



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA
E INOVAÇÃO



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

**PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA E RETRANSLOCAÇÃO DE NUTRIENTES
FOLIARES EM GRUPOS FUNCIONAIS ARBÓREOS EM FLORESTA DE
TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Manaus - AM

2023

LUCIANE DE LIMA CARVALHO

**PRODUÇÃO DE SERAPILHEIRA E RETRANSLOCAÇÃO DE NUTRIENTES
FOLIARES EM GRUPOS FUNCIONAIS ARBÓREOS EM FLORESTA DE
TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Dr. Adriano José Nogueira Lima

Coorientadoras: Dra. Bárbara de Oliveira Bomfim

Dra. Cacilda Adélia Sampaio de Souza

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus - AM

2023

C331p

Carvalho, Luciane de Lima

Produção de Serapilheira e Retranslocação de Nutrientes Foliare em Grupos Funcionais Arbóreos em Floresta de Terra Firme na Amazônia Central / Luciane de Lima Carvalho; orientador. Adriano José Nogueira Lima; coorientadoras Bárbara de Oliveira Bomfim, Cacilda Adélia Sampaio de Souza. – Manaus: [s.1.], 2023.

1,43 KB

59p. : il. color.

Dissertação (Mestrado - Programa de pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais) – Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2024.

Serapilheira. 2. Retranslocação de nutrientes foliares. 3. Grupos ecológicos. I. Lima, Adriano José Nogueira. II. Bomfim, Bárbara de Oliveira. III. Souza, Cacilda Adélia Sampaio de. IV. Título

CDD 577.309 13

Sinopse: Investigou-se a deposição de serapilheira e a retranslocação de nutrientes foliares em grupos com diferentes traços funcionais (pioneiras e não pioneiras). Procurou-se verificar se pioneiras e não pioneiras apresentam a mesma produção de serapilheira foliar em uma floresta manejada experimentalmente na Amazônia Central, se os fluxos de nutrientes são diferentes entre esses grupos, e se os mesmos usam a retranslocação de nutrientes foliares como mecanismo de conservação de nutrientes com a mesma eficiência.

Palavras-chaves: ciclagem de nutrientes, fluxo de nutrientes, grupos ecológicos, manejo florestal.



MINISTÉRIO DA
CIÊNCIA, TECNOLOGIA,
INFORMÁTICA E COMUNICAÇÕES



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO - MESTRADO

Ata da Defesa remota de **LUCIANE DE LIMA CARVALHO**, ocorrida no dia 21/08/2023, via plataforma de videoconferência Zoom.

Aos 21 de agosto de 2023, às 14h00 (horário de Manaus/AM), realizou-se a Defesa Pública de Dissertação de **LUCIANE DE LIMA CARVALHO**, aluna do Programa de Pós-Graduação *Stricto sensu* em Ciências de Florestas Tropicais, intitulada "**Produção de serapilheira e retranslocação de nutrientes foliares em grupos funcionais arbóreos em floresta de terra firme na Amazônia Central**", sob a orientação do Dr. Adriano José Nogueira Lima e Coorientação da Dra. Bárbara de Oliveira Bomfim, e Dra. Cacilda Adélia Sampaio de Souza, em conformidade com o Art. 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI/INPA) e Art. 67 do Regimento Interno do Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, como parte das atividades para conclusão e obtenção do Título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais. A **Banca Examinadora** foi constituída pelos seguintes membros: Niro Higuchi (INPA), Bruno Oliva Gimenez (INPA) e Rosana Barbosa de Castro Lopes (UFAM), e tendo como suplentes os seguintes membros: Jeffrey Quintin Chambers (Berkeley Lab), Robinson Isaac Negrón Juárez (Berkeley Lab), João Victor Figueiredo Cardoso Rodrigues (UFAM). O Presidente da Banca Examinadora deu início à sessão e informou os procedimentos do exame. A aluna fez uma exposição do seu estudo e ao término foi arguida oralmente pelos membros da Comissão. Após as arguições os membros da banca se reuniram para avaliação e chegaram ao seguinte parecer:

Nome	Parecer	Assinaturas
Niro Higuchi	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou <input type="checkbox"/> Reprovou	
Bruno Oliva Gimenez	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou <input type="checkbox"/> Reprovou	
Rosana Barbosa de Castro Lopes	<input checked="" type="checkbox"/> Aprovou	
Menção:	<input type="checkbox"/> "Com Distinção" <input type="checkbox"/> "Com Louvor" <input type="checkbox"/> "Com Distinção e Louvor"	

Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente Ata que, após lida e aprovada, foi assinada pela Coordenação

Adriano José Nogueira Lima
Presidente da Banca / Orientador

Adriano José Nogueira Lima
Coordenador do PPG-CFT
PO. N° 163/2021

DEDICO

Eu não poderia deixar de dividir essa
conquista com vocês dois, mãe e filho.

Obrigada por tudo, mãe!

Pedro, mamãe te ama!

É por vocês, por nós!

AGRADECIMENTOS

À Deus por me abrir as portas certas, no momento certo. Me fortalecer nos momentos difíceis. Me proteger de toda a maldade. E nunca me desamparar. Eu realmente me sinto guiada nessa jornada e pude sentir esse Ser Superior agindo em minha vida, (e durante o mestrado não seria diferente), sempre quando eu mais precisei. Gratidão!

Obrigada à minha família que são, sem dúvida, minha maior torcida. Especialmente, minha mãe (meu suporte e braço direito) e meu Pedro (tudo é por você meu filho). Meu pai, irmãos, sobrinhos e cunhados. Amo vocês. Obrigada por tudo, principalmente pela rede de apoio com meu pequeno.

À minhas amigas por toda torcida, incentivo e força durante o mestrado, Cristina (que bom tê-la por perto, minha amiga), Rosiele e Débora (que mesmo de longe me fortaleceram). Amo vocês!

Ao meu orientador, Dr. Adriano, por todo o suporte e conselhos durante minha trajetória no mestrado.

Ao Dr. Bruno, que me inseriu nessa pesquisa a qual me apaixonei. Obrigada por esse presente e por toda a ajuda!

À minha coorientadora, Dr. Bárbara, por sempre se mostrar disposta a ajudar.

À minha coorientadora, Dr. Adélia... O que falar de você? Segurou minha mão e não soltou. Nunca vou conseguir expressar tamanha gratidão por cada palavra de incentivo, por toda a dedicação (abdicando até de seus momentos de descanso para estar me apoiando), pelos puxões de orelha (ainda bem que não foram muitos hehe), por toda a força e amizade. Devo muito a você. Gratidão!

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, em nome de nosso coordenador Dr. Adriano.

Ao meu querido Laboratório de Manejo Florestal e à Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF2) - Base de Manejo Florestal, pelo suporte, estrutura, apoio logístico e de campo, e pelos momentos de descontração. Em especial, ao nosso mentor, Dr. Niro.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado. Ao INCT Madeiras da Amazônia, CNPq e FAPEAM.

Aos trabalhadores da ZF-2, Seu Bico, Matapi, Roni, Vandeco e, principalmente, Manoel. E, em especial, a minha querida dona Conceição. Ao seu Haroldo pelas muitas viagens alegres animadas por suas “histórias de pescador”. Aos Vigilantes, Josivan e Seu Alcino, que também sempre me ajudaram, mesmo que indiretamente.

Aos colegas do CFT e aos pibics do LMF, que me ajudaram direta ou indiretamente. Em especial, à Savannah.

E a todos os meus familiares e amigos, que direta ou indiretamente contribuíram e torceram por mim.

Gratidão!

RESUMO

A deposição de serapilheira é fundamental para a manutenção da floresta, pois é o principal mecanismo de retorno de nutrientes ao solo. Esse processo desempenha um papel fundamental na ciclagem de nutrientes nas florestas tropicais, especialmente na Amazônia Central, cujos solos são nutricionalmente pobres. À medida que as espécies arbóreas dessas florestas buscam adaptar-se e conservar recursos escassos, a retranslocação de nutrientes foliares emerge como um mecanismo essencial de conservação. No entanto, pouco se sabe sobre os fatores que influenciam esses processos e como as árvores das florestas tropicais respondem a intervenções antrópicas ou mudança do clima. O objetivo desta dissertação foi quantificar a produção sazonal de serapilheira foliar e a retranslocação de nutrientes foliares de espécies arbóreas pioneiras e não-pioneiras em uma floresta experimentalmente manejada na Amazônia Central. O estudo foi realizado em um dos tratamentos do BIONTE, no período de maio de 2022 à abril de 2023. Foram coletados, quinzenalmente, a deposição de serapilheira foliar de 9 árvores de espécies pioneiras e 9 árvores de espécies não pioneiras. Amostras de folhas frescas (verdes) e senescidas das mesmas árvores foram analisadas para determinação de nutrientes, assim foi calculada a eficiência de retranslocação desses grupos funcionais. Os nutrientes mais retranslocados foram fósforo (P) e potássio (K). A eficiência de P foi de $71,08 \pm 2,75\%$ e $63,24 \pm 7,32\%$ (IC =95%) para pioneiras e não pioneiras, respectivamente. Para K, as pioneiras apresentaram $69,31 \pm 5,66\%$ e as não pioneiras $62,22 \pm 8,33\%$. Dependendo do nutriente, alguns processos podem afetar a retranslocação mais do que outros. A produção média anual da serapilheira total para esse período foi de $8,6 \pm 0,5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. A deposição média mensal das pioneiras foi de $0,45 \pm 0,07 \text{ g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e das não pioneiras foi de $0,08 \pm 0,03 \text{ g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (IC =95%). Os fluxos de nutrientes foram maiores em pioneiras para todos os elementos, destacando-se o nitrogênio (N), com $121,49 \pm 32,09 \text{ kg/mês}$. Esses resultados evidenciam que, em meio a intervenções, as espécies pioneiras contribuem significativamente para o restabelecimento da produtividade da floresta, seja por meio da deposição de serapilheira, fluxo ou retranslocação de nutrientes foliares.

Palavras-chaves: Ciclagem de Nutrientes, Fluxo de Nutrientes, Grupos Ecológicos, Manejo Florestal.

ABSTRACT

The deposition of litter is crucial for forest maintenance, as it represents the primary mechanism for nutrient return to the soil. This process plays a fundamental role in nutrient cycling in tropical forests, especially in the Central Amazon, where soils are nutritionally poor. As tree species in these forests strive to adapt and conserve scarce resources, the retranslocation of foliar nutrients emerges as an essential conservation mechanism. However, little is known about the factors influencing these processes and how trees in tropical forests respond to anthropogenic interventions or climate change. The objective of this dissertation was to quantify the seasonal production of leaf litter and the retranslocation of foliar nutrients in pioneer and non-pioneer tree species in an experimentally managed forest in the Central Amazon. The study was conducted in one of the BIONTE treatments from May 2022 to April 2023. Bi-weekly data on leaf litter deposition were collected from nine pioneer trees and nine non-pioneer trees. Samples of fresh (green) and senescent leaves from the same trees were analyzed for nutrient content, and the nutrient retranslocation efficiency of these functional groups was calculated. The most retranslocated nutrients were phosphorus (P) and potassium (K). The efficiency of P was $71.08 \pm 2.75\%$ for pioneers and $63.24 \pm 7.32\%$ for non-pioneers (95% CI). For K, pioneers showed $69.31 \pm 5.66\%$, while non-pioneers registered $62.22 \pm 8.33\%$. Depending on the nutrient, some processes may affect retranslocation more than others. The average annual production of total litter for this period was $8.6 \pm 0.5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$. The monthly deposition for pioneers was $0.45 \pm 0.07 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$, and for non-pioneers, it was $0.08 \pm 0.03 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (95% CI). Nutrient flows were higher in pioneers for all elements, with nitrogen (N) standing out at $121.49 \pm 32.09 \text{ kg/month}$. These results highlight that, amid interventions, pioneer species significantly contribute to restoring forest productivity, whether through litter deposition, nutrient flux, or foliar nutrient retranslocation.

Keywords: Nutrient cycling, nutrient flux, ecological groups, forest management.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
2. OBJETIVOS	16
2.1. Geral.....	16
2.2. Específicos	16
3. REFERENCIAL TEÓRICO	17
3.1. Traços funcionais	17
3.2. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes	18
3.3. Retranslocação de nutrientes	20
4. MATERIAL E MÉTODOS	23
4.1. Área de Estudo.....	23
4.2. Desenho amostral.....	25
4.2.1. Seleção das espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras.....	25
4.2.2. Coleta e processamento de deposição de serapilheira.....	26
4.2.2. Coleta e processamento de folhas verdes	27
4.2.3. Fenologia	28
4.2. Quantificação da deposição de serapilheira.....	29
4.3. Quantificação da retranslocação de nutrientes.....	29
4.4. Análises químicas	30
4.5. Análises estatísticas	30
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
5.2 Dinâmica de deposição de serapilheira total.....	34
5.3. Dinâmica de deposição de serapilheira em Pioneiras e Não pioneiras	35
5.4. Relação da deposição de serapilheira e precipitação	37
5.5. Deposição de serapilheira foliar e fenologia.....	40
5.6. Eficiência de retranslocação de nutrientes.....	44
5.7. Concentração de nutrientes foliares	47
5.8. Fluxo de nutrientes entre espécies pioneiras e não pioneiras.	50
6. CONCLUSÃO	52
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Descrição das espécies arbóreas escolhidas para este estudo, incluindo tipo funcional, nome da espécie, família, número de indivíduos e DAP mínimo e máximo.	25
Tabela 2. Escala de probabilidade.	32
Tabela 3. Dados de precipitação mensal (mm) da área de estudo (ZF-2) durante o período avaliado.	33
Tabela 4. Produção média de serapilheira por frações e total (Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹) registrados ao longo de 1 ano.	34
Tabela 5. Estimativas de deposição de serapilheira total em outros estudos.	35
Tabela 6. Anova com medidas repetidas para a deposição de serapilheira foliar entre espécies e grupos com diferentes traços funcionais.	36
Tabela 7. Eficiência de retranslocação de nutrientes foliares entre os grupos.	45
Tabela 8. Média mensal de concentração de nutrientes entre os grupos para folhas verdes e serapilheira foliar.	47
Tabela 9. Médias dos fluxos de nutrientes em pioneiras e não pioneiras.	51

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. a - Localização da Base de Manejo Florestal da Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2), b – Localização da área de estudo, c – Distribuição das árvores alvo do estudo dentro do tratamento (T3).....	24
Figura 2. Esquema de distribuição dos coletores de deposição de serapilheira em torno das árvores foco deste estudo, em função da área de influência da copa.	26
Figura 3. a) coleta de deposição de serapilheira; b) amostra de serapilheira; c) triagem do material; d) identificação da folha da espécie alvo do estudo; e) exsicata para auxiliar na identificação das folhas das espécies alvo.	27
Figura 4. Ilustração representando as coletas de dados de campo realizadas neste estudo.	28
Figura 5. a) Observação de eventos fenológicos no campo, com auxílio de binóculo; b) Escalada para coleta de folhas verdes; c) Material coletado para determinação de concentração de nutrientes de folha verde.....	29
Figura 6. Distribuição das chuvas durante o período estudado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA/ZF2.	34
Figura 7. Contribuição de cada fração (%) para a produção anual total de serapilheira.	35
Figura 8. Produção média mensal de serapilheira foliar (g m ⁻² dia ⁻¹) de pioneiras e não pioneiras ao longo de 1 ano.	37
Figura 9. Produção média mensal de serapilheira foliar (g m ⁻² dia ⁻¹) de pioneiras e não pioneiras ao longo de 1 ano.	38
Figura 10. Relação da fenologia com a deposição de serapilheira foliar das espécies grupo de pioneiras <i>Bellucia</i> sp., <i>Byrsonima duckeana</i> e <i>Croton Matourensis</i> , ao longo de 1 ano.	41
Figura 11. Relação da fenologia com a deposição de serapilheira foliar das espécies <i>Eschweilera truncata</i> , <i>Protium hebetatum</i> e <i>Swartzia reticulata</i> do grupo de não pioneiras, ao longo de 1 ano.....	43
Figura 12. Eficiência de retranslocação de nutrientes foliares para N, P, K, Ca e Mg entre pioneiras (P) e não-pioneiras (NP).	46
Figura 13. Concentração (em g kg ⁻¹) dos elementos N, P, K, Ca e Mg em folhas verdes e serapilheira entre os grupos.	49
Figura 14. Média mensal de fluxo de N, P, K, Ca e Mg em folhas verdes e serapilheira entre os grupos.....	50

1. INTRODUÇÃO

A Floresta Amazônica é a maior floresta tropical contínua do mundo e exerce um papel importante no controle da mudança do clima (Souza et al. 2012; Andrade e Higuchi, 2009) devido sua forte interação com a atmosfera e sua influência no ciclo hidrológico (Luizão, 2007; Nobre et al. 2007). As projeções de modelos climáticos indicam que sem uma mudança drástica nas emissões antropogênicas de gases de efeito estufa (GEEs), a Floresta Amazônica estará ameaçada, pois estima-se maior frequência de secas e enchentes na região. Nesse sentido, a utilização desenfreada e irresponsável dos recursos florestais gera um cenário futuro catastrófico e preocupante (Fearnside, 2006; Nobre et al. 2007).

