

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

**MICROBIOTA DO SOLO EM FLORESTA DE TERRA FIRME DA
AMAZÔNIA CENTRAL: TESTE EXPERIMENTAL DA
CONTRIBUIÇÃO DE P PELA EXTINTA MEGAFUNA**

Yuri Wanick Loureiro de Sousa

Manaus – Amazonas

Agosto - 2015

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

**MICROBIOTA DO SOLO EM FLORESTA DE TERRA FIRME DA
AMAZÔNIA CENTRAL: TESTE EXPERIMENTAL DA
CONTRIBUIÇÃO DE P PELA EXTINTA MEGAFUNA**

Yuri Wanick Loureiro de Sousa

Orientador: Dr. Henrique E. M. Nascimento

Co-Orientador: Dr. Laszlo Nagy

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, como requisito parcial para a obtenção de grau de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus – Amazonas

Agosto - 2015

S725m Sousa, Yuri Wanick Loureiro de

Microbiota do solo em floresta de terra firme da Amazônia central: teste experimental da contribuição de P pela extinta megafauna / Yuri Wanick Loureiro de Sousa. --- Manaus: [s.n.], 2015.

37 f. : il., color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2015.

Orientador: Henrique E. M. Nascimento.

Coorientador : Laszlo Nagy.

Área de concentração : Ciências de Florestas Tropicais.

1. Fósforo. 2. Microbiologia. 3. Bioquímica do solo.
I.Título.

CDD 625.74

Sinopse:

Estudou-se o efeito experimental da adição de P sobre a microbiota do solo em floresta de terra firme na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central, Manaus, Amazonas, Brasil.

Palavras-chave: micorriza, carbono microbiano, fósforo microbiano, solo tropical, fósforo lábil.

Dedico
À amizade,
Grande companheira
Em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, por sempre me incentivar e se dedicar com amor. Juntamente com meus irmãos Tommy, Júlia e Luisa. Vocês são a base para caminhar.

Aos meus demais familiares, de laços sanguíneos e de convivência. Todos tão importantes nesta temporada na Terra.

À Amazônia e à Natureza, por me permitir estar aqui participando deste processo de aprendizagem.

À Mariana, moça bonita que me acompanha nesta jornada.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, pela oportunidade de realizar este curso de Pós-Graduação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Ao orientador Dr. Henrique Nascimento, pela confiança. Ao Dr. Laszlo Nagy, Co-Orientador, por sempre estar de prontidão durante toda a execução deste trabalho, agradeço pelos ensinamentos. Ao Dr. Beto Quesada, por toda a dedicação, seus esclarecimentos foram de grande ajuda para minha formação. E também aos demais colaboradores.

Aos profissionais do Laboratório Temático de Solos e Planta: Raimundo, Gabi, Roberta, Laura, Jonas, Edivaldo e todos os demais. À Equipe do Laboratório de microbiologia de solos do Dr. Luiz Oliveira, em especial ao Francisco e à Tati. À Lucerina e à Enir. Aos companheiros do laboratório de biogeoquímica. Ao Programa Ciência na Escola da Dr. Fátima Vieira e equipe, e aos estudantes Renata Ferreira, Felipe Cabral e Thais Nayara. À Luciana Eugênio. Vocês são incríveis, sorte por tê-los conhecido. Este trabalho tem a energia de vocês.

Aos colegas de curso e, em especial, Gustavo e José Guedes, camaradas de morada. Aos amigos que fiz e reencontrei em Manaus. Sem a presença de vocês seria mais difícil esta etapa.

A todos que de alguma forma contribuíram e acreditaram para a realização deste trabalho.

Gratidão!

*“Quando a educação não é libertadora,
o sonho do oprimido é ser o opressor.”*
Paulo Freire

RESUMO

As florestas de terra firme da Amazônia Central são limitadas pela disponibilização de fósforo (P) no ecossistema, principalmente por estarem sobre solos muito intemperizados, com baixo nível de nutrientes. Adicionalmente foi sugerido recentemente que a limitação das florestas ao entorno do Rio Amazonas é em grande parte devido à diminuição da escala da função ecológica desempenhada pela megafauna antes de sua extinção, que era a transferência horizontal de P entre as áreas de várzea que recebem sedimentos ricos em nutrientes vindos do Andes e as áreas de floresta de terra firme. Para testar esta teoria foi montado um experimento para testar se a microbiota do solo reagiria à adição da quantidade da perda anual da oferta de P que foi hipotetizado que coincide com a quantidade de P redistribuído anualmente pela serapilheira. Em 10 localidades escolhidas aleatoriamente, duas parcelas de 1 m x 1 m foram estabelecidas onde uma delas recebeu P inorgânico em dose equivalente a 4 kg/ha. Essa quantidade equivale o valor do P que a floresta retorna anualmente em forma de serapilheira e perto do valor hipoteticamente acrescentado por ano pela megafauna. Os dados obtidos com o experimento deram resultados negativos, negando o papel hipotético da perda pela megafauna. O P aplicado ao solo não alterou a taxa de colonização por micorrizas (TCM) e a massa microbiana não aumentou devido à aplicação de P, nem tampouco a quantidade de P imobilizado pela microbiota do solo, ou mesmo o P disponível na camada superior do solo durante o período de experimento. Os dados apontam que o P inorgânico não seja o principal fator regulador da intensidade da TCM e, ao menos em doses relativamente menores, não estimule a microbiota do solo durante a época de menor atividade (período seco do ano). Deste modo, não se observou que as diferentes frações de P no sistema tenham sido saturadas com a adição do fertilizante, indicando que provavelmente a megafauna tenha tido uma contribuição menor no suprimento de P para as florestas do que tem sido hipotetizado.

Microbiota soil in *terra firme* forest of Central Amazon: experimental test of P contribution by extinct megafauna

ABSTRACT

The *terra firme* forests in Central Amazon are limited by phosphorus (P) available in the soil, due mainly to the fact that they are on very old weathered soils, with low nutrients level. In addition, recent work hypothesized that the extinction of the megafauna resulted in P limitation in the forest around the Amazon River, because those animals spread horizontally in the forest P from the *varzea* areas which received rich sediments from Andes. We tested the hypothesized P limitation by the extinction of the megafauna. We carried out a P addition experiment using doses that were modelled to have been lost annually with the megafauna, an amount that coincides with P recycling in annual litterfall. We chosen 10 randomly locations and then two plots of 1 m × 1 m were established and received one inorganic P in a dose corresponding to 4 kg / ha. This amount equals the value of P that the forest annually returns in the form of litter and near the hypothetical value added per year by megafauna. P addition did not affect the root colonization by mycorrhiza (TCM) and did not stimulate the microbial biomass or microbial P or extractable soil P. The results indicate that inorganic P perhaps is not the major factor to regulate the TCM and, at least in the doses applied, and it does not stimulate the soil microbiota at least in the dry season, a period of reduced microbial activity. As we did not observe a saturation of the P fractions after fertilizer addition, we conclude that the contribution of the megafauna to P supply for forest is less important than was hypothesized.

Conteúdo

INTRODUÇÃO GERAL	1
A Bacia Amazônica.....	1
Serviços ecossistêmicos da floresta Amazônica	1
Ciclos do C, N, e P.....	1
Ciclos microbianos.....	3
Micorrizas	4
INTRODUÇÃO DO PRESENTE ESTUDO	5
OBJETIVO.....	6
Objetivo Geral.....	6
Objetivos Específicos.....	6
MATERIAL E MÉTODOS	6
Local de coleta	6
Localização das parcelas	7
Coleta das amostras.....	9
Dados meteorológicos.....	9
Análises físicas e de cátions do solo	9
Densidade aparente do solo (D)	10
Volume de água no solo (V _{as}).....	10
Carbono e nitrogênio total do solo	11
pH do solo	11
Taxa de colonização de raízes por fungos micorrízicos arbusculares (FMA).....	11
Carbono da biomassa microbiana do solo.....	11
Análises de P do solo	12
C:P microbial	12
Análises estatísticas.....	12
RESULTADOS.....	13
Precipitação e temperatura	13
Análises de solo.....	15
Análises para coleta pré-adubação	15
Volume de água no solo (V _{as})	15
Carbono e nitrogênio total do solo	15
pH do solo	16
Taxa de colonização de micorrizas nas raízes (TCM)	16
Carbono da biomassa microbiana	16
Fósforo no solo.....	17

C:P microbial ($C:P_{bs}$).....	17
DISCUSSÃO.....	21
Taxa de colonização das raízes	21
Biomassa (C, P) microbiana.....	23
CONCLUSÃO	24
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. A posição da Reserva Floresta Adolfo Ducke (RFAD) em relação à cidade de Manaus/Am. Modificado a partir de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>. 7
- Figura 2. A localização (em amarelo) das parcelas experimentais na Reserva Ducke; linhas em vermelho ilustram as trilhas na Reserva. Modificado a partir de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>. 8
- Figura 3. Precipitação e temperatura para o ano de 2014; os dados foram coletados na estação meteorológica da Reserva Florestal Adolfo Ducke. As setas indicam os dias de coleta de solos na Reserva durante o experimento: dia 01, 16/06; dia 20, 06/07; dia 88, 13/09; dia 119, 12/10. 14
- Figura 4. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o Carbono e Nitrogênio total do solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão). 18
- Figura 5. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o volume de água no solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão). 18
- Figura 6. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para a taxa de colonização micorrízica (TCM) para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão). 18
- Figura 7. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o pH do solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão). 18
- Figura 8. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o P Olsen e P microbial para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no

gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

18

Figura 9. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o carbono microbiano do solo (Cbs) para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

18

INTRODUÇÃO GERAL

A Bacia Amazônica

A bacia hidrográfica do rio Amazonas tem cerca de seis milhões de Km² e corresponde a cerca de 40% da área de floresta tropical do planeta (Laurence et al. 2001). As florestas de terra firme (áreas não alagadas sazonalmente) da Amazônia Central, floresta ombrófila densa e floresta ombrófila aberta (com bambu, palmeira e cipó) correspondem a cerca de 40% e 27% da Amazônia Legal no Brasil, respectivamente (IBGE 2012).

