13	5,20	5,20	5,07	5,27	5,18	5,24	5,25	5,29	5,21
	pHKCL	4,05	4,14	4,26	4,11	4,27	4,35	4,30	4,16	4,16	4,15	4,14	4,12	4,10	4,21	4,17	4,22	4,12	4,20	4,19
	Ca	0,01	0,03	0,05	0,03	0,05	0,05	0,04	0,05	0,09	0,12	0,21	0,16	0,13	0,25	0,21	0,16	0,12	0,17	0,21
	Mg	0,09	0,07	0,08	0,11	0,10	0,10	0,09	0,10	0,11	0,13	0,23	0,24	0,25	0,32	0,37	0,34	0,32	0,28	0,32
	Al	0,64	0,42	0,49	0,63	0,33	0,27	0,28	0,41	0,39	0,42	0,38	0,29	0,31	0,28	0,38	0,44	0,31	0,23	0,28
	Al.H	3,02	1,86	2,00	3,21	1,86	1,69	1,77	2,15	2,05	2,17	2,37	2,39	2,09	2,04	2,37	2,33	2,60	1,87	2,04
	H	2,43	1,55	1,62	2,61	1,54	1,43	1,48	1,74	1,66	1,75	1,98	2,06	1,78	1,76	2,07	2,05	2,29	1,64	1,76
	Na	0,03	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01
	K	0,06	0,04	0,06	0,09	0,04	0,06	0,05	0,07	0,06	0,06	0,10	0,10	0,11	0,13	0,16	0,13	0,13	0,14	0,11
	P	2,93	2,42	1,89	3,21	1,82	1,57	1,65	2,54	2,47	3,13	5,25	4,97	5,50	5,59	7,08	6,09	6,25	6,26	5,76
	Fe	284,17	114,67	104,67	131,33	79,17	67,67	67,50	113,33	83,17	98,50	139,67	133,83	110,17	116,00	143,17	160,67	116,67	90,50	102,50
	Zn	0,75	0,38	0,27	0,45	0,27	0,15	0,20	0,32	0,33	0,40	0,67	0,65	1,63	0,67	0,75	0,63	0,62	0,62	0,72
	Mn	2,02	2,33	2,82	3,35	3,52	4,57	4,92	10,70	10,45	23,38	30,97	28,72	36,88	39,33	48,27	48,58	56,08	63,27	58,75
	Areia	75,67	70,99	69,58	70,86	78,57	77,81	75,95	70,57	76,44	72,82	73,87	78,97	71,78	76,73	77,93	79,39	76,62	77,74	76,99
	Silte	7,66	16,42	14,08	11,90	6,60	9,28	10,89	14,77	12,15	10,69	13,80	8,63	12,22	8,17	7,17	7,51	8,30	8,59	9,67
	Argila	16,67	12,58	16,33	17,25	14,83	12,92	13,17	14,67	11,42	16,50	12,33	12,40	16,00	15,10	14,90	13,10	15,08	13,67	13,33
	Bases	0,19	0,16	0,20	0,24	0,20	0,22	0,19	0,22	0,27	0,33	0,55	0,51	0,50	0,71	0,76	0,64	0,58	0,60	0,65
CTC	3,22	2,02	2,21	3,42	2,06	1,90	1,95	2,37	2,32	2,49	2,91	2,82	2,59	2,75	3,04	2,99	3,18	2,46	2,69	

Continuação...