Modelos terrestres de larga escala (Earth System Models - ESM) ainda não são capazes de incorporar a complexidade estrutural e funcional de florestas tropicais, dificultando previsões futuras do clima na Terra sob cenário de mudança climática. Segundo Teixeira et al. (2007), 20-30 anos de observações ainda são insuficientes para descrever com segurança sobre a dinâmica da floresta tropical úmida amazônica, seja manejada ou não. Em relação ao Manejo Florestal, Ourique (2016) fala que para subsidiar operações florestais, especialmente em relação à exploração, conservação ou proteção é essencial ter um entendimento aprofundado sobre como cada árvore responde às características do ambiente em que está inserida.

Uma das fontes de incerteza sobre o funcionamento da Floresta Amazônica está relacionada com o papel da nutrição mineral. Estudos recentes relacionaram variáveis do solo, como, textura, carbono e disponibilidade de nutrientes à dinâmica de crescimento e mortalidade das florestas Amazônicas (Soong et al. 2020). Porém, pouco se sabe sobre as estratégias de aquisição e uso de nutrientes dada a imensa diversidade arbórea presente nessas florestas (Machado et al. 2016) e, principalmente, sobre os mecanismos de aquisição de espécies com diferentes traços funcionais. Assim, os modelos dinâmicos de vegetação, com foco em florestas tropicais, ainda não incorporaram estratégias de aquisição e uso de nutrientes, tais como o nitrogênio (N) e o fósforo (P), limitando a habilidade de representar o funcionamento dessas florestas e sua influência no clima.

Os nutrientes estão contidos na biomassa da vegetação, sendo a ciclagem destes nutrientes vital para a manutenção e produção das espécies arbóreas, formando uma relação de dependência entre a vegetação e os solos (Vitousek, 1984; Ferraz et al. 1998). De acordo com Luizão (2007) e Ferraz et al. (1998), a sobrevivências das espécies é

devida a adaptação às condições climáticas e nutricionais do solo que são, na maioria, pobres e variam muito quanto à textura e nutrientes nas diferentes topossequências. A ciclagem de nutrientes é um importante mecanismo para a manutenção da floresta como um sistema autossustentável e o aporte de serapilheira é um processo fundamental à ciclagem biogeoquímica de nutrientes (Facelli e Pickett, 1991). Segundo Higuchi et al. (1998), a floresta amazônica é mantida pela associação de estratégias de conservação e ciclagem de nutrientes dentro do próprio sistema, sendo a serapilheira e as raízes finas componentes importantes nesse processo (Souza, 2016).

A serapilheira é composta por materiais orgânicos produzidos pelas plantas que, por meio de sua decomposição mediada por atividades biológicas e fatores ambientais, como temperatura e umidade, se torna o principal mecanismo de retorno de nutrientes do dossel ao solo (Luizão, 2007). Sabe-se que tal processo ecossistêmico também é refletido pelas condições do clima (Ourique et al. 2016) e da fertilidade do solo. O conhecimento regional das fases desse processo é essencial para o manejo e conservação destas florestas (Luizão, 2007), pois sua avaliação permite entender quais as consequências desta atividade na produção de serapilheira local e avaliar o status da floresta pós-exploração (Almeida et al. 2015).

Outro mecanismo de grande importância para a floresta Amazônica é a capacidade das plantas em reaproveitar os nutrientes foliares antes da queda, conhecido como retranslocação (Urbina et al. 2021). As espécies podem acumular grandes quantidades de nutrientes em suas folhas maduras e reabsorvê-las antes da abscisão foliar. Essa estratégia ecológica é extremamente importante para o desenvolvimento da floresta, especialmente sob solos com limitação de nutrientes (Oliveira et al. 2009). Porém, ainda há uma lacuna sobre as relações entre deposição de serapilheira e as folhas presentes nas copas, no que tange às concentrações de carbono e nutrientes nesses dois compartimentos e como as espécies com diferentes traços funcionais mediam essas relações. De modo geral, sabe-se que a retranslocação de nutrientes nas folhas influencia a concentração final dos mesmos na serapilheira (Oliveira et al. 2009).

Certas características das plantas fazem com que algumas espécies consigam ocupar ou não o ambiente, ou seja, os traços funcionais. O conjunto de traços funcionais reflete as estratégias ecológicas das espécies e determina a locação delas (Violle et al. 2007). Pioneiras são definidas como espécies com estratégias mais aquisitivas, de crescimento mais rápido e que tem ciclo de vida curto. Os traços funcionais das não-pioneiras indicam estratégias mais conservativas de desenvolvimento, como crescimento

mais lento, investimento maior em defesa e estrutura e que têm maior longevidade (Wright et al. 2004).

Para melhor entender as estratégias ecológicas em relação ao uso de nutrientes de espécies arbóreas, buscou-se neste projeto quantificar a produção de serapilheira foliar sazonal e a retranslocação de nutrientes foliares de espécies arbóreas pioneiras e não-pioneiras. Mais especificamente, responder as seguintes perguntas: Há diferença na produção de serapilheira foliar entre pioneiras e não pioneiras? Caso sim, essa diferença persiste ao longo do ano? A concentração de nutrientes em folhas verdes e serapilheira foliar varia entre espécies pioneiras e não pioneiras? Há diferença na eficiência de retranslocação de nutrientes foliares entre pioneiras e não pioneiras? Existe diferença entre o fluxo de nutrientes pela serapilheira foliar de espécies pioneiras e não pioneiras? A pesquisa foi realizada em uma floresta experimentalmente manejada há mais de 30 anos na Amazônia Central, situada na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST), Base Manejo Florestal do INPA, Núcleo ZF2, na região de Manaus. As coletas foram realizadas de maio/2022 a abril/2023. Para as coletas de serapilheira foram utilizados 72 coletores e as coletas das folhas verdes foram realizadas por meio de escalada em 18 indivíduos arbóreos de 6 espécies, sendo 3 pioneiras e 3 não pioneiras.

2. OBJETIVOS

2.1. Geral

Quantificar a produção sazonal de serapilheira foliar e a retranslocação de nutrientes foliares de espécies arbóreas pioneiras e não-pioneiras em uma floresta experimentalmente manejada na Amazônia Central.

2.2. Específicos

- ❖ Comparar a dinâmica de deposição de serapilheira foliar entre espécies pioneiras e não-pioneiras;
- ❖ Comparar a retranslocação de nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras;
- ❖ Comparar a concentração de nutrientes em folhas verdes e serapilheira foliar entre espécies pioneiras e não pioneiras;
- ❖ Comparar o fluxo de nutrientes pela serapilheira foliar de espécies pioneiras e não pioneiras.

3. REFERENCIAL TEÓRICO

3.1. Traços funcionais

A resposta das plantas a estresses abióticos e bióticos desempenham um papel importante no ecossistema (Diaz e Cabido, 2001) e carecem de melhor compreensão, pois existe um elo entre os contrastes funcionais das espécies e sua distribuição em diferentes habitats (Duarte, 2007). Características funcionais fenotípicas, morfológicas ou fisiológicas regulam o desempenho de uma espécie em um habitat ecológico particular. O desempenho é avaliado pela sua capacidade individual de crescimento, reprodução e sobrevivência, que são considerados como componentes de aptidão das plantas (Lavorel et al. 2011; Violle et al. 2007).

Os atributos que definem como os organismos interagem com o ambiente que os cerca, além do modo como afetam os processos ecossistêmicos, são importantes por promoverem um conhecimento mais abrangente da ecologia de populações e comunidades (Hooper et al. 2005). Esses atributos funcionais podem indicar a identificação das estratégias ecológicas das espécies. Isso resulta do equilíbrio entre os benefícios da alocação (trade-offs) de recursos em detrimento dos custos energéticos (Moreno, 2019; Wright et al. 2004).

Nesse sentido, as espécies podem ser divididas com base nas suas estratégias ecológicas conservativas e aquisitivas. As conservativas são aquelas que investem seus recursos em mecanismos de proteção da biomassa, conservando, assim, os recursos adquiridos. E as aquisitivas, possuem características que otimizam ou maximizam a captura de recursos pela planta, ou seja, possuem atributos para obter um uso eficiente de recursos prontamente disponíveis (Diaz et al. 2004; Reich, 2014).

Espécies de estratégias conservativas apresentam menores taxas de crescimento, menor área foliar específica e maior densidade da madeira. Elas são mais resistentes a danos físicos e têm maior longevidade. De modo contrário, as espécies com estratégias aquisitivas tenderiam a apresentar maiores taxas de crescimento, maior área foliar específica e menor densidade da madeira (Reich, 2014; Wright et al. 2004; Chave et al. 2009). Além disso, espécies com estratégias aquisitivas demonstram maior aptidão a ambientes com maior disponibilidade de recursos. O grupo de estratégias conservativas demonstra maior adaptabilidade a ambientes com baixa concentração de recursos (Apaza-Quevedo et al. 2015).

De acordo com Violle et al. (2007), os traços funcionais são características dos organismos que influenciam a aptidão (fitness) a nível de indivíduo ou de espécie. Essas

características descrevem as formas de utilização de recursos por meio do crescimento, reprodução ou sobrevivência, respondendo a condições ambientais ou afetando propriedades do ecossistema. Sendo assim, atributos e traços funcionais das plantas são considerados variáveis intra e interespecíficas (Hulshof e Swenson, 2010). Isso define os papéis ecológicos e as relações com o ambiente de uma espécie com outras. Considerando as espécies como entidades heterogêneas que respondem de formas distintas às condições ambientais (Violle et al. 2009), esses traços se referem a quaisquer características que podem ser medidas no que diz respeito a aspectos morfológicos, fisiológicos e fenológicos. Além disso, são considerados relevantes para sua resposta ao ambiente e/ou seus efeitos sobre o funcionamento do ecossistema (Diaz e Cabido, 2001; Violle et al. 2007).

A utilização de atributos funcionais permite organizar táxons em agrupamentos de funções ou respostas similares, os quais os estados dos atributos se apresentam de maneira semelhante (Rosenfield e Müller, 2020). Com relação aos atributos foliares, as dimensões da folha e Área Específica Foliar (AFE), em geral, são positivamente correlacionadas com a taxa fotossintética e maiores taxas de crescimento. Logo, maior produção primária. Porém, inversamente correlacionado com a longevidade da folha e renovação foliar (Petisco, 2020; Poorter et al. 2006; Westoby et al. 2002). A altura máxima é uma boa indicadora da condição de sítio e conseqüentemente de competição de radiação solar. Árvores que apresentam madeira densa geralmente remetem à uma compensação para resistência à seca, levando, porém, em menor condutividade hidráulica e naturalmente, menores taxas de crescimento (Petisco, 2020; Poorter et al. 2006).

3.2. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes

A floresta amazônica mantém sua sobrevivência devido a adaptação das espécies às condições climáticas e nutricionais do solo. Essa adaptação se dá devido os solos amazônicos serem altamente intemperizados, apresentando baixa fertilidade natural e alto teor de acidez (Ferraz et al. 1998; Vitousek e Sanford 1986), o que torna a ciclagem de nutrientes essencial para o desenvolvimento da floresta (Luizão, 2007). A capacidade de reaproveitamento de nutrientes pela floresta está ligada à produção e decomposição da serapilheira, sendo esse o principal mecanismo de retorno da matéria orgânica do dossel para o solo (Vitousek, 1984; Luizão, 2007).

De modo geral, a ciclagem de nutrientes nas florestas tropicais depende fortemente das interações biológicas que são responsáveis pelas reações que decompõem os materiais

vegetais. Esse processo de decomposição de material vegetal é influenciado, principalmente, pela temperatura e precipitação local (Luizão 2007; Ferreira et al. 2001; Ourique et al. 2016). A ciclagem de nutrientes na floresta Amazônica se torna mais intensa no período chuvoso. Durante esse período, o aumento da umidade intensifica as atividades biológicas, tornando a mineralização da matéria orgânica muito mais rápida nesse período (Ourique et al. 2016; Walker e Franken, 1983). Na Amazônia central, por exemplo, há maior troca foliar e consequente disposição de serapilheira no início da estação seca, entre os meses de julho e agosto (Wu et al. 2016; LOPES et al. 2016).

O processo de mineralização de nutrientes e matéria orgânica do solo consiste na conversão biológica de um elemento das formas orgânicas para inorgânicas, tornando-o então assimilável pelas raízes. Essa capacidade que o sistema solo-planta tem de produzir elementos nutricionais a partir da decomposição da serapilheira é o que determina os aspectos funcionais e estruturais do ecossistema (Swift et al. 1979). Segundo Luizão (2007), o conhecimento regional das fases desse processo é importante para o manejo e conservação dessa floresta, pois a grande extensão e a diversidade fitofisionômicas dificulta a caracterização de padrões de produção de serapilheira (Sanches et al. 2008).

Qualquer atividade antrópica, como por exemplo, a exploração de madeira, também pode influenciar a variação na produção de serapilheira. Isso altera a estrutura e composição florística local (Silva et al. 1995; Oliveira 2005) e consequentemente afeta a quantidade e a qualidade da serapilheira produzida. As consequências desta atividade são importantes para se avaliar o status da floresta pós-exploração (Almeida et al. 2015).

Entender como ocorrem os processos biogeoquímicos das florestas amazônicas, estudando os efeitos da sazonalidade é fundamental para o conhecimento da produtividade desses ecossistemas (Aragão et al. 2009). As concentrações de nutrientes foliares têm sido usadas há muito tempo para indicar o status de nutrientes da planta e até mesmo a probabilidade de limitação por nutrientes específicos (Medina e Cuevas 1994). A concentração e o conteúdo de nutrientes na serapilheira variam em função do tipo de solo, da vegetação, da densidade populacional, da habilidade da espécie em absorver, utilizar e redistribuir os nutrientes, do habitat natural e da idade das árvores (Neves et al, 2001). Segundo Santana et al. (2003), solos da Amazônia central são em grande parte, caracteristicamente ácidos, com reduzidos níveis de fertilidade e possuem baixa disponibilidade de nutrientes como Ca, P e K. Essa baixa capacidade é decorrente dos efeitos das altas temperaturas e fortes chuvas que ocorrem na Amazônia, juntamente com

a formação geológica da região. Em decorrência disso, ocorre um intenso intemperismo e a lixiviação.

A camada de serapilheira que se acumula sob o solo, retém a água da chuva, reduz a evaporação e as variações bruscas de temperatura do solo. Além disso, aumenta a quantidade de matéria orgânica, evitando a erosão, melhorando a estrutura do solo e promovendo a ciclagem de nutrientes no ecossistema (Schumacher et al. 2004). Esse importante componente do sistema florestal representa o material aportado pelas plantas, incluindo principalmente folhas, caules, frutos, sementes, flores e resíduos animais (Costa et al. 2010).

A dinâmica da serapilheira é regulada diretamente pelo material orgânico dispersado pelas árvores e da decomposição da biomassa morta nos solos (Martius et al. 2004). A quantidade de serapilheira depositada pode variar dentro de um mesmo tipo de vegetação. Diferenças entre produção de serapilheira, entre locais próximos podem ter relações com diferentes graus de perturbação dentro de uma mesma tipologia florestal (Werneck et al. 2001). De acordo com Moreira; Siqueira (2002), os fatores que mais influenciam na quantidade e qualidade do material que é depositado sobre o solo são o tipo de vegetação e as condições ambientais (latitude, altitude, relevo, temperatura, precipitação pluviométrica e disponibilidade de luz), além de fotoperíodo, evapotranspiração, deciduidade, estágio sucessional, herbivoria, disponibilidade hídrica e estoque de nutrientes no solo (Portes et al. 1996).

A decomposição é o processo de transferência pelo qual a serapilheira transfere os nutrientes presentes na cobertura vegetal para o solo. Esse processo envolve a quebra e a degradação do material vegetal por fatores físicos, químicos e biológicos (Scott; Rothstein, 2014). Além disso, é regulado pela interação existente entre a composição da comunidade decompositora, a quantidade e qualidade do material orgânico depositado (N, P, relação C/N, lignina, celulose) e as características de clima e solo do ambiente (Gavazov, 2010).