Serviços ecossistêmicos da floresta Amazônica

As florestas têm, dentre suas várias funções, estabilidade da paisagem ou regulação hídrica, o papel de serem grandes estoques de carbono (C), acima e abaixo do solo (Malhi et al. 2006, Aragão et al. 2009). As florestas tropicais, em geral, têm grande potencial de fixação de C (produção de biomassa) devido à combinação de clima, precipitação e temperatura, e luminosidade (Cleveland et al. 2011, Restrepo-Coupe et al. 2013). O CO₂ atmosférico é um dos compostos mais importantes para a regulação climática e compreender a regulação do ciclo do carbono é de extrema importância nos estudos de balanço dos gases do efeito estufa (Detwiler 1986). Porém, os ciclos dos elementos químicos no ambiente interagem um com os outros e, assim, o ciclo do C também é regulado por outros elementos, principalmente com o do nitrogênio (N) e o do fósforo (P) (Townsend et al. 2011).

Ciclos do C, N, e P

O ciclo do nitrogênio (N) está ligado ao metabolismo do carbono por este elemento estar presente em moléculas essenciais para a realização da fotossíntese e na constituição de ácidos nucleicos, além de outras funções como síntese de proteínas (Stevenson & Cole, 1999). Da mesma forma, o ciclo do carbono está diretamente ligado ao do fósforo (P), pois este elemento constitui moléculas como ATP, armazenadoras de energia, assim como faz parte dos ácidos nucleicos e fosfolipídios, vitais para os organismos (Taiz & Zeiger 2013). Para a aquisição destes elementos as plantas são dependentes da ciclagem dos nutrientes no solo das florestas. Os materiais vegetais caídos no solo, como serapilheira e troncos, e demais materiais orgânicos são constituídos de carbono e nutrientes (Luizão 1989, Martins et al. 2014) e com a degradação desses resíduos pelos micro-organismos e a liberação dos nutrientes no solo estes são novamente absorvidos pelas raízes das plantas e voltam a ser incorporados aos tecidos vegetais, estabelecendo uma dinâmica na troca de nutrientes entre o solo e a vegetação, onde parte dos nutrientes fica temporariamente imobilizada na microbiota do solo (Vitousek & Sanford 1986).

A produção de biomassa das florestas é influenciada pela disponibilidade dos nutrientes (Jordan & Herrera 1981, Wright et al. 2011), em especial a do P nas florestas de terra firme da Amazônia (Vitousek 1984, Quesada et al. 2012). As condições edáficas são fortes preditores para o crescimento da vegetação e da dinâmica florestal através da Bacia Amazônica (Phillips et al. 2004, Quesada et al. 2012). Alguns estudos mostram que há um padrão na quantidade de P contido em amostras foliares pela extensão da bacia Amazônica, que tem variação com a composição florística (Townsend et al. 2007), porém com forte relação com o P total no solo (Fyllas et al. 2009). Esta relação tem implicações na taxa fotossintética das plantas e consequentemente na produtividade do sistema (Mercado et al. 2011). Em sua maioria, a floresta de terra firme encontra-se em cima de platôs com latossolos amarelos distróficos (Chauvel et al. 1987) os quais, em geral, são solos muito intemperizados e profundos, de boa drenagem, com baixo nível de nutrientes, e pH ácido (Quesada et al. 2010).

Através da deposição atmosférica e pela adição por fixação biológica (Houlton et al. 2008), a floresta ganha cerca de $16 \text{ kg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ de N no solo e seu estoque pode aumentar com o passar do tempo (Cleveland et al. 2010). Porém, a deposição da serapilheira fornece a floresta cerca de $100 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, que é de grande importância para a manutenção do sistema (Vitousek & Sanford 1986), além da parte fornecida pelo processo de decomposição dos demais materiais orgânicos. O N nas florestas não aparenta ser um elemento limitante para a produtividade florestal na Amazônia (Martinelli et al. 1999). Contudo ocorrem perdas normais de N por volatilização que podem ser maiores frente a distúrbios mais severos (Davidson et al. 2004, Yang et al. 2010).

De forma geral, o P presente no solo das florestas é proveniente quase exclusivamente da intemperização da rocha matriz e sua concentração no solo e disponibilidade decresce com o passar do tempo (Walker & Syers 1976) e é um elemento com baixa mobilidade no solo. Com a evolução dos solos, parte do P liberado pela rocha matriz se perde por erosão ou fica precipitado em formas insolúveis (Walker & Syers, 1976), enquanto uma pequena parcela pode ser removida por lixiviação. Outra fração com formas inorgânicas de fósforo ficam adsorvidas ao solo, ligado a óxidos de ferro (Fe) e alumínio (Al), ou em formas não solúveis quimicamente e ou fisicamente protegidas em meio às partículas do solo (Cross & Schlesinger 1995). Desta fração inorgânica do P, apenas uma pequena parte está dissociada no solo (Santos 2013) em forma principalmente de fosfatos (PO_4^{3-}) e é considerada disponível para as plantas e microrganismos de solo (Raij 1991). Então, com o passar do tempo, as frações de P oriundas do material orgânico assumem maior importância para a manutenção biológica do sistema (Reed et al. 2011). Desta forma, os níveis de fósforo no solo nas respectivas florestas são baixos e o P no sistema florestal é ciclado de forma rápida e eficiente no chão da floresta (Cleveland et al.

2006) onde grande parte fica imobilizado pela microbiota do solo (Richardson & Simpson 2011) e na biomassa das plantas, evitando possíveis perdas do sistema.

Existem outras estratégias que auxiliam na conservação do P no sistema e para melhor aproveitamento do P que contribuem para a exuberância e produção das florestas tropicais, como presença de raízes superficiais, balanço enzimático do solo (Acosta-Martínez et al. 2007), exudatos expelidos pelas raízes para o solo (Dakora & Phillips 2002), imobilização do P nas plantas e microbiota do solo (Richards 1987) e associações simbióticas com micorrizas (Smith & Read 2008). A limitação por P é caracterizada pelo uso de estratégias para a conservação e manutenção do elemento nestes ambientes, onde a produção de massa vegetal é eficiente para o uso do P no sistema, porém restringida devido à sua disponibilidade no solo (Vitousek 1984; Quesada et al. 2012). Porém há trabalhos que demonstram que a deposição de poeira sobre a floresta também contribui para a manutenção do P nestes ecossistemas com pequenas quantidades anualmente (Yu et al. 2015).

Outros trabalhos ainda citam a importância dos animais nas funções e reações químicas do solo pelo ecossistema, participando do ciclo do P (Asawalam & Johnson, 2007) e as mudanças na fertilidade do solo devido a dejetos animais (Rooney et al. 2006). Alguns autores defendem que a extinção da megafauna nas Américas é responsável pelo declínio de P nas florestas (Doughty et al. 2013). O peso médio da megafauna, animais acima de 10 kg, na América do Sul, teria decaído de 843 kg depois da extinção para 81 kg hoje em dia. Segundo os autores, a megafauna era a maior responsável por retirar o P oriundo dos Andes e depositado nas áreas de várzea durante as cheias dos rios e redistribuí-lo horizontalmente pela floresta através de seus dejetos e carcaça (Wolf et al. 2013), então com a extinção desses animais esta função perdeu escala, e contribui para uma menor oferta de P nas florestas ao entorno desses rios. Deste modo, o P presente nos solos da Amazônia Oriental estaria em constante declínio, com diminuição da oferta em torno de $2 \text{ kg ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$. E sugerem assim que não somente a geologia local e intemperização dos solos eram responsáveis pelo suprimento dos nutrientes para as plantas naquele ambiente. No entanto, a manutenção dos elementos nos ecossistemas depende de muitos fatores, como a microbiota do solo e a ciclagem de nutrientes via serapilheira.

Ciclos microbianos

Os micro-organismos no solo são responsáveis por grande parte da decomposição e liberação dos nutrientes da matéria orgânica (Vitousek & Sanford 1986), como serapilheira e dejetos de animais, de volta para o ciclo biológico, e têm papel fundamental nos estoques de C no solo (Averill et al. 2014). Contudo, grande parte da liberação dos nutrientes ocorre quando há a morte em massa da comunidade microbiana (Richardson & Simpson 2011), o que pode

ocorrer de forma sazonal (Schmidt et al. 2007). Porém, a atividade das comunidades microbianas do solo parece ser limitada por diferentes nutrientes, relacionada com substrato em que estão colonizando (Kaspari et al. 2008, Weand et al. 2010), ou não responderem da mesma forma às alterações nos ecossistemas que as plantas (Cleveland & Liptzin 2007; Corre et al. 2010). Desta forma, existe um esforço científico para entender melhor a funcionalidade da microbiota do solo (Nottingham et al. 2013).

Micorrizas

Com grande importância no ciclo do P, os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) auxiliam na captura e absorção do P pelas raízes das plantas no solo (Mosse 1973) devido à criação de longas redes de hifas espalhadas na camada superficial do solo, capazes de explorar uma área de solo maior e cavidades menores, não acessíveis às raízes (Bolan 1991). Os fungos micorrízicos podem colonizar a serapilheira (Posada et al. 2012), transferindo o P contido em folhas em decomposição diretamente para a planta hospedeira (Herrera et al. 1978, Hodge et al. 2010). A eficiente captura e retenção dos nutrientes em florestas tropicais é uma estratégia essencial para a funcionalidade do ecossistema (Stark & Jordan 1978). Deste modo, indiretamente, a simbiose estimula a fotossíntese do hospedeiro (Hart & Klironomos 2002), que por sua vez fornece energia e carbono para a sobrevivência e multiplicação dos fungos (Smith & Read 2008).