Interior	N	0,04	0,03	0,03	0,04	0,03	0,03	0,04	0,04	0,05	0,04	0,05	0,06	0,04	0,05	0,07	0,06	0,06	0,07	0,05	
	C	0,40	0,33	0,40	0,42	0,34	0,33	0,45	0,43	0,61	0,53	0,56	0,74	0,61	0,67	0,97	0,85	0,68	0,87	0,60	
	C/N	11,36	11,38	13,71	11,56	10,29	10,63	11,91	11,03	12,56	12,21	12,47	13,73	12,45	12,93	14,99	13,99	11,86	11,71	11,88	
	pHH ₂ O	5,05	5,05	5,08	5,10	5,22	5,32	5,21	5,21	5,13	5,22	5,18	5,16	5,22	5,18	5,09	5,10	5,27	5,53	5,78	
	pHKCl	4,03	4,04	4,03	4,04	4,19	4,18	4,05	4,06	3,97	3,98	3,93	3,97	4,01	3,95	3,88	3,94	4,11	4,09	4,60	
	Ca	0,04	0,04	0,06	0,07	0,03	0,04	0,10	0,08	0,11	0,13	0,13	0,34	0,19	0,11	0,15	0,16	0,17	0,20	0,30	
	Mg	0,07	0,05	0,08	0,09	0,08	0,07	0,14	0,13	0,17	0,17	0,18	0,26	0,17	0,17	0,20	0,19	0,23	0,32	0,28	
	Al	0,25	0,20	0,22	0,25	0,24	0,20	0,19	0,19	0,30	0,20	0,22	0,22	0,20	0,22	0,33	0,29	0,17	0,18	0,05	
	Al.H	1,52	1,43	1,52	1,55	1,41	1,34	1,70	1,70	2,06	1,79	1,91	2,13	1,86	1,88	2,60	2,34	1,91	2,10	1,51	
	H	1,27	1,23	1,30	1,30	1,17	1,14	1,51	1,51	1,76	1,59	1,69	1,91	1,66	1,66	2,27	2,05	1,74	1,93	1,46	
	Na	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01
	K	0,03	0,04	0,03	0,03	0,04	0,03	0,04	0,04	0,06	0,07	0,07	0,09	0,08	0,08	0,12	0,10	0,12	0,13	0,10	
	P	2,30	2,57	2,38	2,64	2,26	2,24	2,96	3,18	4,25	4,75	4,73	5,57	5,28	5,64	6,88	5,87	5,66	4,64	4,17	
	Fe	81,75	65,00	73,20	101,80	98,60	91,00	103,40	101,80	115,60	88,40	91,00	88,80	94,80	67,00	134,60	178,20	85,20	61,25	52,75	
	Zn	0,18	0,15	0,16	0,14	0,20	0,16	0,20	0,22	0,42	0,26	0,20	0,22	0,24	0,38	0,38	0,44	0,46	0,95	1,65	
	Mn	0,60	0,25	0,44	1,16	0,80	0,64	1,78	1,88	3,04	2,56	3,46	12,06	6,16	5,38	3,44	8,30	33,84	68,23	60,70	
	Areia	78,75	82,88	79,96	79,52	82,46	84,42	83,19	83,79	79,67	83,49	83,98	81,74	83,13	84,08	78,59	76,94	80,23	76,84	83,09	
	Silte	18,37	13,00	14,44	15,58	14,14	13,38	14,41	11,81	16,53	14,21	13,92	15,06	13,27	10,72	15,51	17,96	15,07	16,79	13,29	
	Argila	2,88	4,13	5,60	4,90	3,40	2,20	2,40	4,40	3,80	2,30	2,10	3,20	3,60	5,20	5,90	5,10	4,70	6,38	3,63	
	Bases	0,15	0,13	0,18	0,21	0,16	0,16	0,29	0,27	0,35	0,38	0,39	0,71	0,46	0,37	0,49	0,46	0,52	0,66	0,68	
CTC	1,67	1,56	1,69	1,76	1,56	1,49	1,98	1,96	2,41	2,16	2,29	2,84	2,32	2,25	3,09	2,80	2,43	2,76	2,19		

CONCLUSÃO GERAL

A partir dos resultados deste estudo podemos concluir que a dinâmica dos mosaicos floresta-savana localizados em áreas de limites climáticos com ausência de estratégias de proteção a distúrbios, serão especialmente afetadas aos sinais de mudanças climáticas ao norte da Amazônia Brasileira. Influenciada pelo *status* de proteção e variações de precipitação, alterações dessa dinâmica influenciará diretamente seus estoques e fluxos de carbono, uma vez que esses ecossistemas possuem um importante papel no estoque e ciclagem de grandes quantidades de carbono na biomassa e em sua interface com a atmosfera. Porém, a presença de unidades de conservação de proteção integral tem demonstrado efetividade em conter essas alterações, atuando como sumidouro de carbono, importante para manutenção climática nesta região. Uma vez que o fogo foi apontado como um importante regulador na estrutura da vegetação, e do estoque de biomassa e carbono e, responsável pela manutenção dos limites floresta-savana, adotar políticas de restrição de queimadas e exploração na matriz de savanas no entorno da unidade de conservação avaliada neste estudo, pode ser uma importante ferramenta para promover avanço de florestas e o aumento de acúmulo de biomassa e carbono sobre condições climáticas favoráveis.

Algumas das principais conclusões deste estudo, seguida da caracterização das dinâmicas dos limites em áreas protegidas e não protegidas, são apontadas a seguir:

- Tanto o *status* de conservação quanto as variações de precipitação demonstraram influenciar a dinâmica dos mosaicos floresta-savana ao norte da Amazônia Brasileira, que foi mediada primariamente pelo clima e secundariamente pela presença de distúrbios;
- Mais importante do que a tendência linear de aumento de precipitação, a variabilidade interdecadal do regime de chuvas, com alternâncias entre períodos secos e úmidos, mostrou efeitos diretos sobre a dinâmica dos limites floresta-savana;
- Inferências baseadas nas análises de isótopos de carbono da matéria orgânica do solo demonstraram que savanas de naturezas distintas não respondem da mesma maneira às mudanças climáticas e eventos de fogo ocorridos tanto das últimas décadas quanto durante o Holoceno, e apresentam origens e padrões de dinâmica diferenciados;
- Uma vez que o acúmulo de biomassa e estoque de carbono em áreas de ecótono floresta-savana são ainda pouco conhecidos e se mostraram bastante variáveis, um maior esforço em suas estimativas, incluindo estágios intermediários de sucessão, se

fazem necessários para estimativas mais precisas do quanto estaria sendo acumulado ou perdido no dinâmico processo de transição dos limites entre esses tipos vegetacionais;

- Como resultado de 20 anos de proteção, um potencial aumento do estoque de carbono total proveniente do avanço de florestas sobre savanas apontou a potencialidade da unidade de proteção integral ESEC Maracá em atuar como sumidouro de carbono, mesmo sobre variações no gradiente de fertilidade do solo, demonstrando sua efetividade em reduzir emissões de carbono em áreas de transição ao norte da Amazônia, mitigando os efeitos dos gases do efeito estufa e mudanças climáticas;
- O melhor entendimento das taxas e razões de variações de biomassa e carbono apresentadas neste estudo, ainda pouco conhecidas em áreas de transição floresta-savana sobre diferentes estratégias de manejo, pode ser considerada uma primeira aproximação para auxiliar a discussão do valor de diferentes estratégias de conservação e manejo no contexto das políticas de redução das emissões por desmatamento e degradação florestal (REDD) em áreas de limite florestal na Amazônia.