3.3. Retranslocação de nutrientes

As florestas tropicais crescem sob solos altamente intemperizados e com limitação nutricional, onde a maior parte dos nutrientes disponíveis estão acumulados, principalmente, na serapilheira (Vitousek e Sanford, 1986; Luizão, 2007; Ferraz, 2008). Como estratégia ecológica de conservação de nutrientes em florestas tropicais, as plantas tendem a reabsorver nutrientes de folhas senescentes (van Heerwaarden et al. 2003). A

reabsorção é um processo fisiológico importante para a retenção de nutrientes em plantas terrestres (Aerts 1996) e permite a conservação de nutrientes que, de outra forma, poderiam ser perdidos para os solos por meio da queda de serapilheira após a senescência (Aerts e Chapin, 2000).

A reabsorção de nutrientes foliares é ativada por sinais de cinetina, que promovem a mobilização de nutrientes por meio do floema das folhas senescentes para outros órgãos vegetais da planta (Hill, 1980). Segundo Killingbeck, (2003), a disponibilidade de água é um fator fundamental para a retranslocação, pois afeta a redução no transporte do fluxo floema e leva a uma menor retranslocação das folhas devido a abscisão foliar prematura. Além disso, a fenologia também interfere, pois a produção de flores ou frutos atua como um tanque de nutrientes nas folhas senescentes.

De acordo com Killingbeck (1996), a capacidade de retranslocação pode ser medida como eficiência ou proficiência. A eficiência é a proporção de nutrientes reabsorvidos de folhas senescentes em relação aos nutrientes de folhas verdes, ou seja, a diferença entre as concentrações de nutrientes das folhas frescas e senescidas. Também pode ser estimado como proficiência de reabsorção, definida como o nível em que a concentração de nutrientes é reduzida em folhas senescentes (Aerts, 1996; Killingbeck, 1996).

Os nutrientes que são retranslocados pelas árvores antes da senescência das folhas estão diretamente disponíveis para o crescimento das plantas, o que torna a espécie menos dependente da absorção de nutrientes do solo. No entanto, os nutrientes que não são retranslocados, circularão pela serapilheira, que será decomposta e incorporada ao solo. Esse processo de ciclagem é o que permite que as florestas tropicais se mantenham produtivas mesmo em solos nutricionalmente pobres. Tudo isso tem implicações importantes para a ciclagem de elementos no nível do ecossistema (Aerts, 1996).

Grandes diferenças interespecíficas e intraespecíficas nas concentrações de elementos em folhas verdes também foram encontradas nas florestas (Proctor et al. 1983; Thompson et al. 1992). Outros estudos corroboram que as plantas otimizam a alocação de P entre as frações foliares para manter sua produtividade e crescimento e para reduzir a demanda por P como adaptação a solos pobres em P (Hidaka e Kitayama, 2013). Em solos com escassez nutricional, o processo de retranslocação torna-se essencial para a conservação de, aproximadamente, 60 a 85% do conteúdo total dos nutrientes absorvidos (Malavolta, 2006).

As espécies pioneiras têm como uma das principais características a capacidade de crescerem rapidamente, mesmo em solos com baixa disponibilidade de nutrientes. Nesses

solos, essas espécies podem ter taxas de retranslocação maiores do que as não pioneiras e consequentemente menores teores de nutrientes nas folhas verdes e senescentes (Boeger, Wuisniewski e Reissmann, 2005). Machado et al. (2016), estudando 18 espécies arbóreas obtiveram níveis de retranslocação de nutrientes de 94% para N e P e 89% para K. No mesmo estudos, os autores observaram uma taxa de retranslocação de nutrientes foliares maior nas pioneiras e não decíduas do que não pioneiras e decíduas. Alguns elementos como N, P, K podem mover-se facilmente de folha em folha, enquanto outros como Ca são relativamente imóveis quando atingem as folhas (Taiz e Zeiger, 1991). Yaffar et al. (2021), estudando estratégias de aquisição de P em uma floresta tropical no Costa Rica, observaram que as estratégias de aquisição de P variam entre as espécies. As pioneiras apresentam características foliares aquisitivas como, por exemplo, alta concentração de N nas folhas. E as não-pioneiras características foliares mais conservativas como o investimento em massa foliar.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Base de Manejo Florestal, situada cerca de 90 km a noroeste de Manaus. O acesso ao local é feito pela rodovia federal BR-174 até o km 50 e, posteriormente, pela vicinal ZF-2 (como a base é conhecida). As coordenadas geográficas da área de estudo são: 2° 38' 380" de latitude sul e 60° 09' 499" de longitude oeste, aproximadamente, 124 m acima do nível do mar (Laboratório de Manejo Florestal).

Segundo a classificação de Köppen, o clima local é classificado como tropical do tipo Af, caracterizado por temperaturas, precipitação e umidade relativa elevadas. A temperatura média anual é de 27° C, variando de 24 a 31° C (Ranzani, 1980). A precipitação média anual da área da base de campo do Laboratório de Manejo Florestal (LMF) do INPA é 2.500 mm. A precipitação é distribuída em duas épocas distintas ao longo do ano: a chuvosa que ocorre entre dezembro e maio e a seca que ocorre entre junho e novembro (Higuchi, 2011).

O experimento foi desenvolvido em uma das redes de parcelas permanentes dentro do experimento de manejo florestal conhecido como BIONTE (Biomassa e Nutrientes Florestais), gerenciado pelo LMF. A vegetação da área de estudo é coberta por floresta tropical úmida de terra firme típica da Amazônia Central (Higuchi et al. 1997) com alta diversidade florística (Gauí et al. 2019). Radam (1978), caracteriza a vegetação da região como uma sub-região dos baixos platôs da Amazônia com base na geomorfologia, levantamentos florísticos e em inventários florestais. O autor, subclassificou a mesma em macro-ambiente de relevo tabular, onde a cobertura florestal é densa, raramente com estrato superior uniforme sendo muitas vezes alterada por manchas de floresta aberta onde os estratos arbustivos e herbáceos são compostos por regeneração natural das espécies arbóreas, palmeiras de pequeno porte e plantas não-vasculares.

Segundo Ferraz et al. (1998), a topografia local tem sequências de platôs, encostas e baixios. Os solos dos platôs apresentam textura argilosa, nas encostas, variam de argilo-arenosos próximos aos platôs e areno-argilosos próximos aos baixios e os solos nas áreas de baixio apresentam textura arenosa. Os solos nessas áreas foram classificados em três tipos: latossolo amarelo nos platôs; podzólicos vermelho-amarelo nas encostas e arenossolos hidromórficos nos baixios. Ainda segundo estes autores, o padrão da distribuição vertical dos teores de nutrientes trocáveis K, Ca e Mg indicam que é na camada mais próxima à cobertura vegetal onde se processa com maior intensidade a

ciclagem de nutrientes sendo fator importante para a manutenção da fertilidade dos solos, em função da baixa disponibilidade de nutrientes para as plantas, deste modo, os solos são classificados como distróficos.

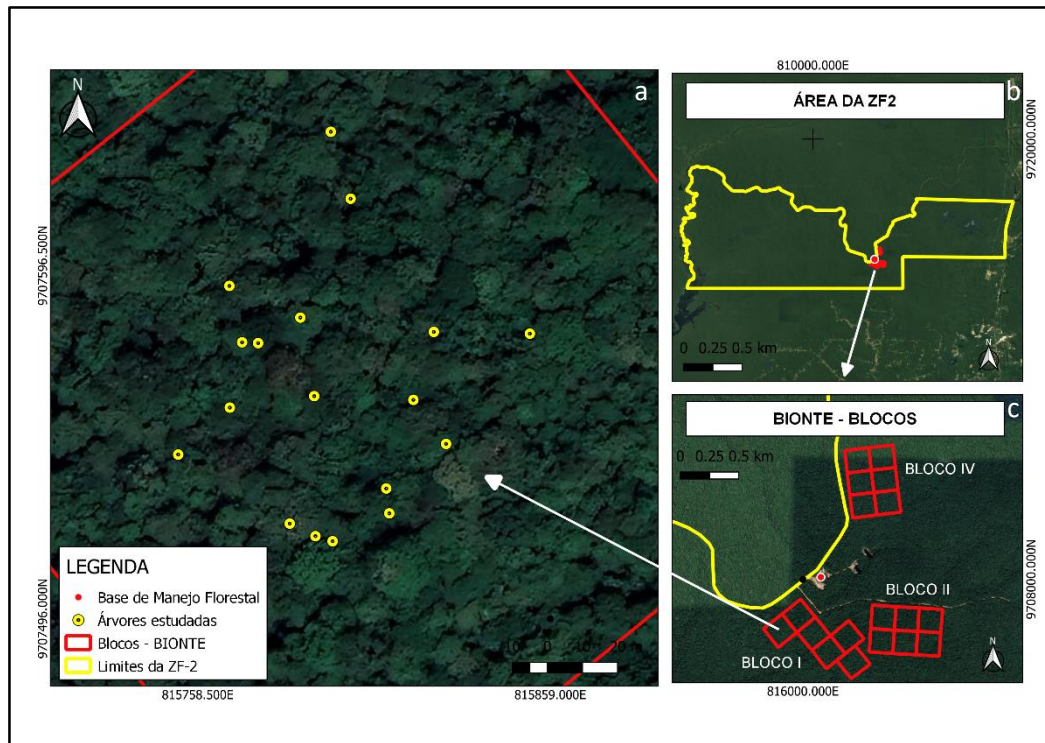


Figura 1. a - Localização da Base de Manejo Florestal da Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2), b – Localização da área de estudo, c – Distribuição das árvores alvo do estudo dentro do tratamento (T3).

O projeto BIONTE teve início na década de 80, com início do corte seletivo em 1987, o experimento cobriu uma área de 72 hectares, na forma de um delineamento em blocos casualizados. Foram instalados três blocos (Blocos I, II e IV) de 24 ha cada (600 m × 400 m) e subdivididos em seis sub-blocos de quatro hectares (200 m × 200 m) (Figura 1). No centro de cada sub-bloco foi estabelecida uma parcela permanente de 1 hectare (100 m × 100 m), com a finalidade de diminuir o efeito de borda entre os tratamentos, essas parcelas são remedidas anualmente desde 1990. Foi realizada a remoção de biomassa de espécies comerciais em três diferentes intensidades de corte, sendo T1 o tratamento com baixa intensidade, onde houve uma redução de 1/3, ou seja, cerca de 25% em área basal, equivalente a 34 m³ ha⁻¹. T2 sendo o tratamento com intensidade média de remoção (50%), 49 m³ há⁻¹. E o T3 com alta intensidade, com redução de, aproximadamente, 75% da área basal das espécies (67 m³ há⁻¹) (Higuchi et al. 2004; Pinto 2008).

4.2. Desenho amostral

4.2.1. Seleção das espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras

Para representar dois tipos funcionais de plantas foram selecionadas seis espécies: três definidas como pioneiras e três como não-pioneiras, com três indivíduos de cada espécie, sendo ao todo são dezoito árvores selecionadas para este estudo (Tabela 1). Os principais critérios para selecionar as árvores foram o diâmetro à altura do peito (DAP a 1,30 m acima do solo) >10 cm, acessibilidade e, principalmente, a disponibilidade de um número mínimo de três indivíduos por espécie. Apesar de existir na área de estudo, uma alta diversidade de espécies, o número de espécies consideradas raras é desproporcional (Gauí et al. 2019), dificultando a seleção de espécies com número de indivíduos satisfatório. Com base nesses critérios citados anteriormente, o tratamento T3 do Bloco I foi escolhido como sítio de estudo. Com auxílio de um GPS GARMIN 64sc foi realizado o georreferenciamento de cada indivíduo arbóreo selecionado para este estudo.

Tabela 1. Descrição das espécies arbóreas escolhidas para este estudo, incluindo tipo funcional, nome da espécie, família, número de indivíduos e DAP mínimo e máximo.

Tipo funcional	Nome da espécie	Família	Nº de indivíduos	DAP min-max (cm)
Pioneira	<i>Bellucia sp</i>	Melastomataceae	3	18.0 - 21.3
	<i>Byrsonima duckeana</i>	Malpighiaceae	3	14.8 - 27.4
	<i>Croton matourensis</i>	Euphorbiaceae	3	22.5 - 44.6
Não-pioneira	<i>Eschweilera truncata</i>	Lecythidaceae	3	10.4 - 36.2
	<i>Protium hebetatum</i>	Burseraceae	3	10.8 - 14.7
	<i>Swartzia reticulata</i>	Fabaceae	3	22.5 - 23.4

Para escolha e classificação das espécies quanto ao grupo funcional (pioneira ou não-pioneira) foi utilizado como base a lista de inventário florestal do LMF, além do estudo florístico realizado na área do BIONTE por Gauí et al. (2019). Os autores falam que a exploração seletiva de madeira proporcionou mudanças na composição florística, mas, não provocou a diminuição na riqueza de espécies após sua aplicação. Os traços funcionais foram considerados a partir das características morfológicas e fisiológicas das espécies, como exemplo, ciclo de vida e exigência de luz.

4.2.2. Coleta e processamento de deposição de serapilheira

Foram instalados quatro coletores de deposição de serapilheira distribuídos sob a área de influência da copa de cada indivíduo (Figura 2). Para estimar a área da copa, foi realizada a medição in loco com uma trena graduada, tendo como base a orientação espacial de uma bússola. Todas as copas das árvores foram medidas em quatro orientações, nos sentidos Norte, Sul, Leste e Oeste.

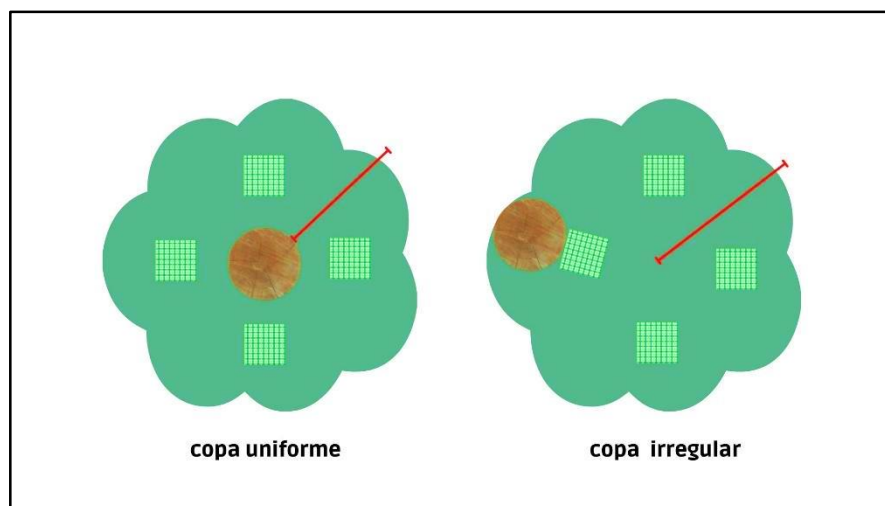


Figura 2. Esquema de distribuição dos coletores de deposição de serapilheira em torno das árvores foco deste estudo, em função da área de influência da copa.

A serapilheira foi coletada de maio de 2022 a abril de 2013, quinzenalmente, para evitar a decomposição do material dentro dos coletores (Oliveira e Carvalho, 2009; Ourique et al. 2016). Foram instalados quatro coletores no entorno de cada árvore, com estrutura quadrangular de $0,25\text{ m}^2$ cada, totalizando uma área amostral de 1 m^2 por árvore. Os coletores foram confeccionados em tubo PVC com fundo de tela de nylon com malha de 1 mm e a uma altura de 1m do solo. A deposição de serapilheira consiste em uma amostra composta dos quatro coletores de cada árvore. As amostras quinzenais foram agrupadas em amostras mensais para cada árvore. Durante a coleta, o material era identificado, armazenado em embalagem plástica do tipo zip-lock com intuito de evitar perda de umidade e encaminhado dentro de 24-48 h para o LMF para triagem e processamento. Durante esse período, foi feito o registro de precipitação, coletada diariamente por meio de um pluviômetro manual, localizado na Base de Manejo Florestal da Estação Experimental de Silvicultura Tropical.

As amostras foram separadas em frações, sendo folha total, galhos finos (diâmetro ≤ 2 cm), material reprodutivo (flores, frutos e sementes) e miscelânea (material vegetal/animal não identificado) (Almeida et al. 2015). Na fração de folha total, foi realizada a identificação e separação das folhas das árvores das espécies foco do estudo – fração folha da espécie. Ao todo foram separadas e pesadas cinco frações. As frações foram secadas em estufa por 48-60h à 60°C. Após o período de secagem, foi determinada a massa seca em gramas (g), a pesagem foi realizada diariamente até peso constante. Para auxiliar a identificação das folhas dessas espécies na serapilheira, foram feitas exsiccatas das árvores de cada espécie alvo. A balança utilizada neste estudo foi uma balança analítica TOLEDO modelo PS 360 e a estufa foi uma TECNAL TE-394/3.