Além do papel na absorção de nutrientes, as plantas podem ser beneficiadas por outros nutrientes além do P (Read 2002), as micorrizas melhoram também a absorção e transporte de água pelas plantas (Finlay 2004, Birhane et al. 2012). Ainda, é atribuído às micorrizas o aumento da resistência a patógenos pelas raízes, devido à melhor nutrição da planta hospedeira, barreiras físicas, e produção de antibióticos, assim como a competição por sítios de infecção entre micorrizas e fungos fitopatogênicos de raízes (Maia et al. 2005; Cardoso & Kuyper 2006; Smith & Read 2008). Também atuam como estabilizadores de solo devido à formação de uma rede complexa de hifas na camada superficial e através da produção de glomalina, uma lipoproteína que atua na agregação das partículas do solo (Bedini et al. 2009), esta substância está associada a estoques de C no solo (Rilling et al. 2001). Porém, aparentam ser os organismos que tem maior peso no fluxo de CO₂ do solo para atmosfera, sendo dreno direto do carbono recém-assimilado pelas plantas (Nottingham et al. 2010).

Espécies vegetais têm sido classificadas quanto à dependência micorrízica em facultativas, obrigatórias ou não-micorrízicas (Janos 1980; Danieli-Silva et al. 2010). Do mesmo modo, cada espécie de fungo, aparentemente, tem suas próprias preferências por hospedeiros ou por um grupo de espécies (Husband et al. 2002; Aldrich-Wolfe 2007). No entanto, existem indicativos de que espécies comuns de FMA se espalham por grandes

extensões de floresta na Amazônia, sendo estas espécies mais generalistas do que fungos específicos (Freitas et al. 2013). Os fatores que influenciam a taxa de colonização são amplamente discutidos (Aldrich-Wolfe 2007, Danieli-Silva et al. 2010, Kivlin et al. 2011), principalmente quanto à disponibilidade de P no substrato (Balzergue et al. 2013, Soka & Ritchie 2014).

INTRODUÇÃO DO PRESENTE ESTUDO

A produção de biomassa na floresta Amazônica parece ser limitada pela disponibilidade de P para as plantas (Vitousek 1984, Quesada et al. 2012). Esta limitação está relacionada com o fato das florestas de terra firme estarem sobre solos geralmente antigos, bastantes intemperizados e com baixo nível de nutrientes (Quesada et al. 2010). O suprimento de P para as plantas nestas florestas está diretamente relacionado aos mecanismos de ciclagem de nutrientes (Vitousek & Sanford 1986) que ocorrem de forma rápida e eficiente (Cleveland et al. 2006) no chão da floresta e estratégias para conservação e otimização do uso do elemento no ambiente.

Para entender tais questões, envolvendo limitações nutricionais e os ciclos biogeoquímicos dos nutrientes, experimentos de adubação têm sido usados para testar as hipóteses levantadas (p. ex. Mirmanto et al. 2009, Mayor et al. 2014). Contudo, experimentos deste tipo, que envolvem a resposta dos microorganismos de solo na Amazônia, são poucos (Fanin et al. 2015) e grande parte dos estudos com micorrizas envolve ecossistemas temperados (Alexander & Selosse 2009). Além disso, as doses usadas nos experimentos em áreas tropicais são de grande quantidade e sem vínculo com fenômenos habituais do ecossistema ($50\text{-}150\text{ kg P ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$, (Turner & Wright 2014, Dai et al. 2013, Chen et al. 2013), com raras exceções ($10\text{ kg P ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$, Camenzind et al. 2014).

A floresta recebe através da deposição da serapilheira por volta de $2\text{ a }4\text{ kg de P ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$ (Luizão 1989). Esse valor coincide com a estimativa feita por Doughty et al. (2013) para a perda anual da oferta de P que a floresta vem sofrendo depois da extinção da megafauna, a qual desempenhava o papel de transferência horizontal de nutrientes oriundos dos Andes entre as áreas de várzea e as florestas de terra firme. Esta perda de 50% de P anual seria um dos principais motivos da limitação de P na floresta em torno de Manaus. Por outro lado, a manutenção dos elementos no ecossistema é dependente de vários fatores. Dentre eles, a ciclagem de nutrientes no chão das florestas e sua disponibilização e captura pelas plantas, onde a microbiota de solo tem papel relevante, com destaque para as micorrizas no ciclo do P

(Nottingham et al. 2013). Logo, a perda de oferta de P também deve ter implicações na microbiota do solo.

O objetivo deste estudo foi testar experimentalmente o impacto hipotético da perda da oferta de P anual devido à extinção da megafauna como proposto por Doughty et al. (2013). Para alcançar este objetivo montou-se um experimento para repor a quantidade de P que Doughty et al. (2013) modelaram como perda de oferta por ano.

Hipótese 1 (H1): Devido à adubação com P inorgânico, prontamente disponível para as plantas, ocorreria a redução da taxa de colonização por fungos micorrízicos, uma vez que as plantas não necessitam investir carbono nas micorrizas para auxiliar na captura e absorção de P.

Hipótese 2 (H2): Se o P for limitante para os micro-organismos não micorrízicos no solo, estes provavelmente imobilizariam o P adicionado e haveria um aumento quantitativo da microbiota, resultando em um aumento no P e C microbiano, sem uma diminuição da taxa de micorrização.

OBJETIVO

Objetivo Geral

Testar experimentalmente o impacto hipotético da perda da oferta de P anual devido à extinção da megafauna como proposto por Doughty et al. (2013).

Objetivos Específicos

- Avaliar a taxa de colonização micorrízica, frente à adubação fosfatada, em floresta de terra firme da Amazônia Central.
- Avaliar o C e P da massa microbiana do solo, frente à adubação fosfatada, em floresta de terra firme da Amazônia Central.

MATERIAL E MÉTODOS

Local de coleta

O experimento foi desenvolvido na Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD, Figura 1) na região periférica de Manaus-AM, a cerca de 30 km da cidade (03°00'00", 03°08'00" S; 59°52'40", 59°58'00" W). A RFAD tem uma área de aproximadamente 100 km² em formato quadrangular de 10 km em cada borda com relevo ondulado com alternância de platôs e vales e uma variação de altitude entre 40-140 m (Ribeiro et al. 1999).

O clima é quente do tipo Afi segundo a classificação de Köppen (Kottek et al. 2006). A precipitação anual tem média aproximada de 2100 mm, mas pode variar de 1800 a 2800 mm (Leopoldo et al. 1987) com concentração de chuvas entre os meses de dezembro a março, onde

chove por volta de 300 mm ao mês. Os meses com menor pluviosidade são de julho a setembro, com precipitação de até 150 mm por mês e frequentemente menos que 100 mm. A temperatura média é de 26 °C, com mínima de 19 °C e máxima de 39 °C (RADAMBRASIL 1978).

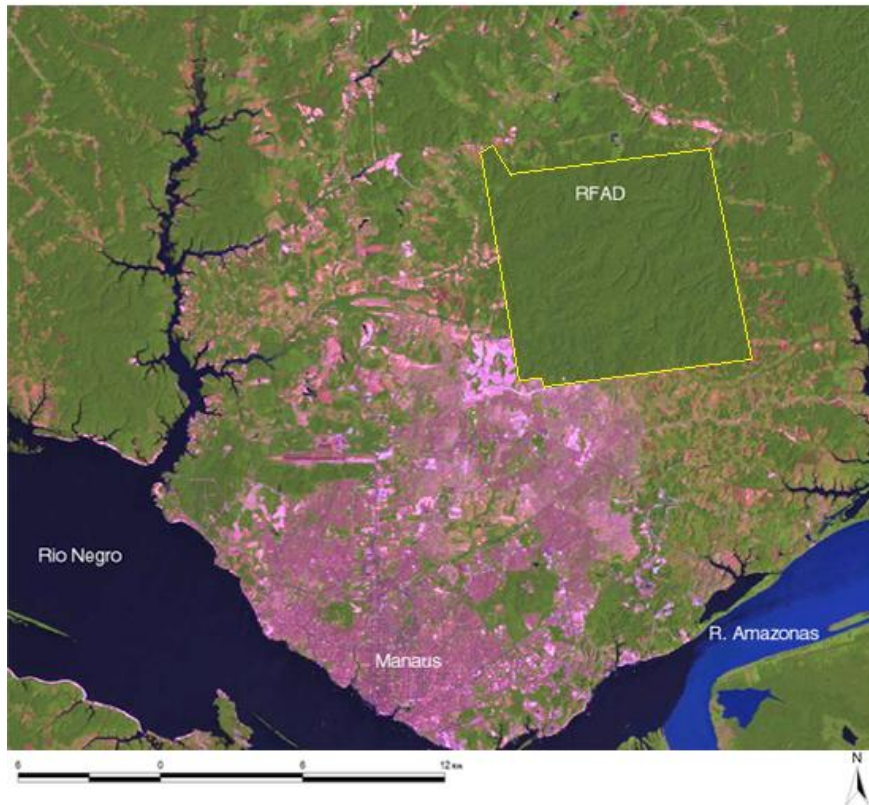


Figura 1. A posição da Reserva Floresta Adolfo Ducke (RFAD) em relação à cidade de Manaus/Am. Modificado a partir de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>.

O tipo de solo estudado na Reserva é classificado como latossolo amarelo (ferralsols) de textura argilosa, com baixa disponibilidade de nutrientes (Chavel et al. 1987). A produção de serapilheira é sugerida como da ordem de 8 Mg/ha/ano sendo 65% constituída de folhas, e com maior deposição nos meses mais secos do ano (Luizão 1989). O retorno de P depositado pela serapilheira nos platôs dessas florestas tem média anual de 3 kg ha⁻¹ (Luizão 1989). A área escolhida possui topografia similar e tipologia florestal semelhante de floresta ombrófila densa das terras baixas com dossel, entre 30-37 m, emergente, com árvores que podem atingir cerca de 40 m (IBGE 2012).