Dinâmica dos mosaicos floresta-savana em área não protegida:

O cenário fora das áreas de proteção dos últimos 20 anos indicou estabilidade dos mosaicos floresta-savana em escala regional. A predominância de avanço de florestas em anos com precipitação aumentada (1994–2006) nas áreas não protegidas demonstrou a dominância dos efeitos do clima sobre os efeitos dos distúrbios. A ocorrência de “savanização” nessas áreas, em períodos de precipitação reduzida (1986–1994), confirma que se a tendência de aumento da frequência eventos climáticos de seca esperada pelos modelos climáticos se confirmarem para essa região, a extensão e a direção de mudanças futuras dos limites florestais do entorno da Estação Ecológica de Maracá poderão ser afetadas, comprometendo a biodiversidade local e os serviços ambientais. Esta estabilidade dos limites nos tempos atuais também foi confirmada em escala local a partir de análises de isótopos de carbono de solos superficiais, resultado de um regime de fogo intensificado. Apesar da relativa estabilidade no tempo presente, as matrizes de savanas do entorno se mostraram influenciadas por mudanças climáticas passadas. Com origem de formação no início do Holoceno, provavelmente associada à ocorrência de um clima mais seco do que o atual, com evidências de redução de precipitação, concentração de CO₂ e aumento da frequência de fogo, a presença de sinal

isotópico típico de florestas em seus solos de profundidade apontaram uma retração de floresta de pelo menos 70 m, ocorrendo entre 10.000 e 780 anos atrás. A presença de distúrbios tais como ocorrência de eventos de fogo e pressão de pastoreio demonstrou influenciar a estrutura da vegetação afetando diretamente acúmulo de biomassa e estoque de carbono na vegetação, sendo um dos principais responsáveis pela manutenção dos limites floresta-savanas nestas áreas, considerando que as condições edáficas em solos de florestas e savanas são equivalentes.

Dinâmica dos mosaicos floresta-savana em área protegida:

As estratégias de conservação da Estação Ecológica de Maracá, associadas ao relativo aumento de precipitação da estação chuvosa nas últimas décadas, favoreceram o avanço de florestas sobre savanas a uma taxa de $0,131 \text{ ha ano}^{-1}$, intensificado em períodos de maior precipitação. A presença de área de ecótono mais larga, associada à transição menos abrupta das variações da composição isotópica do carbono em solos superficiais e deslocamento linear da borda de aproximadamente 8 metros, confirmam a tendência regional da ocorrência de uma dinâmica recente de avanço floresta sobre enclaves de savana, favorecida pelo clima e ausência de eventos de fogo nas áreas protegidas. Por outro lado, nestas áreas, os enclaves de savanas se mostraram mais resilientes às mudanças climáticas passadas, por permanecerem estáveis desde sua formação (à pelo menos 5.350 AP) apontando uma origem não-anthropogênica provenientes de condições edáficas, confirmadas pelas variações do gradiente de fertilidade do solo ao longo dos limites floresta savana. O acúmulo de biomassa na vegetação se mostrou influenciado pela estrutura da vegetação, apresentando maiores valores para as áreas de floresta protegidas do interior da ESEC Maracá ($274,62 \text{ Mg ha}^{-1}$), com uma grande contribuição das árvores $> 40 \text{ cm}$ de diâmetro. Nos ambientes de savana protegidos, a maior densidade de árvores com grande acúmulo de biomassa a distâncias de até 30 m do limite, confirma a invasão de espécies arbóreas-arbustivas em ambientes de savana. Isto aponta a ESEC Maracá como sumidouro de carbono, mesmo sobre variações no gradiente de fertilidade do solo, com um potencial de aumento do estoque de carbono de 9,08 para $149,77 \text{ Mg C ha}^{-1}$, demonstrando a efetividade da unidade de conservação em reduzir emissões de carbono em áreas de transição floresta-savana ao norte da Amazônia Brasileira, mitigando os efeitos dos gases do efeito estufa e mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Absy, M.L. 1980. Dados sobre as mudanças do clima e da vegetação da Amazônia durante o Quaternário. *Acta Amazonica*, 10: 929-930.
- Accoe, F.; Boeckx, P.; Cleemput, O.V.; Hofman, G. 2003. Relationship between soil organic C degradability and the evolution of the $\delta^{13}\text{C}$ signature in profiles under permanent grassland. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 17: 2591-2596.
- Almeida-Filho, R.; Shimabukuro, Y.E. 2002. Digital processing of a Landsat-TM time series for mapping and monitoring degraded areas caused by independent gold miners, Roraima State, Brazilian Amazon. *Remote Sensing of Environment*, 79: 42-50.
- Anderson, L.O.; Aragão, L.E.O.C.; Lima, A.; Shimabukuro, Y.E. 2005. Detecção de cicatrizes de áreas queimadas baseada no modelo linear de mistura espectral e imagens índice de vegetação utilizando dados multitemporais do sensor MODIS/TERRA no estado do Mato Grosso, Amazônia brasileira. *Acta Amazonica*, 35: 445-456.
- Asner, G.P.; Powell, G.V.N.; Mascaro, J.; Knapp, D.E.; Clark, J.K.; Jacobson, J.; Kennedy-Bowdoin, T.; Balaji, A.; Paez-Acosta, G.; Victoria, E.; Secada, L.; Valqui, M.; Hughes, R.F. 2010. High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 16738-16742.
- Bai, E.; Boutton, T.W.; Ben Wu, X.; Liu, F.; Archer, S.R. 2009. Landscape-scale vegetation dynamics inferred from spatial patterns of soil $\delta^{13}\text{C}$ in a subtropical savanna parkland. *Journal of Geophysical Research*, 114: G01019.
- Balesdent, J.; Mariotti, A.; Guillet, B. 1987. Natural ^{13}C abundance as a tracer for studies of soil organic matter dynamics. *Soil Biology and Biochemistry*, 19: 25-30.
- Banfai, D.S.; Bowman, D.M. 2006. Forty years of lowland monsoon rainforest expansion in Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation*, 131: 553-565.
- Barbosa, R.I.; Fearnside, P.M. 2005. Above-ground biomass and the fate of carbon after burning in the savannas of Roraima, Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 216: 295-316.
- Barbosa, R.I.; Keizer, E.; Pinto, F. 2010. Ecosistemas terrestres de Roraima: área e modelagem espacial da biomassa. In: Barbosa, R.I.; Melo, V.F. (Eds.). *Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia*. FEMACT, INPA, UFRR, Boa Vista, p. 347-368.
- Barbosa, R.I.; Campos, C.; Pinto, F.; Fearnside, P.M. 2007. The “Lavrados” of Roraima: Biodiversity and conservation of Brazil’s Amazonian Savannas. *Functional Ecosystems and Communities*, 1: 29-41.