Figura 3. a) coleta de deposição de serapilheira; b) amostra de serapilheira; c) triagem do material; d) identificação da folha da espécie alvo do estudo; e) exsiccata para auxiliar na identificação das folhas das espécies alvo.

4.2.3. Coleta e processamento de folhas verdes

A coleta de ramos de folhas verdes foi realizada mensalmente, selecionando entre 5 e 10 folhas por árvore. As folhas coletadas foram etiquetadas e armazenadas em saco plástico do tipo zip-lock com o cuidado de manter a integridade das amostras e quando necessário, as amostras foram refrigeradas até a triagem do material, dentro do prazo de 24h após a coleta. Na medida do possível, de cada indivíduo arbóreo foram coletados

ramos que estavam em plena luz e, quando em sub-bosque, foram coletados da parte superior da copa.

Após a coleta dos ramos foram selecionadas folhas preferencialmente maduras, não deterioradas ou que apresentassem problemas com herbivoria, ou seja, com bom aspecto fitossanitário. Após a coleta, as amostras de folhas verdes foram encaminhadas ao LMF para processamento. O processamento da folhagem verde consistiu, primeiramente, na organização e prensagem do material, em seguida a secagem a 60°C por cerca de 48h e pesagem do material seco, até atingir peso constante.

4.2.4. Fenologia

Ao longo dos 12 meses de coleta de material vegetal também foi realizado o monitoramento fenológico, quinzenal, das árvores deste estudo com o intuito de se conhecer e determinar seus padrões fenológicos e relacionar a queda foliar com a dinâmica de deposição de serapilheira. Para a perfeita visualização das copas e mais precisamente dos ramos, foi utilizado um binóculo com lente 8 m x 21 m para detalhar todos os estádios fenológicos ocorrentes nos indivíduos estudados. Todas as observações das fenofases foram anotadas em ficha de campo onde constavam informações específicas referentes à floração (botões florais, flores), frutificação (frutos verdes, frutos maduros, frutos vazios), disseminação (queda natural dos frutos ou sementes) e mudanças foliares (folhas verdes, folhas maduras, desfolha parcial, desfolha total), como recomendado por Fournier e Charpantier (1975).

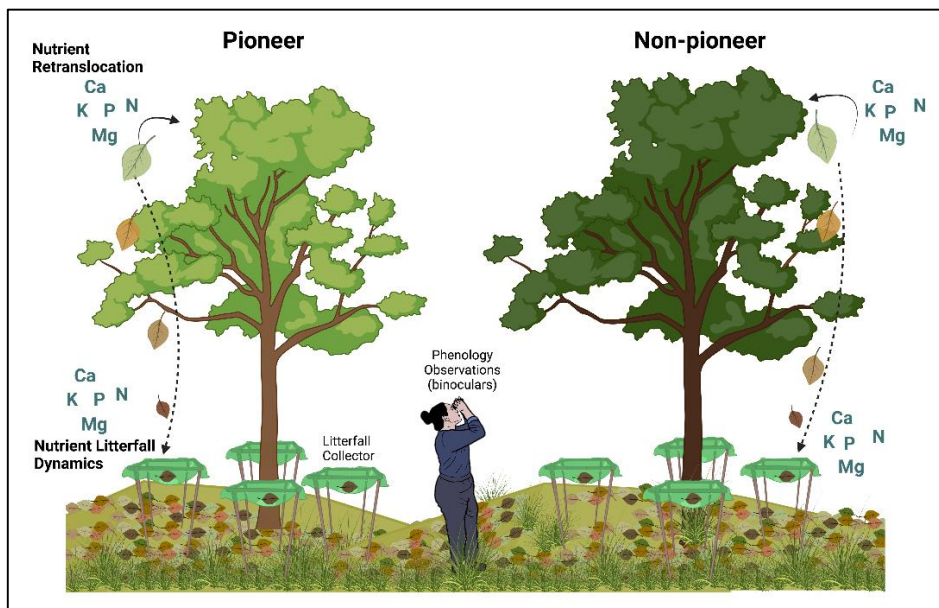


Figura 4. Ilustração representando as coletas de dados de campo realizadas neste estudo.

4.3. Quantificação da deposição de serapilheira

Foi feita uma amostra composta dos quatro coletores de cada árvore. As coletas quinzenais dos coletores (amostra composta) de cada árvore foram agrupadas em amostras mensais. A deposição mensal foi obtida por meio do somatório das coletas quinzenais de serapilheira por grupos e total. A deposição anual da serapilheira foi obtida por meio do somatório da produção mensal dos indivíduos. Os dados foram registrados em $\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ para permitir a comparação com outros estudos (Almeida et al. 2015).

4.4. Quantificação da retranslocação de nutrientes

A eficiência de retranslocação de nutrientes (E_r) é a proporção de nutrientes retranslocados antes da abscisão foliar em função da relação entre a concentração de nutrientes da folha senescente e a concentração da folha verde, conforme equação (Killinbeck, 1996). A eficiência de retranslocação foi calculada com base na média dos indivíduos arbóreos representativos de cada grupo.

$$E_r = (F_{\text{verde}} - F_{\text{senescida}})/F_{\text{senescida}} \times 100 \quad \text{Eq. 2}$$

Onde F_{verde} e $F_{\text{senescida}}$ representam a concentração de nutrientes do material verde e senescente, respectivamente, em uma base de peso seco. Segundo van Heerwaarden et al. (2003), concentrações baseadas em massa podem subestimar a eficiência de retranslocação real porque ignoram as mudanças na massa foliar durante a senescência. No entanto, Aerts (1996) sugeriu que essa perda é muito pequena porque a massa foliar perdida durante a senescência, devido a retirada de compostos solúveis, é inferior a 10%.

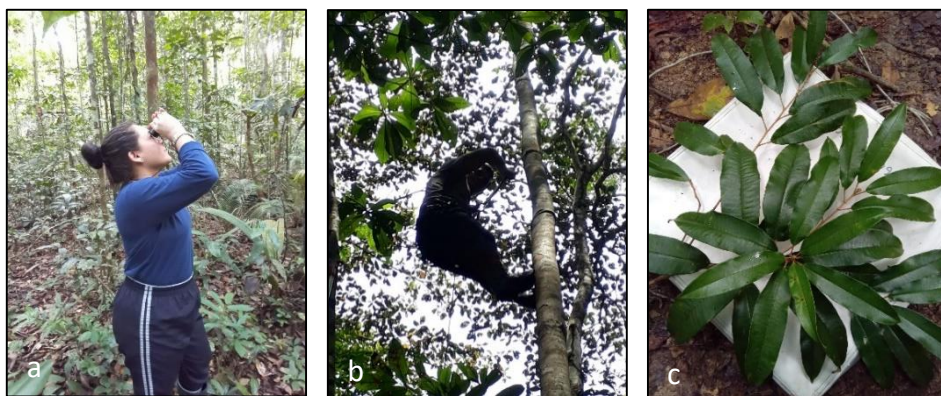


Figura 5. a) Observação de eventos fenológicos no campo, com auxílio de binóculo; b) Escalada para coleta de folhas verdes; c) Material coletado para determinação de concentração de nutrientes de folha verde.

4.5. Análises químicas

As amostras de folhas verdes e serapilheira foliar das espécies selecionadas foram trituradas em moinho Tipo Willye. Para evitar a contaminação das amostras foi realizada a limpeza do moinho a cada moagem. Após esse processo, as amostras foram armazenadas em tubos do tipo Eppendorf e encaminhadas para análise no Laboratório de Análise de Solo e Tecido Vegetal (LASP) da EMBRAPA Amazônia Ocidental, onde foi realizada análise química de N, P, K, Ca e Mg, seguindo a metodologia de Malavolta, Vitti e Oliveira (1997). Em todos os elementos foi realizada a digestão do tipo ácida quente. A extração de P, K, Ca e Mg foi nitro-perclórica com determinação analítica de K, Ca e Mg por Espectrofotometria por Absorção Atômica e de P por Espectrofotometria Ótica. Para N a extração foi por meio de ácido sulfúrico com determinação analítica por meio de Destilador Kjeldahl.

4.6. Análises estatísticas

Os dados foram tabulados com a utilização do software de planilhas Excel (Microsoft 365). Para a execução das análises foi utilizado o software Programa R versão 4.2.3 para Windows. Foi aplicado o teste de Shapiro Wilk para verificação da normalidade de todos os dados utilizados neste trabalho. Para os dados que não apresentaram normalidade, foram aplicadas estatísticas não paramétricas.

Para responder os objetivos específicos foram utilizados os seguintes testes:

Objetivo 1: *Comparar a dinâmica de deposição de serapilheira foliar entre espécies pioneiras e não-pioneiras.*

- ✓ Comparação de médias combinadas, serapilheira e tempo - Medições repetidas

Comparação da deposição de serapilheira nos diferentes grupos (pioneira e não-pioneira) com o passar do tempo foram analisados com uma análise de variância fatorial conforme o modelo linear aditivo descrito abaixo.

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \gamma_j + \alpha\gamma_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

Onde:

y_{ijk} = deposição de serapilheira;

μ = média geral do experimento;

α_i = efeito dos grupos;

γ_i = efeito do tempo;

α_{ij} = efeito da interação dos grupos e tempo;

ϵ_{ijk} = erro aleatório associado à amostragem.

Estes testes foram realizados de acordo com a metodologia de von Ende (1993), considerando dois grupos com diferentes traços funcionais (pioneira e não-pioneira) e 12 medições mensais da deposição de serapilheira. De acordo com a metodologia de von Ende (1993), o valor de F deve ser corrigido utilizando os fatores de Greenhouse – Geisser (G-G) e Huynh – Feldt (H-F) para inferir sobre cada variação, quando medidas repetidas são tomadas nos mesmos indivíduos arbóreos ou unidades experimentais. Nesse método as inferências devem ser feitas com base no menor valor dos fatores (G-G e H-F), uma vez que o menor valor tende a ser o mais conservador. O objetivo foi verificar se a deposição de serapilheira é influenciada pelos diferentes grupos, com o passar do tempo. A hipótese nula testada foi: a deposição de serapilheira não depende dos grupos e nem do tempo. Os valores de F foram substituídos por G-G e H-F, que são probabilidades ajustadas por Greenhouse-Geisser e Huynh-Feldt, respectivamente.

Objetivos 2, 3 e 4:(2) *Comparar retranslocação de N, P, K, Ca e Mg em espécies arbóreas pioneiras e não pioneiras;* (3) *Comparar a concentração de nutrientes em folhas verdes e serapilheira foliar entre espécies pioneiras e não pioneiras e* (4) *Comparar o fluxo de nutrientes pela serapilheira foliar de espécies pioneiras e não pioneiras.*

Para endereçar tais objetivos foram executadas análises não paramétricas, uma vez que os dados não seguiram a distribuição normal - (Mann-Whitney/Wilcoxon). Foram testadas as seguintes hipóteses: (2) H_0 : Não há diferença na retranslocação de N, P, K, Ca e Mg entre os diferentes grupos funcionais, ou seja, a média da retranslocação das espécies pioneiras (μ_1) é igual a média das não-pioneiras (μ_2). (3) H_0 : Não há diferença na concentração de nutrientes em folhas verdes e serapilheira foliar entre os diferentes grupos funcionais, ou seja, a média da concentração de nutrientes em folhas verdes e serapilheira das espécies pioneiras (μ_1 e μ_3) é igual a média das não-pioneiras (μ_2 e μ_4). (4) H_0 : Não há diferença no fluxo de nutrientes pela serapilheira foliar entre os diferentes grupos funcionais, ou seja, a média do fluxo das espécies pioneiras (μ_1) é igual a média das não-pioneiras (μ_2).

Inferências estatísticas

As inferências estatísticas deste projeto foram feitas de acordo com a tabela de escala de probabilidade do IPCC, 2010.

Tabela 2. Escala de probabilidade.

Termo	Probabilidade
Virtualmente diferente	99-100%
Muito provável	90-99%
Provável	66-90%
Improvável	33-66%
Muito improvável	10-33%
Excepcionalmente improvável	1-10%

Fonte: IPCC, 2010

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Precipitação

A precipitação foi coletada com um pluviômetro manual localizado na base da ZF2. Os índices pluviométricos são coletados, nessa área, diariamente pelo LMF/INPA e contam com uma série histórica de 10 anos. Contudo, para esta pesquisa foi considerada a precipitação mensal para correlacioná-la com os dados de serapilheira. Os dados de precipitação estão apresentados na tabela X.

Tabela 3. Dados de precipitação mensal (mm) da área de estudo (ZF-2) durante o período avaliado.

Meses/Ano	Precipitação ZF-2 (mm)
Maio/22	254
Junho/22	172
Julho/22	91
Agosto/22	101
Setembro/22	75
Outubro/22	127
Novembro/22	172
Dezembro/22	182
Janeiro/23	351
Fevereiro/23	627
Março/23	459
Abri/23	303
	2914

A precipitação média anual da área de estudo, considerando todo o período avaliado (maio de 2022 a abril de 2023), foi de 2914 mm, com distribuição de 75% e 25% das chuvas no período chuvoso e seco, respectivamente. Considerando a série histórica da Embrapa/CPAA de 1971 – 2010 verifica-se que a precipitação média anual para a região fica em torno de 2612 mm. Logo, a precipitação da área de estudo, ficou acima da série histórica de 39 anos da EMBRAPA. Assim, o ano monitorado pode ser caracterizado atípico em relação à quantidade de precipitação, com, aproximadamente, 12% a mais de chuva que a média histórica.

De acordo com o período da sazonalidade regional local, verifica-se que a precipitação se encontra distribuída conforme o descrito na literatura. Segundo Silva et al. (2002) é caracterizado por dois períodos distintos, o seco que ocorre de junho a

novembro e o chuvoso de dezembro a maio. É possível verificar na Figura 6, que os meses com maior índice de precipitação foram os citados na literatura como meses chuvosos.

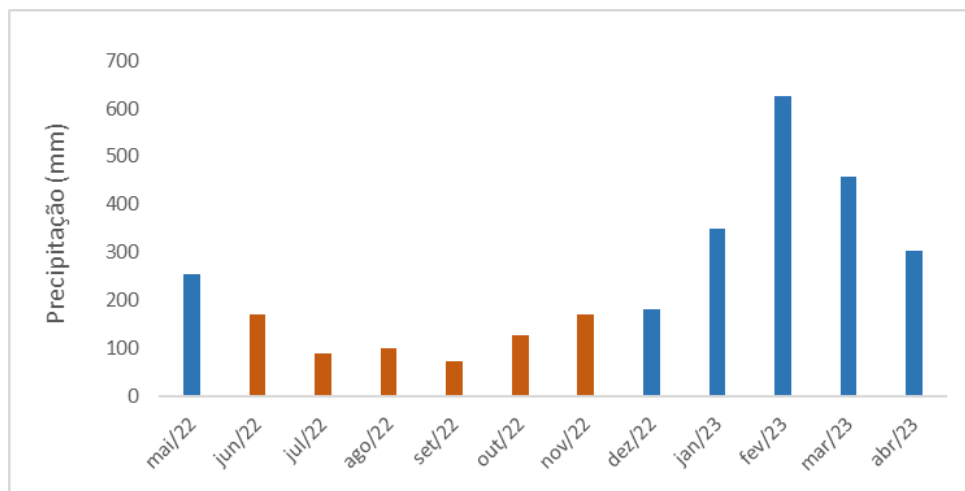


Figura 6. Distribuição das chuvas durante o período estudado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA/ZF2.

5.2 Dinâmica de deposição de serapilheira total

Para verificar a dinâmica de deposição de serapilheira nas pioneiras e não pioneiras foram realizadas coletas quinzenais durante o período de maio/2022 a abril/2023. A produção média anual da serapilheira total para esse período foi de $8,6 \pm 0,5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (Tabela 4). Considerando as frações, verificou-se que a fração foliar apresentou maior contribuição na produção total de serapilheira, o equivalente a $5,9 \pm 0,5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, o que representa 68% do total, seguido pelas frações material reprodutivo, miscelânea e galhos finos, conforme a Figura 7.

Tabela 4. Produção média de serapilheira por frações e total ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) registrados ao longo de 1 ano.