Localização das parcelas

O desenho do experimento foi feito em blocos inteiramente casualizados, onde cada bloco continha uma parcela controle e outra que foi adubada. Dez pontos amostrais foram escolhidos numa área de platô da RFAD ao longo de parte da primeira trilha no sentido Leste–Oeste, entre 700 m e 2300 m. A distância mínima entre pontos foi 70 m (um valor escolhido

para evitar auto-correlação nas propriedades químicas do solo). Em cada ponto de amostragem foi escolhida uma árvore central como ponto de referência para a delimitação de duas parcelas permanentes de 1 m x 1 m que foram delimitadas com quatro tubos de plástico de cerca de 80 cm de comprimento, dispostas radialmente a uma distância do tronco da árvore central de aproximadamente 1,5 m, e maximizando a distância entre as mesmas.

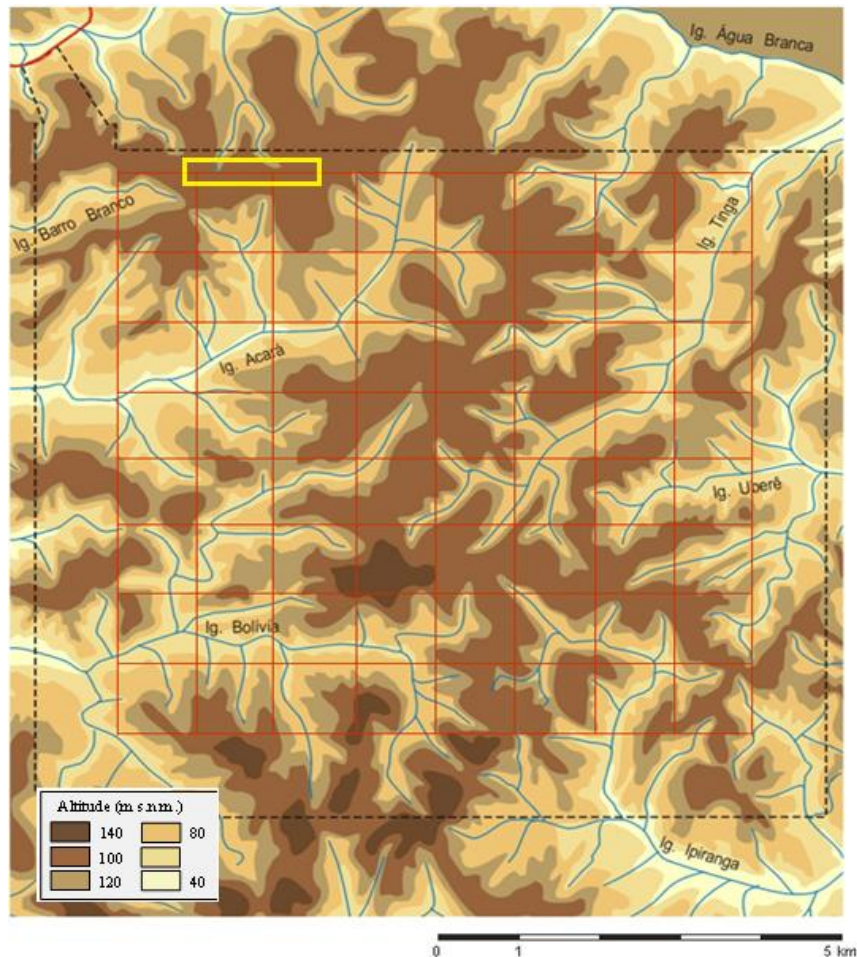


Figura 2. A localização (em amarelo) das parcelas experimentais na Reserva Ducke; linhas em vermelho ilustram as trilhas na Reserva. Modificado a partir de <https://ppbio.inpa.gov.br/sitios/ducke>.

A parcela do tratamento ao entorno de cada árvore central escolhida recebeu 0,4 g de P (equivalente a 4 kg/ha) na forma de fosfato de amônio monobásico ($\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$), diluído em 1 L de água, imediatamente após a primeira coleta de solo do experimento. O adubo foi aplicado uniformemente dentro da parcela com um aspersor manual. A parcela de controle não recebeu adubação e não houve aplicação de água na parcela controle. A média de precipitação para os trinta dias anteriores da adubação foi de 7,73 mm e um litro de água equivale a 0,5% da precipitação total deste intervalo. Para a adubação, a serapilheira superficial (sem estar em fase avançada de decomposição) foi removida e posteriormente devolvida ao local de origem. Esta prática foi adotada como modo de reduzir os riscos de perda do adubo por lixiviação pluvial.

Stark e Jordan (1978) mostraram que em ambientes naturais de floresta as raízes têm capacidade para absorver o P aplicado ao solo rapidamente, além dos micróbios do solo que podem absorver o P na forma química e disputá-lo com as cargas do solo (Oehl et al. 2001).

Coleta das amostras

O experimento foi iniciado no dia 16 de junho de 2014 (dia 01). As amostras de solo foram retiradas nos dias 01, 20, 88 e 119 de experimento: uma na transição entre a estação chuvosa e seca (pré-adubação, dia 01), uma no início da estação seca (dia 20), outra no pico da estação seca (dia 88), e ainda uma no período de transição entre a estação seca e chuvosa (dia 119). Para a retirada das amostras a parcela foi subdividida em 25 subparcelas onde, para confeccionar uma única amostra composta de solo por parcela, foram amostrados três anéis volumétricos de 5 cm de diâmetro, aleatoriamente, a camada superficial de 5 cm do solo (a serapilheira foi removida para a coleta do solo). Cada subparcela foi amostrada apenas uma única vez. As amostras, armazenadas em sacolas plásticas, foram levadas ao laboratório no mesmo dia de coleta para início das análises. Por dia de coleta, foram retiradas 20 amostras compostas de solo, sendo 10 adubadas e 10 controle. Totalizando 80 amostras ao final do experimento, sendo 40 adubadas e 40 controles.

Dados meteorológicos

Os dados de temperatura e precipitação foram obtidos a partir da estação meteorológica da Reserva Ducke. Os dados foram mensurados diariamente durante todo o ano de 2014. A temperatura média anual foi de 24,1 °C e a precipitação total aferida foi de 2761,8 mm.

Análises físicas e de cátions do solo

Granulometria. A análise granulométrica do solo foi feita com 10 g de terra fina seca ao ar (TFSA) pelo método da pipeta, que consiste no princípio de velocidade de queda das partículas do solo dispersadas em solução com pirofosfato de sódio (Gee e Bauder, 1986). Para determinar a argila do solo, coleta-se 20 ml da suspensão, em profeta de 1000 ml, com pipeta automática a uma profundidade de 5 cm e após secagem a 105 °C da solução coletada, afere-se a argila por peso. As frações de areia foram determinadas através do peso seco das partículas retidas em malhas de 0,05 a 0,2 mm. O teor de silte foi determinado pela diferença em relação as outras frações.

Cátions. Foram determinados os teores de cálcio (Ca), magnésio (Mg), potássio (K), sódio (Na) e alumínio (Al). Para determinar o teor de cátions no solo foi utilizada a metodologia de extração por prata-tiouréia (AgTu; Pleyzier e Juo, 1980), onde uma amostra de 5 g de solo TFSA, destorroada e passada em peneiras granulométricas de 2 mm e 0,5 mm respectivamente, foi levada a agitação em solução 0,1 M AgTu por 4 h. Após repouso, o sobrenadante foi transferido para frasco de cor âmbar e foi utilizado para determinar a concentração dos

elementos por absorção atômica usando o equipamento para leitura AASpectrometer Thermo Scientific iCE 3000 Series. A leitura de Ca e Mg foi determinada em solução de lantânio e para Na e K a diluição foi feita em solução de cézio. Para a quantificação do Al, por motivos técnicos, foi utilizado o método utilizado pela EMBRAPA (1999), a extração foi feita com solução de 1 M KCl em 5 g de solo TFSA e o Al foi posteriormente titulado com solução de 0,025 M NaOH (Tabela 1).

Tabela 1. Análises químicas de solo: pH; cátions; alumínio trocável (Al+H); P_{Olsen} para a camada superficial de 5 cm de profundidade por árvore central selecionada para a parcela controle para a coleta de pré-adubação (dia 01).

Parcela	pH	Ca cmolc/kg	Mg	K	Na	SB	Al+H	P_{Olsen} mg/kg
1	3,960	0,211	0,373	0,823	0,090	1,496	2,20	3,35
2	3,840	0,168	0,273	0,741	0,090	1,272	2,40	4,29
3	4,020	0,293	0,398	0,773	0,077	1,541	2,00	5,97
4	4,035	0,179	0,245	0,687	0,090	1,202	2,35	6,13
5	3,990	0,255	0,307	1,121	0,118	1,802	2,55	10,14
6	3,905	0,303	0,294	1,019	0,125	1,741	2,40	3,00
7	4,350	0,253	0,256	0,716	0,118	1,343	1,65	4,58
8	4,105	0,257	0,192	0,659	0,139	1,247	2,05	7,42
9	3,905	0,206	0,191	0,782	0,160	1,338	2,60	6,29
10	4,065	0,104	0,196	0,548	0,083	0,932	2,70	5,77
média	4,018	0,223	0,272	0,787	0,109	1,391	2,29	5,69
dp	0,142	0,061	0,073	0,169	0,027	0,261	0,32	2,09

*SB: soma de bases=(Ca+Mg+K+Na).

Densidade aparente do solo (D)

A densidade aparente do solo (*D*) foi mensurada utilizando o método do anel volumétrico, onde uma amostra única foi coletada por cada árvore central. O solo amostrado foi seco em estufa a 105° até por 48 h (quando atingiu peso constante) e seu peso foi aferido logo após a saída da estufa. A densidade foi determinada através da fórmula $\text{Densidade (g/cm}^3\text{)} = \text{massa seca do solo/volume do anel}$.