- Barbosa, R.I.; Silva dos Santos, J.R.; Souza da Cunha, M.; Pimentel, T.P.; Fearnside, P.M. 2012. Root biomass, root:shoot ratio and belowground carbon stocks in the open savannahs of Roraima, Brazilian Amazonia. *Australian Journal of Botany*, 60: 405-416.
- Barlow, J.; Peres, C.A. 2008. Fire-mediated dieback and compositional cascade in an Amazonian forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1787-1794.
- Battle-Bayer, L.; Batjes, N.H.; Bindraban, P.S. 2010. Changes in organic carbon stocks upon land use conversion in the Brazilian Cerrado: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 137: 47-58.
- Bond, W.J. 2008. What limits trees in C₄ grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 641-659.
- Bond, W.J.; Woodward, F.I.; Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165: 525-538.
- Botta, A.; Ramankutty, N.; Foley, J.A. 2002. Long-term variations of climate and carbon fluxes over the Amazon basin. *Geophysical Research Letters*, 29: 1319.
- Boutton, T.W.; Archer, S.R.; Midwood, A.J.; Zitzer, S.F.; Bol, R. 1998. $\delta^{13}\text{C}$ values of soil organic carbon and their use in documenting vegetation change in a subtropical savanna ecosystem. *Geoderma*, 82: 5-41.
- Carneiro Filho, A. 1993. Cerrados Amazônicos: fósseis vivos? Algumas reflexões. *Revista do Instituto Geológico*, 1: 63-68.
- Castilho, C.V.; Magnusson, W.E.; Araújo, R.N.O.; Luizão, R.C.C.; Luizão, F.J.; Lima, A.P.; Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 234: 85-96.
- Castro, R.A.; Kauffman, J.B. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: A vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 263-283.
- Cerbu, G.A.; Swallow, B.M.; Thompson, D.Y. 2011. Locating REDD: A global survey and analysis of REDD readiness and demonstration activities. *Environmental Science & Policy*, 14: 168-180.
- Cerri, C.E.P.; Easter, M.; Paustian, K.; Killian, K.; Coleman, K.; Bernoux, M.; Falloon, P.; Powlson, D.S.; Batjes, N.H.; Milne, E.; Cerri, C.C. 2007. Predicted soil organic carbon stocks and changes in the Brazilian Amazon between 2000 and 2030. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 122: 58-72.