Folhas	Galhos finos	Material reprodutivo	Miscelânea	Total
$5,90 \pm 0,51$	$0,77 \pm 0,16$	$1,19 \pm 0,33$	$0,83 \pm 0,05$	$8,69 \pm 0,49$

Intervalo de confiança (95%)



Figura 7. Contribuição de cada fração (%) para a produção anual total de serapilheira.

Os valores de deposição anual de serapilheira total ficaram próximos aos encontrados em outros estudos (Luizão, 1989; Luizão e Schubart, 1987; Martins et al. 2018) (Tabela 5). Na maior parte dos estudos, os maiores picos de deposição do material foliar ocorreram nos meses de junho a setembro. O padrão de produção das frações que compõem a serapilheira, especialmente foliar, corrobora com vários estudos que obtiveram resultados semelhantes (Meguri, Vinueza e Dellitti, 1979; Ourique et al. 2016; Almeida et al. 2015).

Tabela 5. Estimativas de deposição de serapilheira total em outros estudos.

Autor	Local	Deposição (Mg ha⁻¹ ano⁻¹)
Pereira et al. (2017) controle	Castanhal-PA	6,65
Pereira et al. (2017) remoção	Castanhal-PA	6,24
Luizão (1989)	Manaus-AM	8,25
Almeida et al. (2015)	Claudia-MT	8,59
Santana, Souza e Almeida (2003)	Marituba-PA	9,33
Meguro, Vinueza e Dellitti, (1979)	São Paulo-SP	9,40
Ourique et al. (2016)	Manaus-AM	7,10
Luizão e Schubar, (1987)	Manaus-AM	7,42

5.3. Dinâmica de deposição de serapilheira em Pioneiras e Não pioneiras

Os resultados da análise de variância (Anova), executada para verificar se as variações da deposição de serapilheira são devidas aos grupos (pioneira e não pioneiras),

com o passar do tempo, estão apresentados na Tabela 6. Considerando a variação no mês, é virtualmente certo haver diferença na deposição de serapilheira foliar ($p = 0,009$), ou seja, a serapilheira variou com o passar dos meses. Na interação entre mês e grupo é virtualmente certo haver diferença ($p = 0,007$), indicando que a serapilheira variou entre os grupos com diferentes traços funcionais ao longo do tempo. O mesmo resultado foi encontrado na interação mês e espécie ($p = 0,007$), ou seja, a serapilheira variou entre as espécies e com o tempo.

Tabela 6. Anova com medidas repetidas para a deposição de serapilheira foliar entre espécies e grupos com diferentes traços funcionais.

Fonte de variação	G.L	SQ	QM	F	P	G-G	H-F
Grupo	1	7,379	7,379	78,341	0,000		
Espécie	2	0,206	0,103	1,092	0,367		
Grupo*Espécie	2	0,082	0,041	0,433	0,658		
Erro	12	1,130	0,094				
Mês	11	2,155	0,196	4,416	0,000	0,009	0,001
Mês*Espécie	22	3,418	0,155	3,503	0,000	0,007	0,000
Mês*Grupo	11	2,275	0,207	4,662	0,000	0,007	0,000
Mês*Espécie*Grupo	22	3,377	0,154	3,461	0,000	0,007	0,000
Erro	132	5,855	0,044				

Greenhouse-Geisser Epsilon: 0,284 e Huynh-Feldt Epsilon: 0,554

A deposição média mensal das pioneiras foi de $0,45 \pm 0,07 \text{ g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ e das não pioneiras foi de $0,08 \pm 0,03 \text{ g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ (IC =95%). Na Figura 8, é possível verificar que a média das pioneiras foi maior do que a das não pioneiras em todos os meses avaliados. Possivelmente, a maior produção de serapilheira foliar nas pioneiras seja em função de suas características aquisitivas que lhes confere menores longevidade e renovação foliares do que as não pioneiras.

Informações sobre deposição de serapilheira, no que diz respeito as espécies com diferentes traços funcionais, ainda são poucas e, quando existentes, são isoladas, sem uma clara convergência para o entendimento das espécies pioneiras e não pioneiras. Benvenuti-Ferreira et al. (2009) avaliaram a relação entre deposição de serapilheira e variáveis dendrométricas de árvores de acordo com a classificação sucessional. Os autores verificaram que espécies com características pioneiras tendem a produzir mais

serapilheira por ano que secundárias e clímax. Werneck et al. (2001) verificaram que em uma área perturbada a maior deposição de matéria orgânica no solo não está condicionada ao maior ou menor número de espécies pioneiras, mas sim à estrutura da floresta e a melhor formação do dossel.

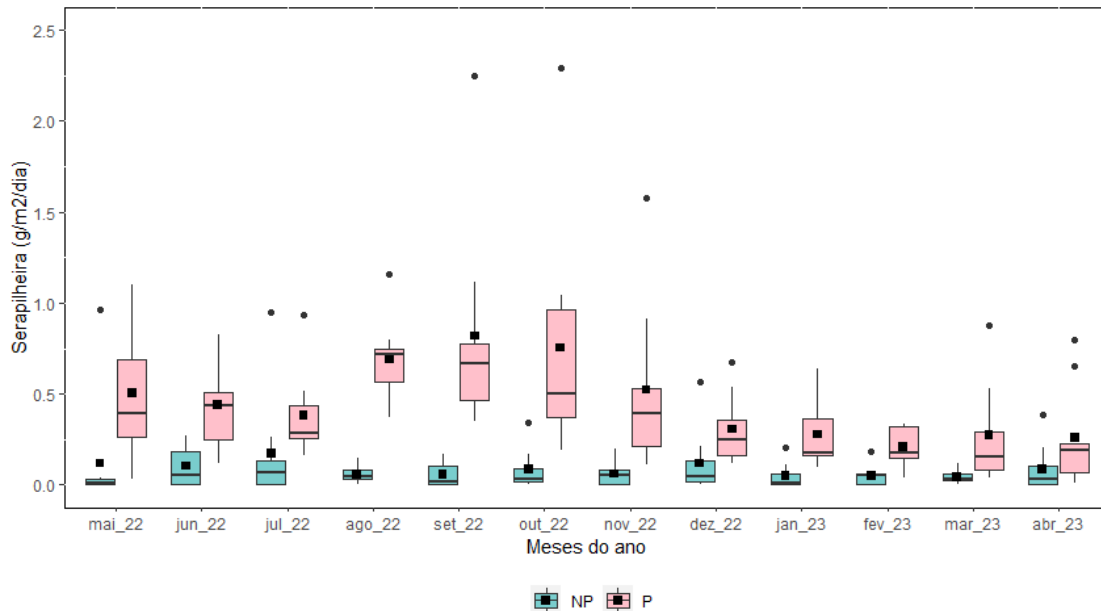


Figura 8. Produção média mensal de serapilheira foliar ($\text{g m}^{-2} \text{dia}^{-1}$) de pioneiras e não pioneiras ao longo de 1 ano.

5.4. Relação da deposição de serapilheira e precipitação

Diversos estudos indicam haver uma relação contrária entre disponibilidade hídrica e deposição de serapilheira (Vitousek, 1984). Esses resultados corroboram com os encontrados neste estudo, onde verificou-se que durante o período seco (junho a novembro/2022), houve um aumento na deposição total de serapilheira, fortemente influenciado pela troca foliar que ocorreu, em sua maioria, nesse período (Figura 9). Diversos autores, como Santana, Souza e Almeida (2003), Almeida et al. (2015), Terror et al. (2011), também verificaram deposição máxima de serapilheira foliar entre maio e setembro, período com menores índices de precipitação.

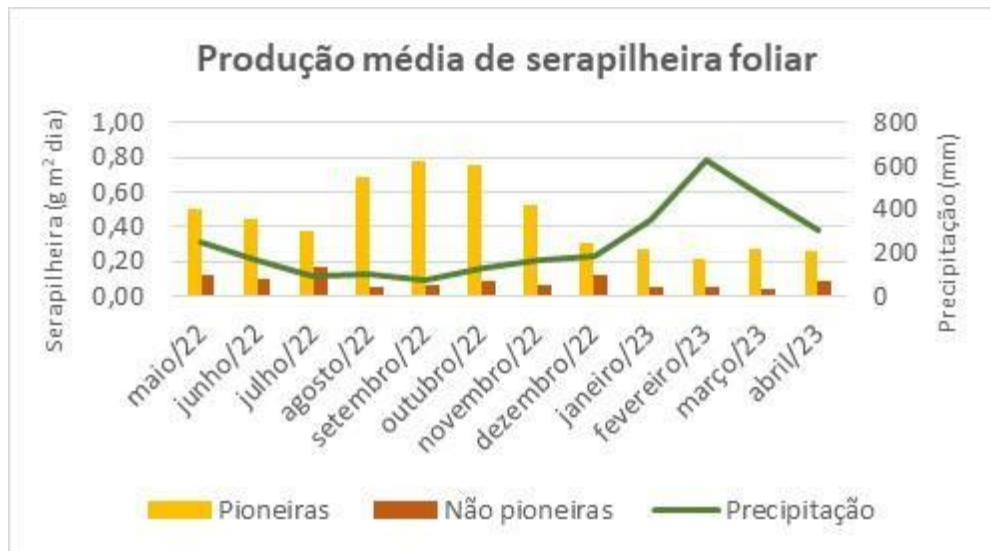


Figura 9. Produção média mensal de serapilheira foliar ($\text{g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) de pioneiras e não pioneiras ao longo de 1 ano.

Como verificado, a produção de serapilheira segue um padrão sazonal, com pico no mês de agosto, início da estação seca. Esses resultados corroboram com outros estudos, como de Almeida et al. (2015) que ao investigarem a interferência da exploração seletiva de madeira na produção de serapilheira em três áreas exploradas e em duas intactas, encontraram produção média de $9,9 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ e $11,7 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, respectivamente. Nesse mesmo estudo, os autores verificaram que a maior produção foi encontrada nos meses de elevada temperatura do ar, baixa precipitação pluviométrica e umidade relativa do ar. Pereira et al. (2017), também obtiveram a mesma tendência de pico de produção nesse período.

Quando a deposição de serapilheira é correlacionada com a precipitação, verifica-se que a mesma apresentou correlação negativa e significativa com esta variável em ambas as espécies com diferentes traços funcionais; pioneiras ($r = -0,72$; $p = 0,008$) e não pioneiras ($r = -0,40$; $p = 0,191$). O sinal negativo indica que existe uma tendência das maiores produções estarem associadas aos menores índices de precipitação. A Figura 9 mostra o comportamento da serapilheira foliar em relação à precipitação, comprovando dessa forma essa tendência. Nota-se que, em ambas espécies com diferentes traços funcionais, nos meses de menores índices de precipitação houve acréscimo na deposição de serapilheira.

De acordo com esses resultados, as pioneiras apresentam maior relação com a precipitação ($r = -0,72$; $p = 0,008$) do que as não pioneiras ($r = -0,40$; $p = 0,191$). Isso pode ser explicado pelas estratégias das espécies pioneiras, as quais são caracterizadas

por maximizar a captura de recursos. Essas espécies buscam obter um uso eficiente dos recursos disponíveis de imediato e dessa maneira, apresentam maior aptidão a locais com disponibilidade de recursos. Sendo assim, são mais propensas a sofrer de imediato com a escassez de recursos, como o déficit hídrico.

Existem algumas hipóteses que tentam explicar o aumento de deposição de serapilheira foliar no início da estação seca. Conservação da água para evitar o estresse hídrico seria uma possível causa. No período seco as plantas aumentam a deposição como uma estratégia de defesa para evitar a perda de água. Outra hipótese é o aproveitamento da máxima radiação solar para alcançar a máxima eficiência fotossintética, por isso as plantas renovariam suas folhas nesse período. A terceira hipótese seria uma tentativa de evitar o ataque de herbívoros e patógenos, já que folhas novas tem estrutura mais frágil contra seus ataques, assim as plantas fazem a troca foliar no período mais seco para permitir a maturação foliar até o início da estação chuvosa, que é o período mais favorável aos ataques.

Chauvel et al. (1992), explica que a absorção de água e nutrientes pelo sistema radicular, especialmente nos primeiros 40 cm do solo, é beneficiada pelas chuvas frequentes e atividades biológicas, em florestas sobre Latossolo Amarelo. No entanto, a diminuição das chuvas por mais de uma semana resulta no esgotamento da reserva de água disponível no solo às plantas. Com a diminuição da umidade do solo, as árvores dispersam folhas velhas para diminuir a perda de água por transpiração (van Schaik et al. 1993). Assim, a distribuição das chuvas torna-se importante para determinar a produção da serapilheira (Luizão, 1989).

Ourique et al (2016) encontraram correlação negativa entre produção mensal de serapilheira e a precipitação mensal em duas topografias distintas ($r = -0,83$; $p = 0,001$ para platô; e $r = -0,70$; $p = 0,011$ para o baixio). Os autores verificaram que no período de menor precipitação acumulada, foi o período de maior deposição de serapilheira. Uma das explicações sugeridas pelos autores para tal fato é que se trata de uma estratégia de sobrevivência das árvores para economizar água. Isso é corroborado em outros estudos. Santana, Souza e Almeida (2003); Almeida et al. (2015) e Pereira et al. (2017), explicam que isso é uma estratégia ecofisiológica das plantas no controle hídrico, reduzindo a perda de água por transpiração em períodos de elevada radiação solar e baixa precipitação pluviométrica, por meio da abscisão foliar.

No entanto, outros estudos também sugeriram que a elevada deposição de serapilheira no período seco é mais influenciada pela sazonalidade da radiação do que da

precipitação. As folhas levam em torno de um a dois meses de maturação para atingir a máxima capacidade fotossintética, o que explicaria o pico de troca foliar no início da estação seca, pois o período de maturação coincidiria com a época onde a disponibilidade de energia solar no ambiente é maior e de melhor qualidade. Essa seria uma estratégia de aproveitamento da época de maior insolação na tentativa de alcançar a máxima eficiência fotossintética (Lopes et al. 2016; Pereira et al. 2017).

Uma outra hipótese se dá com base na defesa contra ataques de herbívoros e patógenos microbianos. Ocorre que, a estação chuvosa favorece a proliferação de patógenos fúngicos que se beneficiam da alta umidade da região, especialmente nesse período e da vulnerabilidade das folhas mais jovens. Levando em consideração que as folhas jovens são mais palatáveis e que os herbívoros também são mais abundantes na estação chuvosa, sugere-se que as plantas realizam a renovação foliar no período mais seco do ano para ter tempo hábil das folhas maturarem até o início da estação chuvosa (Almeida et al. 2015; Lopes et al. 2016).

5.5. Deposição de serapilheira foliar e fenologia

As observações fenológicas foram realizadas quinzenalmente, no mesmo período de coleta de serapilheira. As coletas foram feitas com o auxílio de binóculos, durante os meses de maio de 2022 a abril de 2023. O monitoramento fenológico foi realizado para auxiliar na determinação dos padrões de troca foliares das espécies alvo deste estudo. Foram monitorados indivíduos arbóreos com DAP a partir de 10 cm, totalizando 18 indivíduos pertencentes a 6 espécies arbóreas. As espécies foram selecionadas com base nas características funcionais e densidade da madeira, como pioneiras e não pioneiras.

No início da estação seca, por volta de junho, foi observado um padrão geral de abscisão foliar, onde observou-se maior número de espécies perdendo folhas. As espécies *Byrsonima duckeana* e *Croton Matourensis* realizaram a troca foliar nesse período, seguida da imersão de folhas novas, que foram sucedidas pela floração a partir de outubro/novembro e frutificação a partir de fevereiro/março de 2023, respectivamente (Figura 10). Foi observado que no início da estação chuvosa foi o período de menor número de espécies perdendo folhas.