Volume de água no solo (Vas)

Uma sub-amostra fresca de 5 g de solo por amostra foi levada a 105 °C em estufa por 24 h imediatamente após a coleta para determinação do teor de água no solo. O tempo de 24 h em estufa foi padronizado como forma de economizar tempo nas análises de laboratório, pois após este período de secagem apenas uma quantidade mínima de água continua retida na

amostra. O volume de água (cm^3 de água/ cm^3 de solo) foi calculado utilizando a densidade aparente do solo e pela diferença de peso entre o solo úmido e solo seco em estufa.

Carbono e nitrogênio total do solo

As amostras de TFSA foram passadas em moinhos planatórios e foi pesado 1 g de solo por amostra para determinação do carbono total (C_{total}) e nitrogênio total (N_{total}) do solo e sua relação (C:N_{ts}), posteriormente as amostras foram levadas ao aparelho Vario Max CN (Elementar Analysensysteme GmbH). O resultado foi fornecido automaticamente pelo aparelho. A análise de C e N foi a última a ser realizada na fase de laboratório do experimento e, então, para duas amostras coletadas no dia 119, não houve solo suficiente para realizar esta análise.

pH do solo

A determinação do pH das amostras coletadas foi feita com 10 g de solo TFSA passado em peneira de 2 mm. O solo foi agitado com água por 1 h e depois transferido para recipientes onde, após repouso de 1 h, foi feita a leitura em medidor de pH mPA210 da MS Tecnonon Instrumentação (Tomé Jr. 1997).

Taxa de colonização de raízes por fungos micorrízicos arbusculares (FMA)

Dentre os métodos para mensurar a intensidade da simbiose entre plantas e FMA, o índice de taxa de colonização de raízes por FMA é o mais utilizado (Treseder & Cross 2006). A taxa de colonização de raízes por FMA (TCM) foi avaliada utilizando a metodologia modificada sugerida por Kormanik et al. (1980). Foram triados 50 segmentos de raízes finas de aproximadamente 1 cm por unidade amostral. As raízes foram lavadas para retirada do resto de solo e matéria orgânica. Para a remoção do conteúdo citoplasmático, as raízes foram aquecidas em KOH 10% por 1 h e em seguida lavadas em água corrente. Como modo de clarear ainda mais as raízes, essas foram submersas em H₂O₂ 10% por 30 minutos e lavadas em água corrente abundante. Então, as raízes foram acidificadas por 5 minutos em água acidificada (HCl 3,5%) e lavadas várias vezes em água corrente. Posteriormente, houve a aplicação do corante tripan blue em lactoglicerol, onde as raízes foram aquecidas junto com a solução por 1 h. Para avaliação da taxa de colonização foi utilizado microscópio estereoscópio com lente de ampliação de 40 vezes. Os segmentos de raízes foram classificados quanto à presença ou não de colonização. Para algumas amostras, principalmente na terceira e quarta coleta, não houve 50 filamentos de raízes classificados com 1 cm de comprimento, devido, principalmente, à quebra das raízes durante a separação com o solo que se apresentava seco. Nestes casos, a taxa de colonização por micorrizas foi calculada proporcionalmente a quantidade de raízes classificadas.

Carbono da biomassa microbiana do solo

O carbono da biomassa microbiana do solo (C_{bs}) foi obtido através da metodologia de Brookes et al. (1985) e Vance et al. (1987) que consiste na diferença de carbono quantificado entre uma amostra de 25 g de solo, extraído por K₂SO₄, e outra amostra de mesmo peso, depois

de fumigada, incubada por 24 h com clorofórmio isento de álcool, utilizando o mesmo extrator, a temperatura ambiente. Durante todo o processamento das amostras para a obtenção C microbiano, o solo foi mantido resfriado em geladeira, com temperatura por volta de 7 °C.

Análises de P do solo

A determinação das frações de fósforo no solo (P_{olsen} - representa a fração resina mais a fração bicarbonato e P_{bs} - representa a parte microbial, imobilizada nos microorganismos do solo, Olsen & Sommers 1982) foi feita através de extrato preparado pelo método de Hedley et al. (1982), modificado por Tiessen e Moir (1993) e aferido pelo método de Murphy e Riley (1962). O método consiste na extração sequencial das formas de P, utilizando reagentes de maior força. Porém, neste estudo, foram examinadas somente as partes consideradas lábeis do P (P resina e P inorgânico $NaHCO_3$ e P orgânico $NaHCO_3$). Para tal, foram preparados dois extratos utilizando 1 g de solo e solução de 0,5 M de $NaHCO_3$ a pH 8,5. Um extrato foi preparado com solo fumigado com clorofórmio isento de álcool e outro com solo provindo diretamente da amostra. As frações de P $NaHCO_3$ (bicarbonato) total e inorgânico foram mensuradas em espectrofotômetro de UV-visível modelo 1240 da Shimadzu, Kyoto, Japão, no comprimento de onda de 712 nm. O P orgânico bicarbonato foi calculado pela diferença entre o P total bicarbonato e o P inorgânico bicarbonato. O P microbial foi calculado pela diferença entre a amostra fumigada e não fumigada. Para as análises estatísticas foi utilizado o $P_{olsen} - F$ (fumigado), pois este representa a fração lábil do fósforo no solo que tem maior participação nas reações no solo. Os solos para as análises de P foram mantidos em temperatura por volta dos 17 °C (temperatura do laboratório) e em local reservado da luz conforme proposto por Turner e Romero (2010). Em dois casos, para as amostras coletadas no dia 88, a diferença entre as amostras fumigadas e não fumigadas gerou dados negativos, sem explicação biológica e, por tal motivo, foram excluídas das análises.

C:P microbial

A relação estequiométrica entre o carbono e fósforo microbial (C:P_{bs}) foi obtida pela razão entre do C da biomassa microbiana e P microbial por unidade amostral.

Análises estatísticas

As variações dos dados climatológicos, precipitação e temperatura, para o período de experimento, foram avaliadas comparando as médias entre os intervalos de coleta com a média para o período total, utilizando testes *t* individuais, a 5% de probabilidade. Na avaliação dos resultados utilizou-se correção de Bonferroni.

Como modo de entender a dinâmica dos parâmetros estudados existente no solo e suas alterações devido à adição do adubo, primeiramente foi testado, para cada parâmetro avaliado, por diferença de médias, com ANOVA de um fator, os dados obtidos na coleta do dia 01, ou

seja, na coleta pré-adubação, de modo a identificar que não existisse diferença estatística nos parâmetros analisados entre as parcelas controle e adubada antes da aplicação do adubo.

Posteriormente, para entender as alterações causadas pelo efeito do adubo nos parâmetros analisados, os dados foram testados com modelo linear de efeito misto com pseudorreplicação temporal através do Ambiente R. Com este modelo é possível testar se houve variação nos dados (Parcela) devido ao efeito do adubo (Tratamento) durante os dias de coleta do experimento (Dia). Com o modelo utilizado originalmente, se considerou Dia como variável aleatória, contudo isto resultou em problemas para o R executar o modelo para algumas variáveis mensuradas. Após consulta e orientação recebida do Professor M. Crawley (*comunicação pessoal*), Dia foi incluído como variável fixa. Pois, esta modificação não interferia no resultado obtido para Tratamento, que assim ficaria com o número correto de graus de liberdade. Desta forma, Tratamento e Dia foram testadas como variáveis fixas, e Parcela como variável aleatória e os resultados foram avaliados a 5% de probabilidade. O modelo utilizado no R foi `model<-lme(Variável.Mensurada~Dia+Tratamento, random=~1|Parcela)`.

Para realização das análises estatísticas, os dados de taxa de colonização micorrízica, C_solo, N_solo e C:N_solo foram transformados em $\arcsen = \sqrt{\text{dado}/100}$. Esta transformação foi necessária pois os dados originais foram mensurados em porcentagem, e os dados de P para melhor atenderem as premissas de normalidade e homocedasticidade foram transformados para \log_{10} nas ANOVAs de pré-adubação.

RESULTADOS

Precipitação e temperatura

A precipitação durante os meses de condução do experimento esteve mais baixa que os meses que antecederam as coletas, e na época do experimento houve um pico de queda da temperatura durante o mês de setembro (Figura 3). A precipitação média diária durante o intervalo de coleta foi de 3,7 mm. A primeira quinzena de junho foi bastante chuvosa, porém na segunda as chuvas foram de baixa intensidade (o experimento começou no dia 16/06/2014). O período entre o dia 01 e dia 20 foi estatisticamente mais seco do que o intervalo entre as outras coletas, com média diária de 1,65 mm (Tabela 2). Durante os outros intervalos de coleta a precipitação não teve variação significativa (Tabela 2).