- Chambers, J.Q.; Santos, J.d.; Ribeiro, R.J.; Higuchi, N. 2001. Tree damage, allometric relationships, and above-ground net primary production in central Amazon forest. *Forest Ecology and Management*, 152: 73-84.
- Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F.; Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362: 273-289.
- Costa, M.H.; Foley, J.A. 2000. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. *Journal of Climate*, 13: 18-34.
- Costa, M.H.; Coe, M.T.; Guyot, J.L. 2009. Effects of climatic variability and deforestation on surface water regimes. In: Keller, M.; Bustamante, M.; Gash, J.; Dias, P.S. (Eds.). *Amazonia and Global Change*. 186. AGU, Washington, DC, p. 543-553.
- Cummings, D.L.; Boone Kauffman, J.; Perry, D.A.; Flint Hughes, R. 2002. Aboveground biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 163: 293-307.
- Davidson, E.A.; Araújo, A.C.; Artaxo, P.; Balch, J.K.; Brown, I.F.; Bustamante, M.M.C.; Coe, M.T.; DeFries, R.S.; Keller, M.; Longo, M.; Munger, J.W.; Schroeder, W.; Soares-Filho, B.S.; Souza, C.M.; Wofsy, S.C. 2012. The Amazon basin in transition. *Nature*, 481: 321-328.
- Delègue, M.A.; Fuhr, M.; Schwartz, D.; Mariotti, A.; Nasi, R. 2001. Recent origin of a large part of the forest cover in the Gabon coastal area based on stable carbon isotope data. *Oecologia*, 129: 106-113.
- Delitti, W.B.C.; Meguro, M.; Pausas, J.G. 2006. Biomass and mineralmass estimates in a "cerrado" ecosystem. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 531-540.
- Desjardins, T.; Carneiro Filho, A.; Mariotti, A.; Chauvel, A.; Girardin, C. 1996. Changes of the forest-savanna boundary in Brazilian Amazonia during the Holocene revealed by stable isotope ratios of soil organic carbon. *Oecologia*, 108: 749-756.
- DeWalt, S.J.; Chave, J. 2004. Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica*, 36: 7-19.
- Dezzeo, N.; Chacón, N. 2005. Carbon and nutrients loss in aboveground biomass along a fire induced forest-savanna gradient in the Gran Sabana, southern Venezuela. *Forest Ecology and Management*, 209: 343-352.

- Dezzeo, N.; Chacón, N.; Sanoja, E.; Picón, G. 2004. Changes in soil properties and vegetation characteristics along a forest-savanna gradient in southern Venezuela. *Forest Ecology and Management*, 200: 183-193.
- Eden, M.J. 1986. Monitoring indigenous shifting cultivation in forest areas of southwest Guyana using aerial photography and Landsat. In: Eden, M.J.; Parry, J.T. (Eds.). *Remote Sensing and Tropical Land Management*. John Wiley, Chichester, p. 255-277.
- Eden, M.J.; McGregor, D.F.M. 1992. Dynamics of the forest-savanna boundary in the Rio Branco-Rupununi region of northern Amazonia. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds.). *The nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London, p. 77-89.
- EMBRAPA. 1997. *Manual de métodos de análise solo*. EMBRAPA, Rio de Janeiro. 212 pp.
- Espinoza, J.C.; Ronchail, J.; Guyot, J.L.; Cochonneau, G.; Naziano, F.; Lavado, W.; Oliveira, E.; Pombosa, R.; Vauchel, P. 2009. Spatio-temporal rainfall variability in the Amazon basin countries (Brazil, Peru, Bolivia, Colombia, and Ecuador). *International Journal of Climatology*, 29: 1574-1594.
- Favier, C.; Namur, C.; Dubois, M.A. 2004. Forest progression modes in littoral Congo, Central Atlantic Africa. *Journal of Biogeography*, 31: 1445-1461.
- Fearnside, P.M. 2000. Global warming and tropical land-use change: Greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Climatic Change*, 46: 115-158.
- Fehse, J.; Hofstede, R.; Aguirre, N.; Paladines, C.; Kooijman, A.; Sevink, J. 2002. High altitude tropical secondary forests: a competitive carbon sink? *Forest Ecology and Management*, 163: 9-25.
- Feldpausch, T.R.; Rondon, M.A.; Fernandes, E.C.M.; Riha, S.J.; Wandelli, E. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in Central Amazonia. *Ecological Applications*, 14: 164-176.
- Ferreira, M.E.; Ferreira, L.G.; Sano, E.E.; Shimabukuro, Y.E. 2007. Spectral linear mixture modelling approaches for land cover mapping of tropical savanna areas in Brazil. *International Journal of Remote Sensing*, 28: 413-429.
- Freitas, H.A.; Pessenda, L.C.R.; Aravena, R.; Gouveia, S.E.M.; Souza Ribeiro, A.; Boulet, R. 2001. Late quaternary vegetation dynamics in the Southern Amazon Basin inferred from carbon isotopes in soil organic matter. *Quaternary Research*, 55: 39-46.
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York. 308 pp.

- Furley, P.A.; Ratter, J.A. 1990. Pedological and botanical variations across the forest-savanna transition on Maracá Island. *The Geographical Journal*, 156: 251-266.
- Furley, P.A.; Metcalfe, S.E. 2007. Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. *Progress in Physical Geography*, 31: 633-642.
- Furley, P.A.; Dargie, T.; Place, C.J. 1994. Remote sensing and the establishment of a geographic information system for resource management on and around Maracá Island. In: Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil*. Manchester University Press, New York, p. 115-134.
- Gibbs, H.K.; Brown, S.; Niles, J.O.; Foley, J.A. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2: 045023.
- Goetze, D.; Hörsch, B.; Porembski, S. 2006. Dynamics of forest-savanna mosaics in north-eastern Ivory Coast from 1954 to 2002. *Journal of Biogeography*, 33: 653-664.
- Guerra, F.; Puig, H.; Chaume, R. 1998. The forest-savanna dynamics from multi-date Landsat-TM data in Sierra Parima, Venezuela. *International Journal of Remote Sensing*, 19: 2061-2075.
- Guillet, B.; Achoundong, G.; Happi, J.Y.; Kamgang, V.; Beyala, K.; Bonvallot, J.; Riera, B.; Mariotti, A.; Schwartz, D. 2001. Agreement between floristic and soil organic carbon isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, ^{14}C) indicators of forest invasion of savannas during the last century in Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 809-832.
- Haertel, V.; Shimabukuro, Y.E.; Almeida-Filho, R. 2004. Fraction images in multitemporal change detection. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 5473-5489.
- Hawes, J.E.; Peres, C.A.; Riley, L.B.; Hess, L.L. 2012. Landscape-scale variation in structure and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecology and Management*, 281: 163-176.
- Hennenberg, K.J.; Goetze, D.; Szarzynski, J.; Orthmann, B.; Reineking, B.; Steinke, I.; Porembski, S. 2008. Detection of seasonal variability in microclimatic borders and ecotones between forest and savanna. *Basic and Applied Ecology*, 9: 275-285.
- Higgins, S.I.; Scheiter, S.; Sankaran, M. 2010. The stability of African savannas: insights from the indirect estimation of the parameters of a dynamic model. *Ecology*, 91: 1682-1692.
- Higuchi, N.; Santos, J.; Ribeiro, R.J.; Minette, L.; Biot, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da vegetação da floresta tropical úmida de terra firme da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, 28: 153-166.