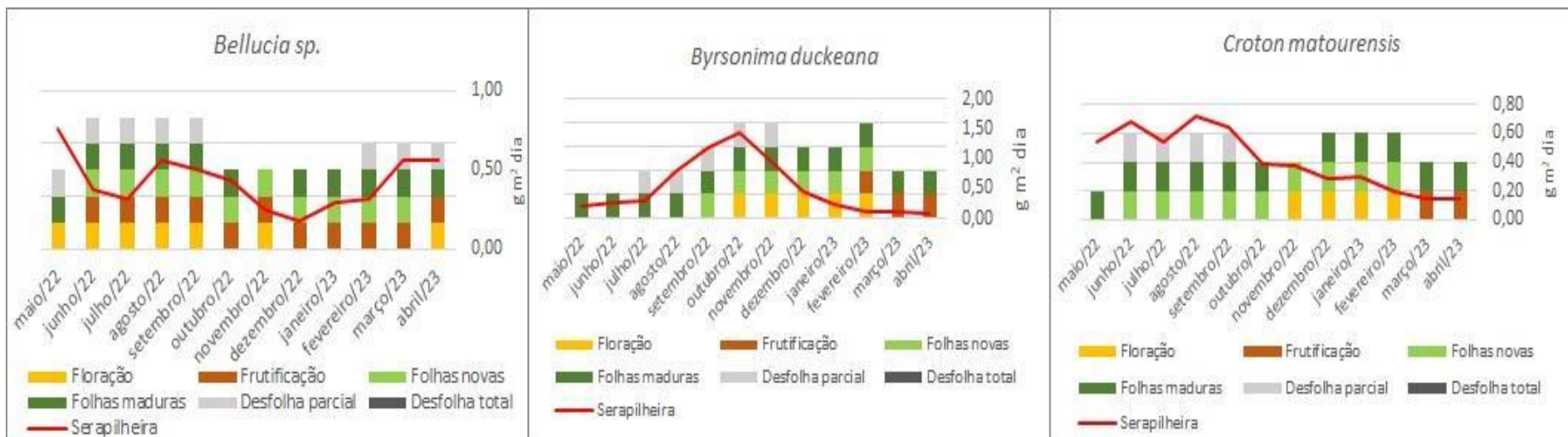


Figura 10. Relação da fenologia com a deposição de serapilheira foliar das espécies grupo de pioneiras *Bellucia sp.*, *Byrsonima duckeana* e *Croton Matourensis*, ao longo de 1 ano.

No geral, o gênero *Bellucia sp.* apresentou oscilação na queda foliar ao longo do ano entre os indivíduos (Figura 10). No início do monitoramento fenológico, em maio de 2022, dois indivíduos apresentavam desfolha parcial que logo foi sucedida pela emissão de novas folhas a partir de junho. No entanto, observou-se uma variação do início da frutificação entre os indivíduos, iniciando o primeiro em junho, o segundo em julho e o terceiro em agosto. Durante o início da frutificação houve uma tendência das copas continuarem com desfolha parcial, diminuindo a queda foliar (entre junho/julho de 2022). Isso pode ser explicado possivelmente pelo direcionamento dos nutrientes para a produção de folhas e/ou frutificação. O período das fenofases floração e frutificação para esse gênero variaram entre os indivíduos ao longo do ano, ocorrendo duas vezes em cada indivíduo.

As espécies não pioneiras apresentaram padrão semelhante ao das pioneiras. A desfolha parcial ou total coincidiu com o aumento de deposição de serapilheira foliar para a maioria dos indivíduos. Na Figura 11, é possível verificar a relação da fenologia com a deposição de serapilheira foliar das espécies *Eschweilera truncata*, *Protium hebetatum* e *Swartzia reticulata*.

A espécie *Eschweilera truncata* iniciou a desfolha parcial em outubro de 2022 até abril do ano seguinte. Nesse período ocorreu não apenas o pico de produção foliar para essa espécie, como também da floração (novembro/dezembro de 2022), seguida da frutificação (janeiro a março de 2023). A ocorrência de novas folhas só foi visualizada no último mês de observação, em um dos indivíduos. Já para *Protium hebetatum*, observa-se um padrão de queda foliar (desfolha parcial), que ocorreu de abril/agosto. Na Figura 11, é possível verificar que a emissão de folhas novas variou entre os indivíduos na maior parte do ano. A fenofase floração ocorreu em setembro, assim como a frutificação que durou até meados de março.

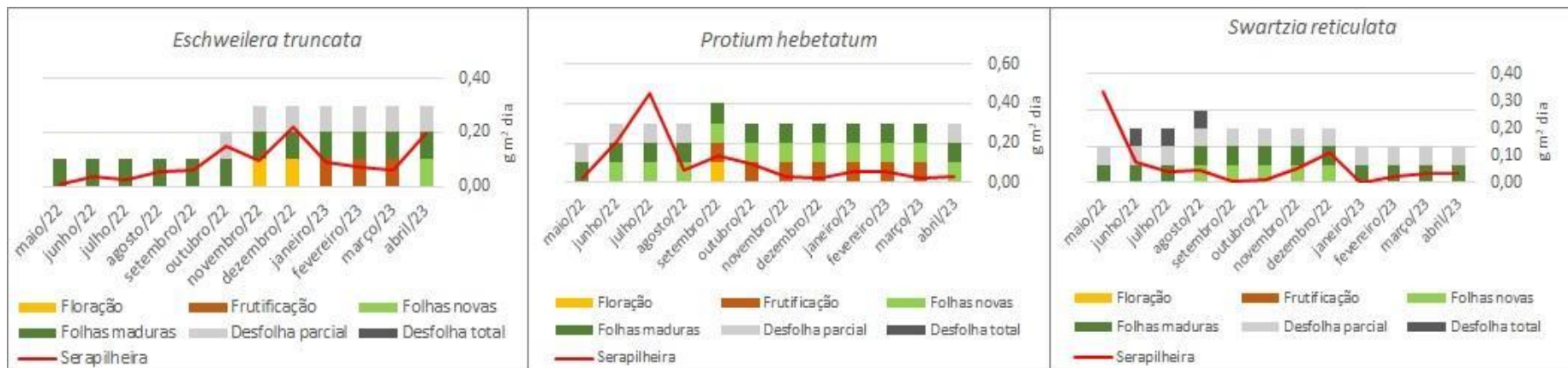


Figura 11. Relação da fenologia com a deposição de serapilheira foliar das espécies *Eschweilera truncata*, *Protium hebetatum* e *Swartzia reticulata* do grupo de não pioneiras, ao longo de 1 ano.

A espécie *Swartzia reticulata* foi a única do estudo a apresentar desfolha total (junho/agosto de 2022). A mesma é considerada uma espécie decídua. A emissão de novas folhas ocorreu entre agosto e setembro. No entanto, na Figura 11, ainda foram consideradas “folhas novas” até meados de dezembro por conta da coloração das folhas (verde-claro). Os indivíduos arbóreos dessa espécie não apresentaram as fenofases floração e frutificação durante o período observado. Na figura é possível observar desfolha parcial durante todo o ano. Esse fato pode ser explicado devido a um dos indivíduos dessa espécie não ter apresentado o mesmo comportamento das outras duas ao longo das observações fenológicas. O mesmo apresentou desfolha parcial nos 12 meses de acompanhamento. Além disso, as folhas estavam herbivoradas e aparentavam estar no final do ciclo foliar.

5.6. Eficiência de retranslocação de nutrientes

Embora as coletas tenham sido realizadas de maio/2022 a abril/2023, ou seja, proporcionado a observação da sazonalidade regional (estações seca e chuvosa), os dados de retranslocação de nutrientes, apresentados neste estudo, são referentes apenas aos meses de maio a agosto de 2022. Desde o princípio dessa pesquisa, as amostras seriam enviadas para análises em três períodos (maio a agosto/2022; setembro a dezembro/2022 e janeiro a abril/2023). Contudo, devido a avarias técnicas no equipamento das análises, não foi possível incluir os demais resultados de eficiência de retranslocação, concentração e fluxo de nutrientes nesta dissertação.

Para comparar a eficiência de retranslocação de nutrientes de N, P, K, Ca e Mg entre os grupos de espécies com diferentes traços funcionais foi realizado o teste de Shapiro-Wilk. Como os dados não mostraram distribuição normal, utilizou-se estatística não-paramétrica. Assim, foi realizado o teste Mann-Whitney/Wilcoxon. Considerando a retranslocação de nutrientes entre os grupos de pioneiras e não pioneiras, é muito provável haver diferença entre os grupos com diferentes traços funcionais ($p = 0,028$). Na Tabela 7, é possível verificar as médias da eficiência de retranslocação dos nutrientes foliares nas pioneiras e não pioneiras.

Tabela 7. Eficiência de retranslocação de nutrientes foliares entre os grupos.

Grupo	Retranslocação de nutrientes (%)				
	N	P	K	Ca	Mg
Pioneira	31.11 ± 3.01	71.08 ± 2.72	69.31 ± 5.66	23.71 ± 12.19	25.72 ± 7.94
Não-pioneira	12.53 ± 7.24	63.24 ± 7.46	62.22 ± 8.33	0.10 ± 25.35	8.59 ± 14.70

Intervalo de confiança (95%)

Os nutrientes mais retranslocados durante o período avaliado foram P e K. A eficiência do P foi de $71,08 \pm 2,75\%$ e $63,24 \pm 7,32\%$ (IC =95%) para pioneiras e não pioneiras, respectivamente. Para o K, as pioneiras apresentaram $69,31 \pm 5,66\%$ (IC =95%) e as não pioneiras $62,22 \pm 8,33\%$ (IC =95%). Esses resultados indicam uma maior eficiência por parte da vegetação na conservação desses dois elementos em seus tecidos vivos. A estimativa global mais recente para a porcentagem média de nutrientes que são reabsorvidos de volta nos tecidos vegetais vivos é de 62,1% para N e 64,9% para P (Vergutz et al. 2012), então os dados desse estudo se encontram dentro desse valor para P.

Segundo Vitousek (1982), Malavolta et al. (1997) e Machado et al. (2016), o P é o elemento que mais limita o crescimento das árvores nos ecossistemas de florestas tropicais e por ser um elemento solúvel nas plantas, antes da abscisão foliar, é retranslocado das folhas mais velhas para as mais novas no período de baixa precipitação. Killingbeck (2004), constatou em seu estudo que a reabsorção de P foi maior em locais de baixa fertilidade. De acordo com este autor em 1996, a eficiência de retranslocação é um mecanismo de conservação de nutrientes limitantes. Isso explicaria as taxas de eficiência de retranslocação elevadas para P, que é um nutriente escasso em solos da região. Aerts (1996), usando dados de uma ampla variedade de estudos com arbustos e árvores perenes e decíduas, não mostrou diferença na reabsorção de N e P entre os tipos fenológicos, e a reabsorção média de N e P foi de cerca de 50%.

Em relação ao K, a maioria dos estudos relata que a retranslocação desse elemento é menor na estação chuvosa. A explicação para isso é devida a mobilidade desse elemento na planta, o que facilitaria a sua lixiviação. Além disso, talvez a retranslocação desse elemento seja maior no período seco, por conta do seu papel fundamental na abertura e fechamento estomático, sendo um mecanismo fundamental no período de menor índice pluviométrico para evitar o déficit hídrico. Vale ressaltar que, nessa pesquisa a maior parte dos dados são referentes ao período seco. De acordo com Taiz et al. (2017), o K

é importante na regulação do potencial osmótico das células vegetais, além de ativar muitas enzimas envolvidas em processos importantes, como respiração e na fotossíntese.

O nutriente menos retranslocados em ambos os grupos foi Ca com $0,10 \pm 25,35\%$ e $23,71 \pm 12,19\%$, em não pioneiras e pioneiras, respectivamente. Os elementos Ca e Mg foram os nutrientes que apresentaram maior eficiência de retranslocação negativa, que ocorre quando há acúmulo de nutriente na folha senescida. Considerando todos os indivíduos arbóreos, verificou-se que Ca variou de -105,39 a 70,18% e de -88,03 a 53,25, em pioneiras e não pioneiras, respectivamente. Mg variou em pioneiras de -37,97 a 66,01% e em não pioneiras de -32,58 a 40,61%. Segundo Killingbeck (2004), Mg tem tendência a acumular nos tecidos senescentes, o que pôde ser observado neste estudo. Já Ca, é um elemento praticamente imóvel dentro das plantas por fazer parte da estrutura celular vegetal, sendo, geralmente, conservado nas folhas (Van Heerwaarden et al. 2003).

Na Figura 12, é possível verificar a eficiência de retranslocação de nutrientes foliares para N, P, K, Ca e Mg entre os grupos (pioneiras e não-pioneiras). De acordo com as análises é virtualmente certo haver diferença entre a eficiência de retranslocação de N ($p < 0,05$) entre os grupos com diferentes traços funcionais. Para o Mg ($p = 0,071$) e Ca ($p = 0,091$) é muito provável haver diferença. Já para o P ($p = 0,21$) e K ($p = 0,3$) é provável haver diferença entre a eficiência de retranslocação.

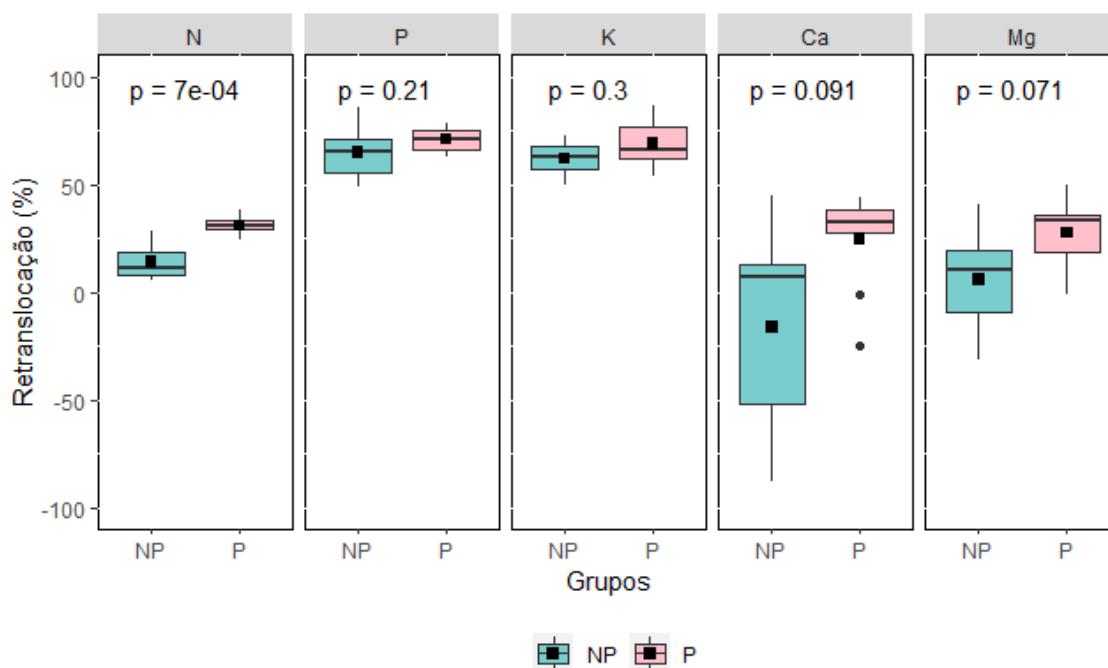


Figura 12. Eficiência de retranslocação de nutrientes foliares para N, P, K, Ca e Mg entre pioneiras (P) e não-pioneiras (NP).

As diferenças encontradas entre os grupos para conservação desses nutrientes por meio da retranslocação podem ser explicadas pelas características aquisitivas ou conservativas de pioneiras e não pioneiras no uso eficiente dos nutrientes. Segundo Diaz et al. (2004) e Reich, (2014) espécies pioneiras são caracterizadas por otimizar ou maximizar a captura de recursos, ou seja, possuem atributos para obter um uso eficiente de recursos prontamente disponíveis, além de apresentarem maior aptidão em ambientes com maior disponibilidade de recursos. Isso explica o fato desse grupo apresentar uma melhor eficiência na retranslocação de nutrientes. Essas espécies apresentam crescimento mais acelerado e por isso, maximizam a aquisição de nutrientes, como o N e o P. No caso do N, embora seja um elemento de maior disponibilidade é controlador do crescimento vegetal. E no caso do P, por ser um nutriente escasso nos solos da região, no geral, as espécies buscam otimizar seu uso.

5.7. Concentração de nutrientes foliares

De maneira geral, as concentrações de N e Ca, tanto na serapilheira quanto nas folhas verdes, foram mais elevadas do que os demais nutrientes. As concentrações dos nutrientes em ambos os grupos seguiram a seguinte ordem de grandeza: $N > Ca > Mg > K > P$. Os resultados das médias mensais de concentração de nutrientes nas folhas verdes e serapilheira foliar, nas pioneiras e não pioneiras, estão apresentados na Tabela 8.

Tabela 8. Média mensal de concentração de nutrientes entre os grupos para folhas verdes e serapilheira foliar.