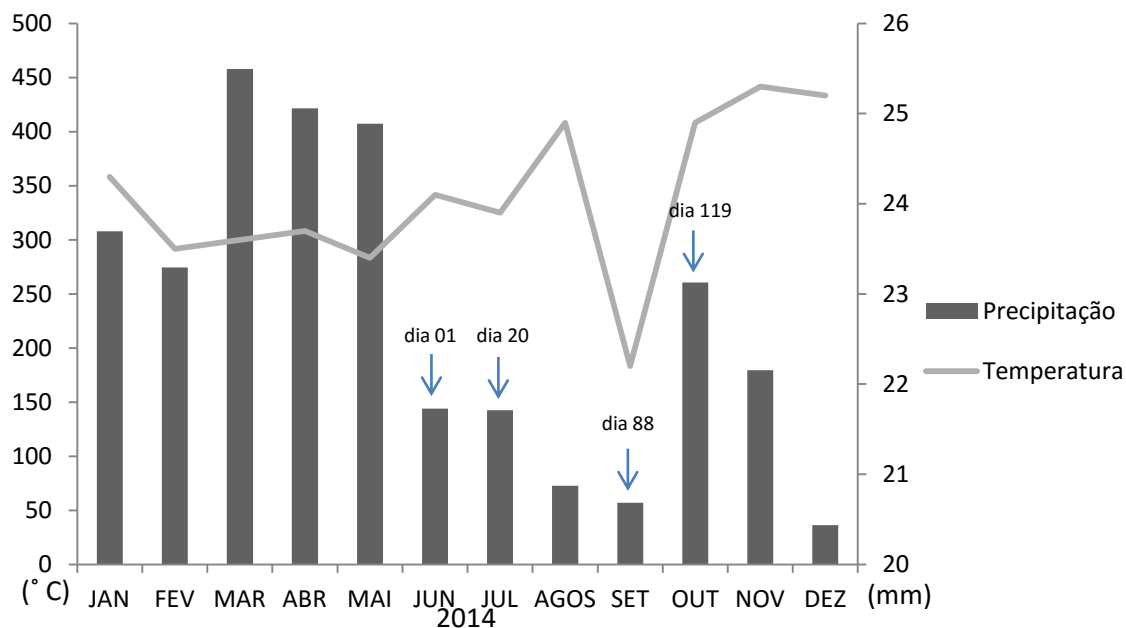


Figura 3. Precipitação e temperatura para o ano de 2014; os dados foram coletados na estação meteorológica da Reserva Florestal Adolfo Ducke. As setas indicam os dias de coleta de solos na Reserva durante o experimento: dia 01, 16/06; dia 20, 06/07; dia 88, 13/09; dia 119, 12/10.

Tabela 2. Valores para temperatura e precipitação durante os intervalos de coleta de solos na Reserva Adolpho Ducke, do dia 16/06/2014 até 12/10/2014, e teste estatístico t e valor de p para cada intervalo de coleta.

Intervalo	1		2		3	
ND	21		69		29	
	P (mm)	T (°C)	P (mm)	T (°C)	P (mm)	T (°C)
Mínimo	0,5	21	0	17	0	16
Máximo	9	25	37	33	49	28
Média	1,66	24	3,48	25	5,88	22
dp	1,86	0,914	7,08	1,27	11,45	3,69
t	-5,13	-0,95	-0,30	6,65	1,00	-2,91
p	<0,001	0,351	0,763	<0,001	0,322	0,007
Correção de Bonferroni	<0,001	1,00	1,00	<0,001	0,966	0,021

*ND: número de dias; P: precipitação; T: temperatura

A temperatura com média de 24,1 °C no ano de 2014 teve variação significativa entre os períodos de coleta. Durante o intervalo entre a coleta do dia 20 e 88 a temperatura esteve significativamente maior ($p = 0,005$; Tabela 2) e sofreu redução significativa no intervalo entre a coleta posterior ($p = 0,006$).

Análises de solo

De modo geral os solos se apresentaram com textura argilosa, com média aproximada de 73 % de argila, 16 % de silte e 11 % de areia. A densidade aparente do solo teve média de 0,58 g/cm³ (Tabela 3).

Tabela 3. Análises físicas do solo da Reserva Adolpho Ducke: teores das frações do solo e densidade por árvore central amostrada para as parcelas controle para a camada superficial de 5 cm de profundidade do solo.

Parcela	Argila	Silte	Areia total g/kg	Areia grossa	Areia fina	Densidade* g/cm ³
1	775,00	128,31	96,69	75,90	20,79	0,59
2	764,00	94,96	141,04	113,00	28,04	0,57
3	692,00	195,05	112,95	88,82	24,13	0,59
4	695,00	212,28	92,72	71,97	20,75	0,59
5	708,50	197,71	93,79	69,79	24,00	0,60
6	727,00	186,38	86,62	64,72	21,90	0,58
7	737,50	148,82	113,68	88,14	25,54	0,60
8	768,00	104,67	127,33	99,59	27,74	0,54
9	739,50	158,52	101,98	77,21	24,77	0,60
10	716,50	179,25	104,25	81,25	23,00	0,58
média	732,30	160,59	107,10	83,039	24,06	0,58
dp	29,89	40,64	16,94	14,73	2,57	0,01

*A densidade foi calculada em uma amostra coletada exclusivamente para este fim.

Análises para coleta pré-adubação

Não houve diferença nas variáveis do solo entre parcelas controle e tratamento no início do experimento (dia 01), antes da aplicação do adubo (Tabela 4).

Volume de água no solo (V_{as})

Não houve diferença entre as parcelas adubadas e controle durante o período de coleta do experimento ($p = 0,476$; Tabela 5). Os dados para os dias 01 e 20 de coleta tiveram médias próximas, porém o V_{as} no dia 88 foi o menor quando comparado com os demais dias. O dia 119 teve maior média que o dia 88, porém foi menor que o dia 01 e 20 (Figura 5).

Carbono e nitrogênio total do solo

Não houve diferença significativa para o C, N e a relação C:N total do solo entre as parcelas adubadas e controle nos dias de coleta de solo (Tabela 5). Porém, o C_{total} no dia 88 teve média mais alta do que na coleta do dia 01 ou 20, e mais aproximada do dia 119. E o N_{total} apresentou maior variância no dia 88 (Figura 4).

Tabela 4. ANOVA de um fator para cada um dos parâmetros analisados entre as parcelas adubadas e controle para os dados de pré-adubação, dia 01 de coleta. As diferenças entre as médias foram avaliadas a 5% de probabilidade utilizando teste F.

Variável	gl	F	p
V_{as}	1	0,071	0,79
C_{total}	1	0,379	0,55
N_{total}	1	0,047	0,83
C: N_{ts}	1	0,664	0,43
pH	1	0,925	0,35
TCM	1	1,183	0,29
C_{bs}	1	0,351	0,56
$P_{Olsen-F}$	1	0,002	0,97
P_{bs}	1	0,003	0,96
C: P_{bs}	1	0,11	0,74

* V_{as} : Volume de água no solo; C_{total} : carbono total do solo; N_{total} : nitrogênio total do solo; C: N_{ts} : relação entre carbono total e nitrogênio total do solo; pH do solo; TCM: taxa de colonização das raízes por FMA; C_{bs} : carbono da massa microbiana do solo; $P_{Olsen-F}$: fósforo disponível no solo na amostra fumigada; P_{bs} : fósforo microbiano; C: P_{bs} : relação entre carbono e fósforo da microbiota do solo.

pH do solo

O solo estudado se apresentou com pH ácido, com média aproximada de 3,8 nas parcelas adubadas quanto controle. O adubo aplicado no solo não causou mudanças no pH do solo das parcelas adubadas quando comparadas com as parcelas controle nos dias de coleta do experimento ($p=0,625$; Tabela 5). No dia 20 da coleta, o pH do solo apresentou uma queda e foi o dia com menor valor médio (Figura 7).

Taxa de colonização de micorrizas nas raízes (TCM)

A TCM teve média de $28,5 \pm 4,0\%$ para as parcelas adubadas e média de $32,8 \pm 5,0\%$ para as parcelas controle (Tabela 5), porém esta diferença não foi estatisticamente significativa ($p=0,276$). O dia 20 de coleta apresentou a menor média para o período de experimento (Figura 6).

Carbono da biomassa microbiana

O C da biomassa microbiana (C_{bs}) não variou de forma significativa com a aplicação do adubo ($p=0,081$; Tabela 5) quando comparado às parcelas adubadas com as parcelas controle. Contudo, o C_{bs} para o dia 119 apresentou a maior média quando comparados com os demais dias do experimento (dia 01, 20 e 88), tanto para parcelas controle e adubado (Figura 9).

Fósforo no solo

O P Olsen-fumigado ($P_{Olsen-F}$) não variou estatisticamente com a aplicação do adubo durante o período de coleta (Tabela 5) e nem entre os dias de coleta (Figura 8). Assim como o P microbial (P_{bs}), onde não foram encontradas diferenças significativas entre as parcelas controles e adubadas e nem variação significativa entre os dias de coleta (Figura 8).

C:P microbial (C:P_{bs})

Tampouco houve variação significativa da relação C:P_{bs} entre as parcelas adubadas e parcelas controle durante o período de experimento (Tabela 5).

Tabela 5. Valores médios, para a camada superficial de 5 cm do solo, com intervalo de confiança, para volume de água no solo, carbono total do solo, nitrogênio total do solo, relação C:N do solo, pH do solo, taxa de colonização micorrízica, carbono microbial, fósforo Olsen fumigado, fósforo microbial, relação C:P microbial. E comparação entre médias para os tratamentos adubado e controle entre os quatro dias de coleta utilizando modelo linear de efeito misto com pseudorreplicação temporal.

	adubo ($\mu \pm IC$)	controle ($\mu \pm IC$)	df	t	p
V_{as} (cm ³ /cm ³)	0,209±0,006	0,206±0,006	18	0,727	0,476
C_{total} (%)	5,02±0,44	4,61±0,39	18	-1,055	0,305
N_{total} (%)	0,36±0,02	0,34±0,02	18	-0,809	0,429
C:N _{ts}	13,65±0,64	13,20±0,45	18	-1,039	0,312
pH	3,81±0,09	3,84±0,09	18	0,497	0,625
TCM (%)	28,5±4,0	32,8±5,0	18	1,121	0,276
C_{bs} (ug/g)	317,31±45,61	249,91±42,69	18	-1,842	0,081
$P_{Olsen-F}$ (ug/g)	11,52±1,75	11,89±2,21	18	0,222	0,826
P_{bs} (ug/g)	5,58±1,22	6,13±1,76	18	0,458	0,652
C:P _{bs}	99,78±31,78	77,07±22,46	18	-1,105	0,283

* V_{as} : volume de água no solo (cm³ água/cm³ solo); C_{total} : carbono total do solo; N_{total} : nitrogênio total do solo; C:N_{ts}: relação entre carbono total e nitrogênio total do solo; pH do solo; TCM: taxa de colonização das raízes por FMA; C_{bs} : carbono da massa microbiana do solo; $P_{Olsen-F}$: fósforo disponível no solo na amostra fumigada; P_{bs} : fósforo microbial; C:P_{bs}: relação entre carbono e fósforo da microbiota do solo; $\mu \pm IC$: valor médio com intervalo de confiança.