- Hirota, M.; Nobre, C.; Oyama, M.D.; Bustamante, M.M.C. 2010. The climatic sensitivity of the forest, savanna and forest-savanna transition in tropical South America. *New Phytologist*, 187: 707-719.
- Hoffmann, W.A.; Silva, E.R.; Machado, G.C.; Bucci, S.J.; Scholz, F.G.; Goldstein, G.; Meinzer, F.C. 2005. Seasonal leaf dynamics across a tree density gradient in a Brazilian savanna. *Oecologia*, 145: 307-316.
- Hoffmann, W.A.; Adasme, R.; Haridasan, M.; T. de Carvalho, M.; Geiger, E.L.; Pereira, M.A.B.; Gotsch, S.G.; Franco, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90: 1326-1337.
- Houghton, R.A. 2005. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11: 945-958.
- Houghton, R.A.; Lawrence, K.T.; Hackler, J.L.; Brown, S. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology*, 7: 731-746.
- House, J.I.; Archer, S.; Breshears, D.D.; Scholes, R.J. 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, 30: 1763-1777.
- Jaramillo, C.; Rueda, M.J.; Mora, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the neotropics. *Science*, 311: 1893-1896.
- Jaramillo, C.; Ochoa, D.; Contreras, L.; Pagani, M.; *et al.* 2010. Effects of rapid global warming at the paleocene-eocene boundary on neotropical vegetation. *Science*, 330: 957-961.
- Kauffman, J.B.; Hughes, R.F.; Heider, C. 2009. Carbon pool and biomass dynamics associated with deforestation, land use, and agricultural abandonment in the neotropics. *Ecological Applications*, 19: 1211-1222.
- Krull, E.G.; Bray, S.S. 2005. Assessment of vegetation change and landscape variability by using stable carbon isotopes of soil organic matter. *Australian Journal of Botany*, 53: 651-661.
- Laurance, W.F.; Fearnside, P.M.; Laurance, S.G.; Delamonica, P.; Lovejoy, T.E.; Rankin-de Merona, J.M.; Chambers, J.Q.; Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 118: 127-138.
- Laurance, W.F.; Lovejoy, T.E.; Vasconcelos, H.L.; Bruna, E.M.; Didham, R.K.; Stouffer, P.C.; Gascon, C.; Bierregaard, R.O.; Laurance, S.G.; Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay

- of Amazonian Forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16: 605-618.
- Laurance, W.F.; Camargo, J.L.C.; Luizão, R.C.C.; Laurance, S.G.; *et al.* 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144: 56-67.
- Lewis, S.L. 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361: 195-210.
- Lu, D.; Moran, E.; Batistella, M. 2003. Linear mixture model applied to Amazonian vegetation classification. *Remote Sensing of Environment*, 87: 456-469.
- Magnusson, W.E.; Sanaiotti, T.M.; Lima, A.P.; Martinelli, L.A.; Victoria, R.L.; Araújo, M.C.; Albernaz, A.L. 2002. A comparison of $\delta^{13}\text{C}$ ratios of surface soils in savannas and forests in Amazonia. *Journal of Biogeography*, 29: 857-863.
- Malhi, Y.; Grace, J. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 332-337.
- Malhi, Y.; Wright, J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359: 311-329.
- Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169-172.
- Malhi, Y.; Wood, D.; Baker, T.R.; Wright, J.; *et al.* 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12: 1107-1138.
- Marengo, J.A. 2004. Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin. *Theoretical & Applied Climatology*, 78: 79-96.
- Mariotti, A.; Peterschmitt, E. 1994. Forest savanna ecotone dynamics in India as revealed by carbon isotope ratios of soil organic matter. *Oecologia*, 97: 475-480.
- Mariotti, A.; Germon, J.C.; Hubert, P.; Kaiser, P.; Letolle, R.; Tardieux, A.; Tardieux, P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: Some principles; illustration for the denitrification and nitrification process. *Plant Soil*, 62: 413-430.
- Martins, F.S.R.V.; Xaud, H.A.M.; Santos, J.R.; Galvão, L.S. 2012. Effects of fire on above-ground forest biomass in the northern Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 591-601.