Grupo	N	P	K	Ca	Mg
Concentração de nutrientes na folha verde ($g\ kg^{-1}\ mês^{-1}$)					
P	$19,71 \pm 0,71$	$0,57 \pm 0,05$	$2,59 \pm 0,38$	$4,95 \pm 0,83$	$2,52 \pm 0,35$
NP	$14,83 \pm 1,65$	$0,47 \pm 0,04$	$2,85 \pm 0,40$	$3,08 \pm 0,94$	$1,43 \pm 0,26$
Concentração de nutrientes na serapilheira ($g\ kg^{-1}\ mês^{-1}$)					
P	$13,51 \pm 0,59$	$0,16 \pm 0,01$	$0,69 \pm 0,09$	$3,30 \pm 0,40$	$1,72 \pm 0,13$
NP	$12,82 \pm 1,27$	$0,17 \pm 0,03$	$1,02 \pm 0,22$	$2,52 \pm 0,33$	$1,27 \pm 0,26$

Intervalo de confiança (95%)

Considerando todos os indivíduos arbóreos, verifica-se que a concentração de nutrientes nas folhas verdes das pioneiras variou em N de 18,04 a 21,72 $g\ kg^{-1}$, com média de $19,71 \pm 0,71$ e em não pioneiras 13,03 a 18,52 $g\ kg^{-1}$, com média de $14,83 \pm 1,65$. O Ca apresentou variação de 3,41 a 5,71 $g\ kg^{-1}$ com média de $4,95 \pm 0,83$ e 3,41 a 5,71 g

kg⁻¹, com média de $3,08 \pm 0,94$ para pioneiras e não pioneiras, respectivamente. As menores concentrações foram observadas para o elemento P, variando em pioneiras de 0,44 a 0,75 g kg⁻¹ a 0,47 a 0,50 g kg⁻¹ com média de $0,57 \pm 0,05$. As maiores concentrações de nutrientes na serapilheira, em ambos os grupos, foram de N, que variou de 9,24 a 16,86 g kg⁻¹ em não pioneiras e 10,02 a 19,90 g kg⁻¹ em pioneiras. As menores concentrações foram observadas em P (0,06 a 0,24 g kg⁻¹ em não pioneiras e 0,10 a 0,25 g kg⁻¹ em pioneiras) e K (0,75 a 2,00 g kg⁻¹, com média de $1,02 \pm 0,22$ e K de 0,25 a 1,00 g kg⁻¹, com média de $0,69 \pm 0,09$ para não pioneiras e pioneiras, respectivamente). Os resultados desta pesquisa corroboram com o de Machado et al. (2016). Esses autores relatam que espécies do grupo ecológico das pioneiras apresentam maiores concentrações de N em relação às espécies não pioneiras.

Nitrogênio foi o elemento mineral retornado em maior quantidade ao solo, com média mensal de $13,51 \pm 0,59$ g kg⁻¹ mês⁻¹ na serapilheira de pioneiras e de $12,82 \pm 1,27$ g kg⁻¹ mês⁻¹ na serapilheira de não pioneiras. O menor retorno observado foi de P, com $0,16 \pm 0,01$ g kg⁻¹ a serapilheira de pioneiras e $0,17 \pm 0,03$ g kg⁻¹ mês na serapilheira de não pioneiras. De acordo com Wright (2004), espécies de plantas com maior longevidade foliar tendem a ter menor concentração de nutrientes nas folhas. Esse resultado corrobora com os deste estudo, onde as concentrações de nutrientes em todos os elementos foram menores em não pioneiras. N e P orgânicos são os elementos mais importantes para o crescimento de microrganismos envolvidos no processo de decomposição da matéria orgânica. Assim, baixas concentrações desses nutrientes podem limitar o crescimento dos microrganismos, retardando consideravelmente a decomposição do material (Chapin et al. 2002).

Na Figura 13, é possível verificar as concentrações de nutrientes foliares, em folhas verdes e serapilheira, para N, P, K, Ca e Mg entre os grupos (pioneiras e não-pioneiras). De acordo com as análises, é muito provável haver diferença entre a concentração de N em folhas verdes ($p = 0,023$); K na serapilheira ($p = 0,026$); Mg tanto em folhas verdes ($p = 0,020$) quanto na serapilheira ($p = 0,055$); e em Ca, tanto em folhas verdes ($p = 0,023$) quanto na serapilheira ($p = 0,091$), entre os grupos de pioneiras e não pioneiras.

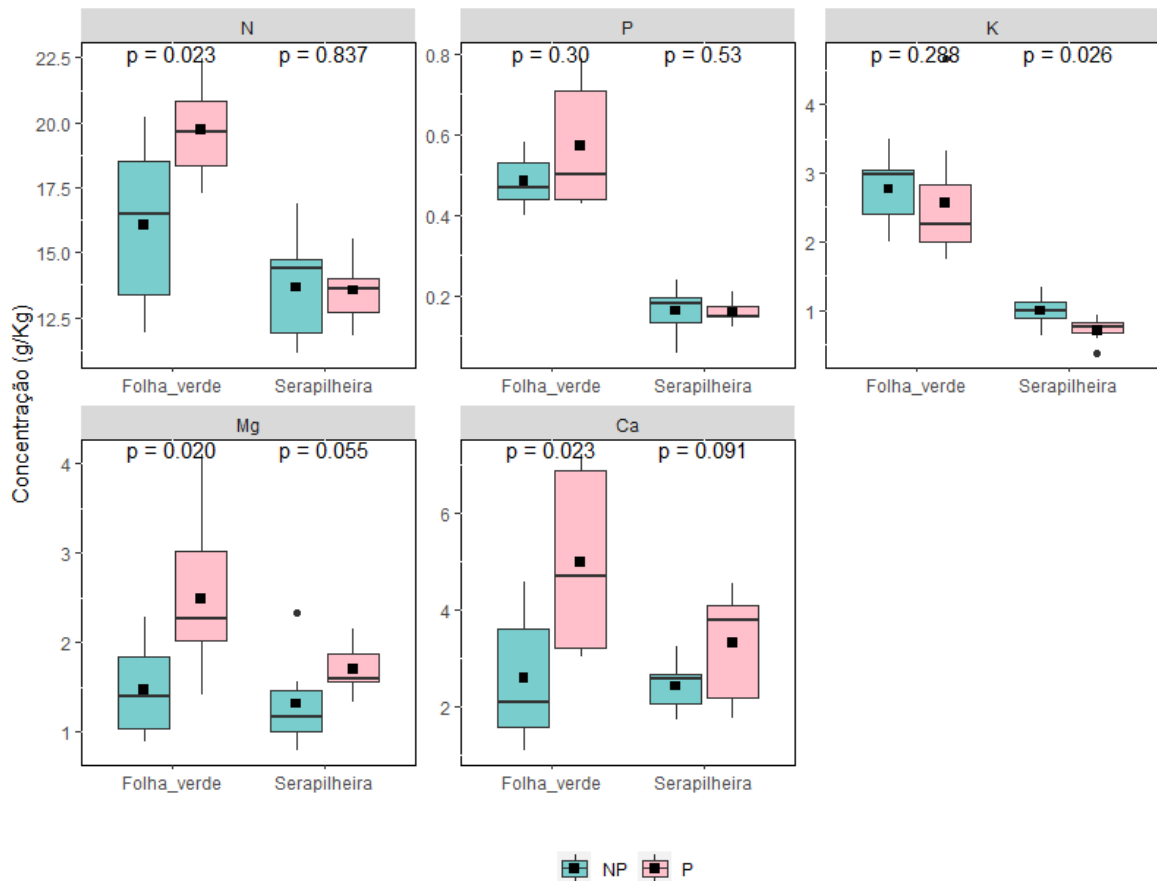


Figura 13. Concentração (em g kg⁻¹) dos elementos N, P, K, Ca e Mg em folhas verdes e serapilheira entre os grupos.

Embora não tenha sido possível acompanhar as concentrações desses elementos entre os grupos ao longo do ano, espera-se que variações anuais sejam encontradas, especialmente entre os períodos seco/chuvoso. Ainda existe uma lacuna de conhecimento sobre o uso e conservação de nutrientes entre grupos com diferentes traços funcionais. Com base no que temos disponível na literatura para espécies individuais e/ou a nível de comunidade, é possível que as estratégias de utilização desse recurso sejam divergentes entre os grupos (por conta das características aquisitivas/conservativas) e que, dependendo do elemento (por exemplo, se possui alta ou baixa mobilidade nas plantas), possa existir variação de acordo com a sazonalidade. Magalhães e Blum (1999), observaram em seu estudo uma tendência de elementos de maior mobilidade nas plantas diminuírem suas concentrações foliares à medida em que ocorre o envelhecimento das folhas. Comportamento contrário se deu para o Ca, que apresentou uma maior concentração em folhas mais velhas.

5.8. Fluxo de nutrientes entre espécies pioneiras e não pioneiras.

Os resultados encontrados para fluxo de nutrientes demonstraram que é virtualmente certo haver diferença entre P ($p < 0,05$), K ($p < 0,05$) e Mg ($p = 0,05$) entre os grupos de pioneiras e não pioneiras (Figura 14). Em relação ao fluxo de N, é provável haver diferença entre os grupos ($p = 0,18$). Já o fluxo de Ca entre pioneiras e não pioneiras é virtualmente diferente ($p < 0,05$). Luizão (1989), encontrou em uma área de platô, valores médios de 151 kg ha⁻¹ para N; P 3,1 kg ha⁻¹; K 15,0 kg ha⁻¹; Ca 36,7 kg ha⁻¹ e Mg 13,8 k ha⁻¹.

As entradas de nutrientes para o solo por meio da serapilheira são notavelmente maiores para N, especialmente, via grupo de pioneiras (121,49 ± 32,09 Kg mês). Segundo Malavolta et al. (1997), N é o mineral requerido em maior quantidade pelas plantas. Assim, a ciclagem desse elemento por meio da decomposição da serapilheira se torna fundamental para a manutenção da floresta. Sugere-se que, devido às espécies pioneiras investirem em atributos que lhes permitem maior aquisição de recursos, N, por exemplo, acabe sendo retornado em maior quantidade ao solo via pioneiras por conta da rotatividade foliar ser maior, ou seja, do ciclo de vida foliar ser mais rápido nesse grupo.

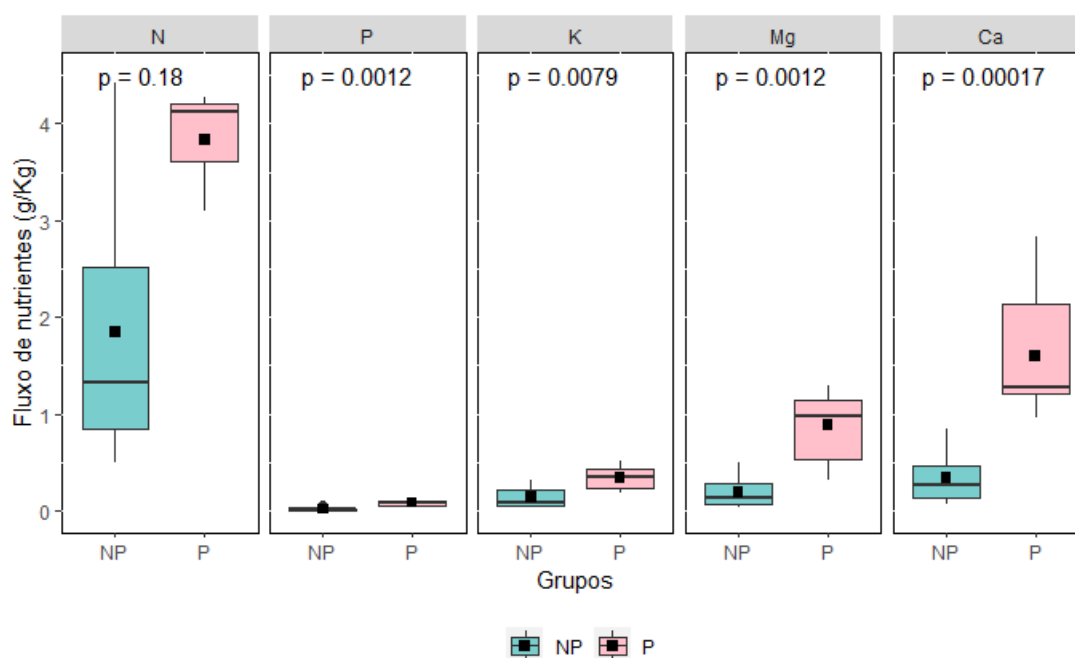


Figura 14. Média mensal de fluxo de N, P, K, Ca e Mg em folhas verdes e serapilheira entre os grupos.

O fluxo de nutrientes foi maior em pioneiras para todos os elementos, conforme descrito na Tabela 9. Existem semelhanças entre o fluxo desses elementos na floresta e a quantidade de deposição de serapilheira por parte de cada grupo. Possivelmente, devido as pioneiras apresentarem maior contribuição na deposição de serapilheira foliar, o fluxo de nutrientes nesse grupo também foi mais elevado.

Tabela 9. Médias dos fluxos de nutrientes em pioneiras e não pioneiras.

Grupo	Fluxo de nutrientes (kg mês ⁻¹)				
	N	P	K	Ca	Mg
Pioneira	121.49 ± 32.09	1.47 ± 0.26	6.04 ± 1.35	29.41 ± 7.87	15.51 ± 4.54
Não-pioneiras	26.67 ± 10.19	0.28 ± 0.18	2.07 ± 1.14	4.57 ± 1.93	2.46 ± 0.78

Intervalo de confiança (95%)

Neste estudo, os menores fluxos encontrados foram em P, K e Ca (Tabela 9). Segundo Luizão (1989), K é um elemento que é mais concentrado nas estruturas reprodutivas e miscelânea e por isso tende a não acompanhar o padrão de serapilheira foliar. Protil et al. (2009), argumentam que K é um elemento com grande mobilidade, o que faz com que a liberação da serapilheira para o solo ocorra de forma rápida. Os autores justificam isto pelo fato deste elemento ser facilmente retirado dos tecidos vegetais, pois o mesmo encontra-se na forma iônica e por isso é altamente susceptível ao processo de lixiviação.

Ca é um dos principais componentes da estrutura celular vegetal. De acordo com Godinho et al. (2014), ele é um dos últimos elementos a ser liberado para o solo pelo processo de decomposição. O retorno de Ca para o solo é importante como regulador do pH da superfície do próprio solo, proporcionando condições adequadas para o crescimento inicial das plantas (Martins et al. 2018).

Importante destacar que o fator chave que controla o retorno de nutrientes ao solo, ou seja, o fluxo é a qualidade e quantidade da serapilheira (Freschet et al.2012; Mao e Zeng, 2012). Mudanças na estrutura e composição da comunidade exercem forte influência sobre a decomposição e ciclagem de nutrientes na floresta tropical de terra firme. O retorno eficiente desses elementos ao sistema planta-solo, dependerá da razão entre decomposição, liberação e eficiência na absorção, principalmente, por meio das raízes finas ou associações micorrízicas (Stark e Jordan, 1978).

6. CONCLUSÃO

A pressão sofrida pela floresta por meio de interferências antrópicas ou climática aponta que ela se apresenta como um ecossistema resiliente e adaptável, criando estratégias para se desenvolver em meios adversos. Dentre essas estratégias, a deposição de serapilheira desempenha papel importante na ciclagem de nutrientes na floresta, principalmente, a Amazônica, devido a limitação nutricional dos seus solos. A retranslocação de nutrientes foliares atua como um mecanismo de conservação de nutrientes, especialmente os escassos, fundamentais para a manutenção da floresta. Contudo, devido a sua diversidade, onde as espécies apresentam diferentes estratégias ecológicas, trabalhar com enfoque de traços funcionais é uma forma de tentar compreender melhor a utilização desses recursos. Com base nos resultados encontrados nesta pesquisa, em uma floresta que sofreu intervenção por meio de corte seletivo de espécies comerciais há mais de 35 anos, a contribuição de espécies pioneiras, para o restabelecimento da produtividade, é superior às espécies não pioneiras, seja por meio da deposição de serapilheira, do fluxo ou da retranslocação de nutrientes foliares. É evidente, portanto, que a floresta segue o rumo do equilíbrio.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. 1996. Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns?. *Journal of Ecology*, Vol. 84, No. 4, pp. 597-608.
- Aerts, R., Chapin F.S. III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1-67.
- Andrade, E. A., Higuchi, N., 2009. Produtividade de quatro espécies arbóreas de Terra Firme da Amazônia Central. *Acta Amazônica*, vol. 39(1), 105 – 112.
- Aragão, L.; et al. 2009. Above and below ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences* 6, 2759–2778.
- Apaza-Quevedo, A. et al. Elevation, topography and edge effects drive functional composition of woody plant species in Tropical Montane Forests. *Biotropica*, Washington, v. 47, jun. 2015.
- Almeida, E. J., Luizão, F., Rodrigues, D. de Jesus. 2015. Produção de serrapilheira em florestas intactas e exploradas seletivamente no sul da Amazônia em função da área basal da vegetação e da densidade de plantas. *Acta Amazônica*. Vol. 45 (2): 157 – 166.
- Benvenuti-Ferreira, G. et al. 2009. Dendrometry and litterfall of neotropical pioneer and early secondary tree species. *Biota Neotropica*, São Paulo, v. 9, n. 1, p. 65-71.
- Boeger., Wisniewski., Reissmann. 2005. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. *Acta bot. bras.* 19(1): 167-181.
- Chave, J.; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S. L.; Swenson, N. G.; Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, v. 12, n. 4, p. 351–366.
- Chauvel, A.; Vital, A.R.T.; Lucas, Y.; Desjardins, T.; Franken, W.; Luizão, F.J.; A-Araguás, L.; Rozanski, K. & Bedmar, A.P. 1992. O papel das raízes no ciclo hidrológico da floresta Amazônica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE METEOROLOGIA, 7., São Paulo. Anais. São Paulo. p.29-37.
- Chave, L; Coomes, D.; Jansen, S.; Lewis, S.L.; Swenson, N.G. & Zanne, A.E. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12. 351-366. 2009.
- Costa, C. C. A.; Camacho, R. G. V.; Macedo, I. D.; Silva, P. C. M. 2010. Análise comparativa da produção de serrapilheira em fragmentos arbóreos e arbustivos em área de Caatinga na Flona de Açú (RN). *Revista Árvore*, v. 34, n. 2, p. 259-265.
- Diaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 646-655.