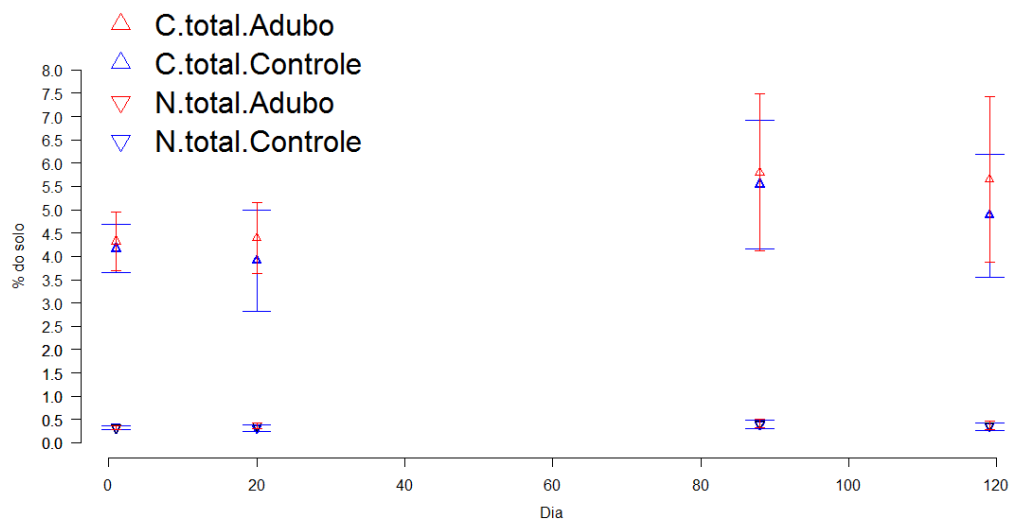


Figura 4. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para a fração de Carbono e Nitrogênio total do solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

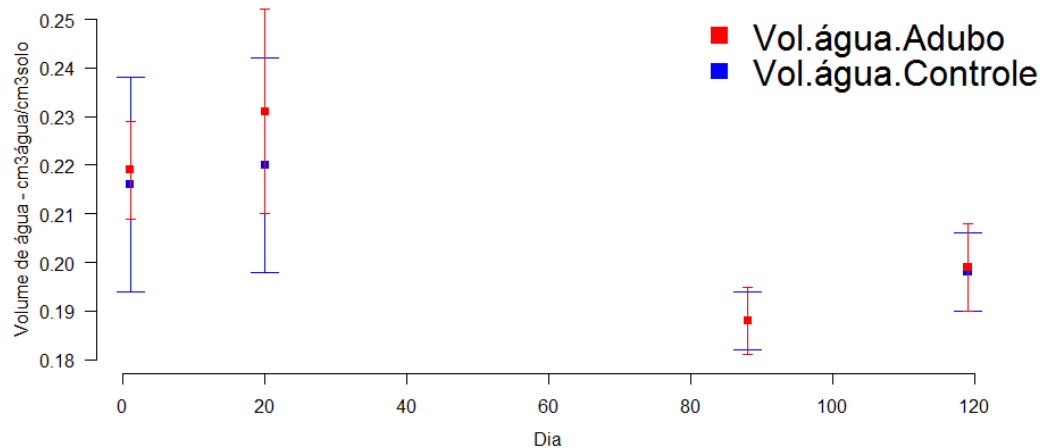


Figura 5. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para volume de água no solo por volume de solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

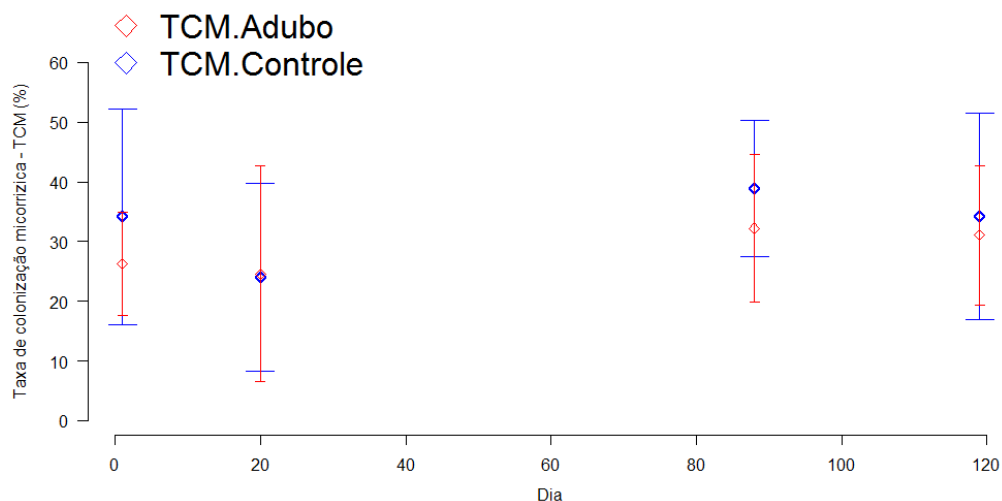


Figura 6. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para a taxa de colonização micorrízica (TCM) para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

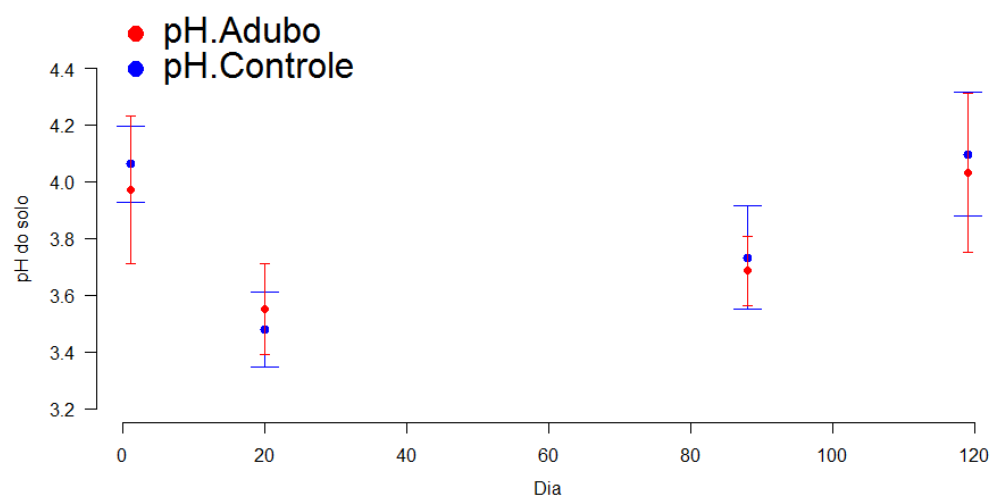


Figura 7. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para pH do solo para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

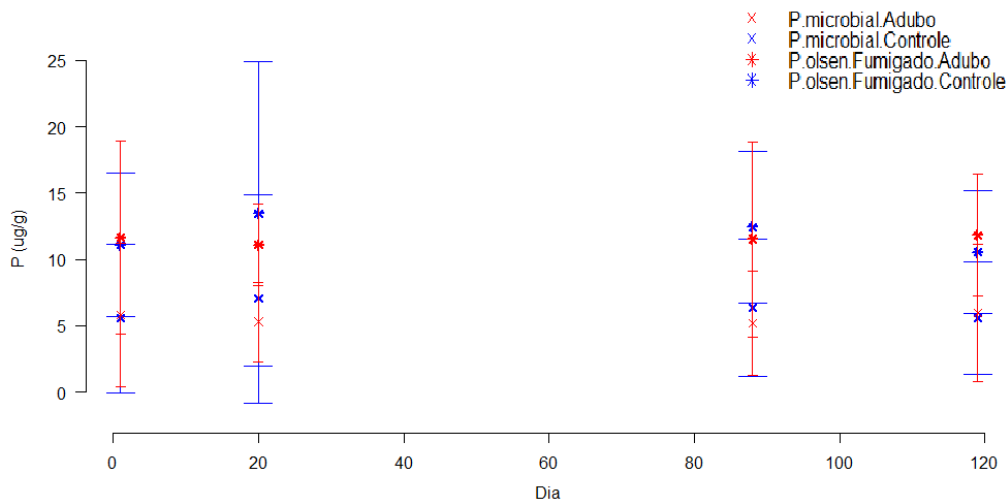


Figura 8. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o P Olsen e P microbial para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

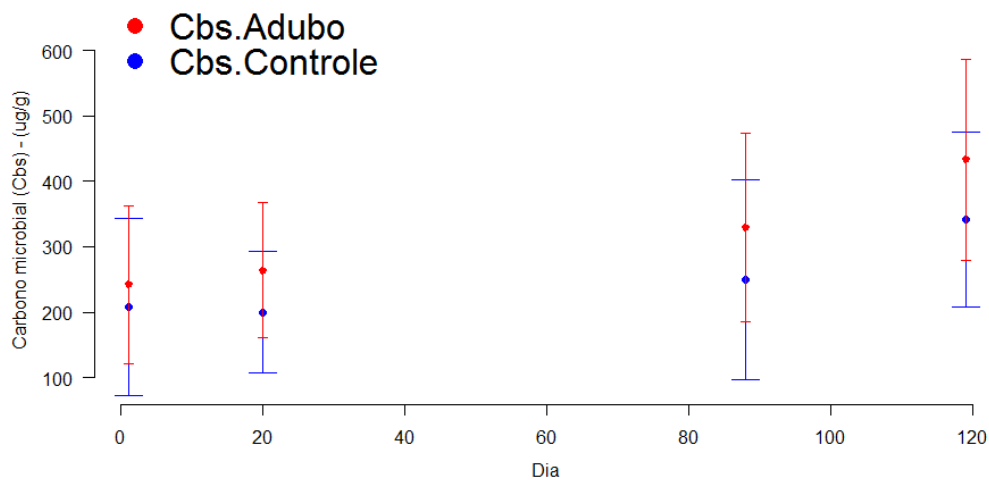


Figura 9. Valores médios para os quatro dias de coleta (dia 01, 20, 88, 119) separados entre o tratamento adubo e controle (vermelho e azul, respectivamente) para o carbono da massa microbiana (Cbs) para a camada superficial de 5 cm de profundidade. As barras verticais no gráfico indicam \pm EP (erro padrão).