- Mayle, F.E.; Power, M.J. 2008. Impact of a drier Early-Mid-Holocene climate upon Amazonian forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1829-1838.
- Mayle, F.E.; Beerling, D.J.; Gosling, W.D.; Bush, M.B. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359: 499-514.
- McGregor, D.F.M.; Eden, M.J. 1991. Geomorphology and land development in the Maraca area of northern Roraima, Brazil. *Acta Amazonica*, 21: 391-407.
- Meneses, M.E.N.S.; Costa, M.L.; Behling, H. 2013. Late Holocene vegetation and fire dynamics from a savanna-forest ecotone in Roraima state, northern Brazilian Amazon. *Journal of South American Earth Sciences*, 42: 17-26.
- Milliken, W.; Ratter, J.A. 1998. The Vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken, W.; Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*. John Wiley & Sons, Chichester, p. 71-112.
- Miranda, I.S.; Absy, M.L.; Rebêlo, G.H. 2002. Community structure of woody plants of Roraima savannahs, Brazil. *Plant Ecology*, 164: 109-123.
- Mitchard, E.T.A.; Saatchi, S.S.; Lewis, S.L.; Feldpausch, T.R.; Woodhouse, I.H.; Sonké, B.; Rowland, C.; Meir, P. 2011. Measuring biomass changes due to woody encroachment and deforestation/degradation in a forest-savanna boundary region of central Africa using multi-temporal L-band radar backscatter. *Remote Sensing of Environment*, 115: 2861-2873.
- Nascimento, H.E.M.; Laurance, W.F. 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management*, 168: 311-321.
- Nascimento, M.T.; Barbosa, R.I.; Villela, D.M.; Proctor, J. 2007. Above-ground biomass changes over an 11-year period in an Amazon monodominant forest and two other lowland forests. *Plant Ecology*, 192: 181-191.
- Nepstad, D.C.; Stickler, C.M.; Soares-Filho, B.; Merry, F. 2008. Interactions among Amazon land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1737-1746.
- Nepstad, D.C.; Tohver, I.M.; Ray, D.; Moutinho, P.; Cardinot, G. 2007. Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology*, 88: 2259-2269.
- Nobre, C.A.; Borma, L.D.S. 2009. 'Tipping points' for the Amazon forest. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1: 28-36.

- Nogueira, E.M.; Fearnside, P.M.; Nelson, B.W.; Barbosa, R.I.; Keizer, E.W.H. 2008. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management*, 256: 1853-1867.
- Overman, J.P.M.; Witte, H.J.L.; Saldarriaga, J.G. 1994. Evaluation of regression models for above-ground biomass determination in Amazon rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 207-218.
- Oyama, M.D.; Nobre, C.A. 2003. A new climate-vegetation equilibrium state for Tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 30: 2199.
- Peel, M.C.; Finlayson, B.L.; McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644.
- Pessenda, L.C.R.; Gouveia, S.E.M.; Aravena, R.; Gomes, B.M.; Boulet, R.; Ribeiro, A.S. 1998a. ^{14}C dating and stable carbon isotopes of soil organic matter in forest-savanna boundary areas in southern Brazilian Amazon region. *Radiocarbon*, 40: 1013-1022.
- Pessenda, L.C.R.; Gomes, B.M.; Aravena, R.; Ribeiro, A.S.; Boulet, R.; Gouveia, S.E.M. 1998b. The carbon isotope record in soil along a forest-cerrado ecosystem transect: implication for vegetation changes in Rondonia state, southwestern Brazilian Amazon region. *The Holocene*, 8: 599-603.
- Phillips, O.L.; Lewis, S.L.; Baker, T.R.; Chao, K.J.; Higuchi, N. 2008. The changing Amazon forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 1819-1827.
- Phillips, O.L.; van der Heijden, G.; Lewis, S.L.; López-González, G.; *et al.* 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187: 631-646.
- Proctor, J. 1994. The savannas of Maracá. In: Hemmings, J. (Ed.). *The rainforest edge: plant and soil ecology of Maracá Island, Brazil*. Manchester University Press, New York, p. 8-18.
- Proctor, J.; Miller, R.P. 1998. Human Occupation on the Ilha de Maracá: preliminar notes. In: Milliken, W.; Ratter, J.A. (Eds.). *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest*. John Wiley & Sons, Chichester, p. 432-442.
- Quesada, C.A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Baker, T.R.; *et al.* 2009. Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussions*, 6: 3993-4057.
- R Development Core Team. 2011. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>

- Robinson, D.M.; Nortcliff, S. 1991. Os solos da Reserva Ecológica de Maracá, Roraima: Segunda aproximação. *Acta Amazonica*, 21: 409-424.
- Saatchi, S.S.; Houghton, R.A.; Alvala, R.C.S.; Soares, J.V.; Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 13: 816-837.
- Salazar, L.F.; Nobre, C.A.; Oyama, M.D. 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34: L09708.
- San Jose, J.J.; Montes, R.A.; Fariñas, M.R. 1998. Carbon stocks and fluxes in a temporal scaling from a savanna to a semi-deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 105: 251-262.
- Sanaïotti, T.M.; Martinelli, L.A.; Victoria, R.L.; Trumbore, S.E.; Camargo, P.B. 2002. Past vegetation changes in Amazon savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica*, 34: 2-16.
- Sankaran, M.; Ratnam, J.; Hanan, N.P. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters*, 7: 480-490.
- Santos, J.R.; Lacruz, M.S.P.; Araujo, L.S.; Keil, M. 2002. Savanna and tropical rainforest biomass estimation and spatialization using JERS-1 data. *International Journal of Remote Sensing*, 23: 1217-1229.
- Sarmiento, G. 1992. A conceptual model relating environmental factors and vegetation formations in the lowlands of tropical South America. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds.). *The Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London, p. 583-601.
- Sarmiento, G.; Monasterio, M. 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in Tropical America. In: Golley, F.B.; Medina, E. (Eds.). *Tropical ecological systems : Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, Berlin, p. 223-250.
- Satyamurty, P.; Castro, A.A.; Tota, J.; Gularte, L.E.S.; Manzi, A.O. 2009. Rainfall trends in the Brazilian Amazon Basin in the past eight decades. *Theoretical and Applied Climatology*, 99: 139-148.
- Schedlbauer, J.L.; Finegan, B.; Kavanagh, K.L. 2007. Rain forest structure at forest-pasture edges in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 39: 578-584.
- Scheffer, M.; Carpenter, S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 648-656.