- Diaz, S. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, v. 15, n. 3, p. 295–304.
- Duarte, C. M. 2007. Methods in comparative functional ecology. In: Pugnaire, F. I. and Valadares, F. (eds). *Functional plant ecology*, 2^a ed. CRD Press pp. 1-6.
- Facelli, J. M., Pickett, S. T. A. 1991. Plant Litter: Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *The Botanical Review*, 57: 1-32, Jan.-Mar.
- Fearnside, P. M. 2006. Desmatamento na Amazônia: dinâmica, impactos e controle. *Acta Amazônica*, VOL. 36(3): 395 – 400.
- Ferraz, J.; Ohta, S.; Sales, P.C. 1998. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). In: Higuchi, N.; Campos, M.A.A.; Sampaio, P.T.B.; Santos, J.(Ed.) *Pesquisas florestais para a conservação da floresta e reabilitação de 139 áreas degradadas da Amazônia - Manaus*. INPA, Manaus. pp. 111-143.
- Ferreira, S. J. F., Crestana, S., Luizão, F. J., Miranda, S. A. 2001. Nutrientes No solo em floresta de Terra Firme cortada seletivamente na Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 31(3): 381-396.
- Freschet, G. T., Aerts, R., Cornelissen, J. H. C. 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Funct Ecol* 26:56–65.
- Gauí, T. D., Costa, F. R. C., Souza, F. C. de., Amaral, M. R. M., Carvalho, D. C. de., Reis, F. Q., Higuchi, N. 2019. Long-term effect of selective logging on floristic composition: A 25 year experiment in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 440, p. 258–266.
- Godinho, T. O.; Caldeira, M. V. W.; Rocha, J. H. T.; Caliman, J. P.; Trazzi P. A. 2014. Quantificação de biomassa e nutrientes da serapilheira acumulada em trecho de Floresta Estacional Semidecidual Submontana, ES. *Cerne*, Lavras, v. 20, n. 1, p. 11-20.
- Hidaka, A., Kitayama, K. 2013. Relationship between photosynthetic phosphorus-use efficiency and foliar phosphorus fractions in tropical tree species *Ecology and Evolution*, 3(15): 4872–4880.
- Higuchi, N., Chambers, J., Santos, J., Ribeiro, R. J., Pinto, A. C. M., Silva, R. P. da., et al. 2004. Dinâmica e balanço do carbono da vegetação primária da Amazônia Central. *Revista Floresta*, 34 (3): 295-304.
- Higuchi, N., Santos, J., Lima, A. J. N., Higuchi, F. G., Chambers, J. Q. 2011. A floresta amazônica e a água da chuva. *Floresta*, Curitiba, v. 41, n. 3, p. 427-434.
- Higuchi, N., Kohno, K., Kadowaki, T. 2009. Specific retention of the protostome-specific PsGEF may parallel with the evolution of mushroom bodies in insect and lophotrochozoan brains. *BMC Biology*, 7(1), 21. Doi:10.1186/1741-7007-7-21.

- Higuchi, N. Santos, J., Ribeiro, R. J. et al. 1997. Crescimento e incremento de uma floresta Amazônica de terra-firme manejada experimentalmente. In: Projeto BIONTE: Biomassa e Nutrientes Florestais. INPA, Manaus, p. 88-132.
- Higuchi, N.; Santos, J.; Ribeiro, R.J.; Minette, L.; Biot, Y. 1998. Biomassa da parte aérea da vegetação de floresta tropical úmida de terra-firme da Amazônia Brasileira. *Acta Amazonica*, 28 (2): 153-165.
- Hooper, D. U. et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, v. 75, n. 1, p. 3–35.
- Hulshof, C. M., Swenson, N. G. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, v. 24, p. 217-223.
- Killingbeck, K. T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* 77:1716–1727.
- Killingbeck, K. T. 2004. Nutrient resorption. In: Nooden LD (ed) *Plant cell death processes*. Elsevier, pp 215–226.
- Lavorel, S.; Grigulis, K.; Lamarque, P.; Colace, M. P.; Garden, D.; Girel, J.; Pellet, G.; Douzet, R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, v. 99, n. 1, p. 135–147.
- Lopes, A. P., Nelson, B. W., Wu, J., Graça, P. M. L. De A., Tavares, J. V., Prohaska, N. et al. 2016. Leaf flush drives dry season green-up of the Central Amazon. *Remote Sensing of Environment* 182, 90–98.
- Luizão, F.J. 2007. Ciclos de nutrientes na Amazônia: respostas às mudanças ambientais e climáticas. *Ciência e Cultura*, 59: 31-35.
- Luizão, F. J. 1989. Litter Production and Mineral Element Input to the Forest Floor in a Central Amazonian Forest. *GeoJournal* 19.4.
- Luizão, F. J. Schubart, H. R. 1987 Litter production and decomposition in a terra-firme forest of central Amazon. *Experientia*, v. 43, n. 3, p. 259-265.
- Machado, M. R., Sampaio, P. De T. B., Ferraz, J., Camara, R., Pereira, M. G. (2016). Nutrient retranslocation in forest species in the Brazilian Amazon. *Acta Scientiarum. Maringá*, v. 38, n. 1, p. 93-101.
- Magalhães, L. M. S.; Blum, W. E. H. 1999. Concentração e distribuição de nutrientes nas folhas de espécies florestais, na Amazônia Ocidental. *Floresta e Ambiente*, Rio de Janeiro, v. 6, n. 1, p. 127-137.
- Malavolta, E. 2006. *Manual de nutrição de plantas*. São Paulo, SP: Agronômica Ceres.

- Malavolta, E.; Vitti, G. C.; Oliveira, S. A. 1997. Avaliação do Estado Nutricional das Plantas. 2. ed. Piracicaba: Associação Brasileira para Pesquisa de Potassa e do Fosfato. 319 p.
- Mao, R., Zeng, D. H. 2012. Non-additive effects vary with the number of component residues and their mixing proportions during residue mixture decomposition: a microcosm study. *Geoderma* 170:112–117.
- Martins, W. B. R., Ferreira, G. C., Souza, F. P., Dionísio, L. F. S. Oliveira, F. de A. 2018. Deposição de serapilheira e nutrientes em áreas de mineração submetidas a métodos de restauração florestal em Paragominas, Pará. *Floresta, Curitiba, PR*, v. 48, n. 1, p. 37-48.
- Martius, C.; Hofer, H.; Garcia, M.V.B.; Rombke, J.; Hanagarth, W. 2004. Litter fall, litter stocks and decomposition rates in rainforest and agroforestry sites in central Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 68: 137-154.
- Maues, M. M., Garcia, L. C., Wadt, L. H. de O. 2017. (Ed.). Produtos florestais não madeireiros: guia metodológico da Rede Kamukaia. Embrapa. Brasília, DF.
- Medina E, Cuevas E. 1994. Mineral nutrition: humid tropical forests. *Prog Bot* 55:115–27.
- Meguro, M., Vineza, G. N., Delitti, W. B. C. 1979. Ciclagem de nutrientes minerais na Mata Mesófila Secundária – São Paulo. I – Produção e conteúdo de nutrientes minerais no folheto. *Bol. Botanica, Univ. S. Paulo* 7: 11 – 31.
- MORENO, V. S. Ecologia funcional de florestas estacionais semidecíduais em paisagens agrícolas da Mata Atlântica. 2019. 104 f. Tese (Doutorado em Ciências). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2019.
- Neves E. J. M., Martins E.G., Reissmann, C. B. 2001. Deposição de serapilheira e de nutrientes de duas espécies da Amazônia. *Boletim Pesquisa Florestal, Colombo*, n.43, p. 47-60.
- Nobre, C. A., Sampaio, G., Salazar L., 2007. Mudanças climáticas e Amazônia. *Ciência e Cultura*, vol.59. n.3.
- Oliveira, P. C., Carvalho, P. J. R. 2009. Reabsorção de nutrientes por espécies arbóreas acumuladoras de fósforo na Amazônia: influência na qualidade da serrapilheira. *Revista Brasileira de Agroecologia*, v. 4, n. 3, p. 11-19.
- Oliveira, L. C. 2005. 183 p. Efeito da exploração da madeira e de diferentes intensidades de desbastes sobre a dinâmica da vegetação de uma área de 136 ha na Floresta Nacional do Tapajós. Tese (doutorado em recursos florestais), Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo. 2005.
- Ourique, L. K., Silva, R. O., Souza, C. A. S., Noguchi, H., Santos, J., Higuchi, N. 2016. Relação da produção de serapilheira com incremento em diâmetro de uma floresta madura na Amazônia Central. *Scientia Forestalis*, p. 875–886.

Pereira, D. N., Martins, W. B. R., Andrade, V. M. S. de., Oliveira, F. de A. 2017. Influência da remoção de serapilheira no teor de fósforo e potássio na Amazônia Oriental. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, vol. 12, núm. 3, pp. 380-385.

Petisco, A. C. Área de distribuição e uso econômico causam lacunas de conhecimento sobre atributos funcionais de espécies de plantas da Mata Atlântica. 2020. 116 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil, 2020.

Poorter, H., Pepin, S., Rijkers, T., Jong, Y. de., Evans, J. R., Körner, C. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57: 355–371.

Proctor, J. Anderson, J. M. Fogden, S. C. L., Vallack, H. W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Journal of Ecology*, Vol. 71, No. 1, pp. 261-283.

Protil, C. Z.; Marques, R.; Protil, R. M. 2009. Variação sazonal e redistribuição de bioelementos de quatro espécies arbóreas em três tipologias florestais da floresta atlântica do Paraná. *FLORESTA*, Curitiba, PR, v. 39, n. 3, p. 699-717.

RADAM. 1978. Programa de Integração Nacional. Levantamentos de Recursos Naturais. v.18 (Manaus) - Radam (projeto) DNPM, Ministério das Minas e Energia. Brasil. 626 pp.

Ranzani, G. 1980. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical. *Acta Amazonica*, 10(1):7- 41.

Reich, P. B., Uhl, C., Walters, M. B., Prugh, L., Ellsworth, D. S. 2004. Leaf demography and phenology in Amazonian rain forest: a census of 40000 leaves of 23 tree species, *Ecol. Monogr.*, 74, 3–23.

Rosenfield, M. F., Müller, S. C. 2020. Ecologia funcional como ferramenta para planejar e monitorar a restauração Ecológica de ecossistemas. *Oecologia Australis*. 24(3):550-565.

Sanches, L., Valentini, C. M. A., Pinto Júnior, O.B., Nogueira, J. S., Vourlitis, G. L., Biudes, M. S. et al. 2008. Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semideciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. *Journal of Geophysical Research*, v. 113, p. 1-9.

Santana, J. A. S., Souza, L. K. V. S., Almeida, W. C. 2003. Produção anual de serapilheira em floresta secundária na Amazônia Oriental. *Rev. Ciências Agrárias*, Belém, n. 40, p. 119-132.

Scott, E. E., Rothstein, D. E. 2014. The dynamic exchange of dissolved organic matter percolating through six diverse soils. *Soil & Biochemistry*, 69, 83 – 92.

Silva, J. N. M.; Carvalho, J. O. P.; Lopes, J. C. A.; Almeida, B. F.; Costa, D. H. M.; Oliveira, L. K.; Vanclay, J. P.; Skovsgaard. Growth and yield of a tropical rain forest in

the Brazilian Amazon years after logging. *Forest Ecology and Management*, v. 71, p.267-274, 1995.

Silva, R.; Santos, J.; Tribuzy, E., Chambers, J.Q., Nakamura, S., Higuchi, N., 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166, 295-301.

Soong, J.L., Janssens, I.A., Grau, O. 2020. Soil properties explain tree growth and mortality, but not biomass, across phosphorus-depleted tropical forests. *Sci Rep.* 10, 2302. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58913-8>.

Souza, C. R. de., Azevedo, C. P. De, Rossi, L. M. B., Silva, K. E. Da, Santos, J. Dos, Higuchi, N. 2012. Dinâmica e estoque de carbono em floresta primária na região de Manaus/AM. 2012. *Acta Amazônica*. vol. 42(4): 501 - 506.

Souza, M. C. R.; Pinã-Rodrigues, F. C. M.; Casagrande, J. C.; Silva, S. F.; Scoriza, R. N. 2016. Funcionalidade ecológica de sistemas agroflorestais biodiversos: uso da serapilheira como indicador da recuperação de áreas de preservação permanente. *Floresta*, Curitiba, v. 46, n. 1, p. 75-82.

Stark, N.; Jordan, C. F. 1978. Nutrient retention in the root mat of an amazonian rainforest. *Ecology*, v. 59, n. 4, p. 434-437.

Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford, UK.

Taiz, L.; Zeiger, E. 2004. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 719 p.

Teixeira, L. M, Chambers, J.Q.; Silva, A. R., Lima, A.; Carneiro, V.M; Santos, J., Higuchi, N. 2007. Projeção da dinâmica da floresta natural de Terra-firme, região de Manaus-AM, com o uso da cadeia de transição probabilística de Markov. *Acta Amazonica* vol. 37, no. 32008-10- 22. p. 377-384.

Terror, V. L., Sousa, H. C., Kozovits, A. R. 2011. Produção, decomposição e qualidade nutricional da serapilheira foliar em uma floresta paludosa de altitude. *Acta Botanica Brasilica*. 25(1): 113-121.

Thompson, J., Proctor, J., Viana, V., Milliken, W., Ratter, J.A., Scott, D.A. 1992. *Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil*.

Urbina, I, Grau, O, Sardans, J, et al. 2021. High foliar K and P resorption efficiencies in old-growth tropical forests growing on nutrient-poor soils. *Ecol Evol*, 00: 1– 14. <https://doi.org/10.1002/ece3.7734>.

van Heerwaarden, L. M., Toet, S., Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101:664–669.

- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., S., Wright, J. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:353-37.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, v. 116, p. 882-892.
- Violle C., Jiang L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecol.* v.2, n. 2, p. 87-93.
- Vitousek, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.* 119:553-72.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65, 285–298.
- Vitousek, P. M., Sanford R. L. Jr. 1986. Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:137-67.
- von Ende, C. N. 1993. Repeated-Measures Analysis: Growth and Other Time-Dependent Measures. In: *Design and Analysis of Ecological Experiments*, editado por S.M. Scheiner e J. Gurevitch. Chapman & Hall. Pp. 113-137.
- Walker, I., Franken, W. 1983. Ecosistemas frágeis: a floresta da terra firme da Amazônia Central. *Ciencia Interamericana*, 23: 9-21.
- Werneck, M. S. de, et al. 2001. Produção de serapilheira em três trechos de uma floresta semi-decídua com diferentes graus de perturbação na Estação Ecológica do Tripuí, Ouro Preto, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, V.24, n.2, p.195-198.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., Wright, I. J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:125-59.
- Wright, I. J. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, n. 6985, p. 821–827.
- Wu, J., Albert, L. P., Lopes, A. P., Restrepo-Coupe, N., Hayek, M., Wiedemann, K. T., et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*. V. 351, Ed. 6276, p. 972 – 976.
- Yaffar, D., Defrenne C. E., Cabugao K. G., Kivlin, S. N., Childs, J., Carvajal, N., Norby, R. J. 2021. Trade-Offs in Phosphorus Acquisition Strategies of Five Common Tree Species in a Tropical Forest of Puerto Rico. *Front. For. Glob. Change*, 4:698191. doi: 10.3389/ffgc.2021.698191.