- Schwartz, D.; Namri, M. 2002. Mapping the total organic carbon in the soils of the Congo. *Global and Planetary Change*, 33: 77-93.
- Schwartz, D.; Foresta, H.; Mariotti, A.; Balesdent, J.; Massimba, J.P.; Girardin, C. 1996. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe: a pedological, botanical and isotopic (^{13}C and ^{14}C) study. *Oecologia*, 106: 516-524.
- Shimabukuro, Y.E.; Duarte, V.; Arai, E.; Freitas, R.M.; Martini, P.R.; Lima, A. 2010. Monitoring land cover in Acre State, western Brazilian Amazonia, using multitemporal remote sensing data. *International Journal of Image and Data Fusion*, 1: 325-335.
- Silver, W.L.; Ostertag, R.; Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8: 394-407.
- Simões-Filho, F.L.; Turcq, B.; Sifeddine, A. 2010. Mudanças paleoambientais do contato floresta-savana de Roraima. In: Barbosa, R.I.; Melo, V.F. (Eds.). *Roraima: Homem, Ambiente e Ecologia*. FEMACT, INPA, UFRR, Boa Vista, p. 257-282.
- Soares-Filho, B.; Moutinho, P.; Nepstad, D.; Anderson, A.; Rodrigues, H.; Garcia, R.; Dietzsch, L.; Merry, F.; Bowman, M.; Hissa, L.; Silvestrini, R.; Maretti, C. 2010. Role of Brazilian Amazon protected areas in climate change mitigation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 10821-10826.
- Sternberg, L.D.L. 2001. Savanna-forest hysteresis in the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 369-378.
- Stuiver, M.; Polach, H. 1977. Reporting of ^{14}C data. *Radiocarbon*, 19: 355-363.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 690 pp.
- Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992a. The forest-savanna boundary on Maracá Island, Roraima, Brazil: an investigation of two contrasting transects. In: Furley, P.A.; Proctor, J.; Ratter, J.A. (Eds.). *The nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, London, p. 367-392.
- Thompson, J.; Proctor, J.; Viana, V.; Milliken, W.; Ratter, J.A.; Scott, D.A. 1992b. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. *The Journal of Ecology*, 80: 689-703.
- Tng, D.Y.P.; Murphy, B.P.; Weber, E.; Sanders, G.; Williamson, G.J.; Kemp, J.; Bowman, D.M.J.S. 2012. Humid tropical rain forest has expanded into eucalypt forest and savanna over the last 50 years. *Ecology and Evolution*, 2: 34-45.
- Toms, J.D.; Lesperance, M.L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84: 2034-2041.

- Vale, A.T.; Felfili, J. 2005. Dry biomass distribution in a Cerrado Sensu Stricto site in Central Brazil. *Árvore*, 29: 661-669.
- Victoria, R.L.; Fernandes, F.; Martinelli, L.A.; Picollo, M.; Camargo, P.B.; Trumbore, S. 1995. Past vegetation changes in the Brazilian Pantanal arboreal-grassy savanna ecotone by using carbon isotopes in the soil organic matter. *Global Change Biology*, 1: 165-171.
- Vieira, S.; Camargo, P.; Selhorst, D.; Silva, R.; Hutyra, L.; Chambers, J.; Brown, I.F.; Higuchi, N.; Santos, J.; Wofsy, S.; Trumbore, S.; Martinelli, L. 2004. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. *Oecologia*, 140: 468-479.
- Whitmore, T.C.; Prance, G.T. 1987. *Biogeography and quaternary history in tropical America (Oxford Monographs in Biogeography N°3)*. Oxford University Press, Oxford. 224 pp.
- Wiedemeier, D.B.; Bloesch, U.; Hagedorn, F. 2012. Stable forest-savanna mosaic in north-western Tanzania: local-scale evidence from $\delta^{13}\text{C}$ signatures and ^{14}C ages of soil fractions. *Journal of Biogeography*, 39: 247-257.
- Wynn, J.G.; Bird, M.I.; Wong, V.N.L. 2005. Rayleigh distillation and the depth profile of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of soil organic carbon from soils of disparate texture in Iron Range National Park, Far North Queensland, Australia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69: 1961-1973.
- Xu, Z.X.; Takeuchi, K.; Ishidaira, H. 2003. Monotonic trend and step changes in Japanese precipitation. *Journal of Hydrology*, 279: 144-150.