DISCUSSÃO

Doughty et al. (2013) hipotetizaram que a limitação por P nas florestas ao entorno do rio Amazonas pode ser consequência da interrupção da função ecológica de transferência horizontal de nutrientes entre as áreas de várzea e floresta de terra firme que era realizada pela megafauna. O local do experimento apresentado fica nessa faixa e assim mostrou-se como uma oportunidade para testar experimentalmente o trabalho teórico de Doughty et al. (2013). Uma maior oferta de P no sistema provavelmente deveria refletir em mudanças no ciclo do P envolvendo sua disponibilidade no solo, como possível aumento do teor de P inorgânico, maior disponibilidade para os micro-organismos e maior imobilização de P pela microbiota no solo. O presente trabalho mostrou que a reposição de tal nível de P não teve efeito nem na taxa de colonização por FMA ou na biomassa microbiana (e P microbiano), nem como no P lábil do solo durante o período do experimento.

Taxa de colonização das raízes

Os resultados do experimento não suportaram H1. O P aplicado ao solo não alterou a intensidade da simbiose entre as plantas e FMAs, como havia sido hipotetizado (H1). O trabalho de Treseder & Cross (2006) estimou que a taxa de colonização para as ‘áreas tropicais’ de floresta é em torno de 36%. Os dados obtidos através deste experimento são menores (Tabela 6), porém o valor global para ‘áreas tropicais’ é pouco confiável por causa da grande variabilidade regional e intercontinental entre fisionomias de floresta. Trabalhos na Amazônia que envolvem quantificação da TCM em árvores nativas mostram grande variedade nos dados, com TCM de 0% até cerca de 70% (St. John 1980, Moreira et al. 1997, Roper 2007). Porém nas florestas nativas existem espécies com altas TCM que podem existir concomitantemente com espécies com baixo grau de colonização (Maciel 2007).

Estudos recentes em florestas tropicais demonstram que longos períodos de adubação fosfatada podem ter relação positiva com a TCM. Este efeito foi encontrado em estudos com plantas com TCM alta, em torno de 60% (Wurzburger & Wright 2015) e também em locais onde a presença de FMA é relativamente baixa (Liu et al. 2013). Contudo o mesmo resultado não foi encontrado em outros estudos de longa duração (Treseder & Vitousek 2001, Treseder & Allen 2002).

Existem trabalhos em floresta tropical que defendem que a intensidade da colonização pode estar ligada a disponibilidade do P no substrato, com evidências em campo (Wurzburger & Wright 2015) e em experimentos em casas de vegetação (Gamage et al. 2004). Contudo, existem trabalhos em ambientes naturais onde estes indícios não foram encontrados (Powers et al. 2004) e da mesma forma, estudos em ambientes controlados não sustentam a hipótese desta

relação (Patreze & Cordeiro, 2004). Em contraste, em ecossistemas não tropicais vários estudos em locais distintos mostram que melhores condições de crescimento para as plantas podem refletir em maior intensidade da simbiose, como aumento da TCM ou produção de hifas. Aleklett & Wallander (2012) relataram que em dunas temperadas com gramíneas houve aumento da produção de hifas com adição de material orgânico rico em N e diminuição ao acréscimo de fonte de N inorgânica, mas não demonstraram aumento proporcional ao teor de N no material orgânico. Este tipo de solo tem naturalmente baixo teor de matéria orgânica. Já em ecossistema boreal, onde a limitação da produtividade primária é associada ao baixo nível de N no solo, a adição de N aumentou a colonização de raízes por FMA (Treseder et al. 2007).

Da mesma forma, Treseder (2004) demonstrou que em experimentos com enriquecimento de CO₂ aplicado as plantas houve aumento da taxa de micorrizas, possivelmente pela maior demanda por nutrientes pelas plantas para seu crescimento. E também, Garcia et al. (2008) encontraram aumento da TCM, em plantas do sub-bosque, de plantações de *Pinus*, em área temperada, enriquecida com CO₂ ligada a fertilização nitrogenada ao solo, que era o nutriente limitante para o crescimento das plantas no local. Ainda, mudas de espécies tropicais em condições experimentais apresentaram taxas altas de micorrização quando em ambientes mais favoráveis para seu crescimento (Gamage et al. 2004). Portanto as plantas direcionam mais C para as raízes e fungos quando elas têm maior demanda nutricional, desta forma, em épocas de menor crescimento como a estação seca, seja possível que os fungos estejam atuando mais como sumidouro de C da planta para o solo e atmosfera do que efetivamente capturando P para as plantas.

Duke et al. (1994) sugerem que frente a rápidos pulsos de nutrientes no solo seja possível que a proliferação das raízes seja um mecanismo mais importante para as plantas do que maior investimento em micorrizas. A proliferação de raízes pode ser o primeiro mecanismo a responder a aplicação de P, pois para a colonização micorrízica acontecer ou aumentar o nível da simbiose muitos fatores são relevantes, como luz, disponibilidade de nutrientes, e pH do solo podem influenciar o processo (Richards 1987; Ocampo et al. 1996; Olsson et al. 2002). De fato, no presente experimento não houve alteração TCM frente à aplicação de uma única dose de adubo, porém não mensuramos dados para testar a hipótese de Duke et al., mas esta seria uma alternativa para maiores investigações. No presente estudo, o valor médio do pH do solo apresentou uma queda no dia 20 de coleta, assim como a TCM que também apresentou um valor médio mais baixo para o dia de coleta 20 (Figura 6). Indicando uma possível queda da TCM relacionada com queda no pH do solo, apesar de também não ser possível testar esta observação com os dados disponíveis.

Biomassa (C, P) microbiana

A massa microbiana não aumentou devido à aplicação de P, como havia sido hipotetizado (H2). Contudo, apesar da grande variação entre os dados, o valor médio do C_{bs} no último dia de coleta apresentou um incremento maior que os demais dias de coleta, e principalmente nas parcelas adubadas (Figura 9). Porém relacionar esta mudança somente com o adubo pode ser equivocado, pois durante o período seco o C_{bs} tende a ser menor (Turner & Wright 2014) e no período da coleta do dia 119 as chuvas já haviam voltado a ser mais frequentes possibilitando, assim, aumento do C_{bs} . Desta forma, a seca pode ter limitado de forma geral a biomassa microbiana. Cabrera (2009) aferiu que houve diminuição da massa microbiana no período seco do ano, este fato também foi encontrado em outros trabalhos (Turner & Wright 2014). O estudo de Cabrera (2009) foi realizado próximo à cidade de Manaus com três tipologias de solo diferentes, porém as análises foram realizadas com a profundidade de 10 cm de solo. No estudo foi quantificada C_{bs} para solos com níveis de fertilidade baixo, comparáveis com o solo estudado no presente experimento, em $342 \pm 64 \mu\text{g g solo}^{-1}$. Esta média é semelhante aos dados encontrados para a massa microbiana no presente experimento, que variaram entre um mínimo de $199 \pm 57 \mu\text{g/g}$ até o máximo $433 \pm 95 \mu\text{g/g}$.

Outros fatores podem ter influenciado o aumento do C_{bs} do dia 119. Na coleta do dia 88 observou-se um acúmulo do C no solo (Figura 9). Isto pode ter ocorrido, pois durante a estação mais seca do ano, a matéria orgânica dissolvida no solo pode se acumular na camada entre a serapilheira e o solo devido a falta de chuvas (Cleveland et al. 2006), o que pode ter causado o aumento de C e N total na camada superficial do solo nos últimos dias de coleta. Desta forma, a microbiota do solo pode ter utilizado deste carbono para seu crescimento (Nottingham et al. 2012).

Cleveland et al. (2002) em seus experimentos de laboratório e de campo encontraram que a atividade da microbiota de solo em florestas tropicais na Costa Rica, que têm relativamente maior oferta de P que outras florestas tropicais, parece ser limitada pelo P. Alterações positivas na massa microbiana devido a adição de P foram encontrados em estudos com períodos longos de fertilização (mais de 4 anos de fertilização) em áreas tropicais (Treseder & Vitousek 2001, Turner & Wright 2014), porém com efeito temporário em alguns casos (Liu et al. 2013), e de mesma forma, Fanin et al. (2015) observaram aumento da massa microbiana ligado ao efeito da adição de P, e ainda com maior intensidade quando combinado com suprimento de C, para períodos curtos (2 anos de fertilização) em áreas de floresta Amazônica na Guiana Francesa, e em outras partes do planeta (Zhu et al. 2015). Contudo, existem exceções, Chen et al. (2013) não encontraram efeito da adição de P na massa microbiana mas, o fato esta provavelmente ligado a saturação de P pela adubação. Em contraste, esses trabalhos utilizaram doses de adubo em quantidade equivalente as usadas para agricultura ($50\text{-}150 \text{ kg de P/ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$).

Contudo, o chão da floresta é heterogêneo na disponibilidade de nutrientes e as comunidades microbianas também têm grande variabilidade e sua limitação aparenta ser dependente da qualidade e quantidade do substrato a ser decomposto (Cleveland et al. 2006; Kaspari et al. 2008). A atividade da microbiota no solo em área de platô da Amazônia parece ter relação com o regime hídrico e ser estimulada pelo C presente no solo, ao menos quando combinado com pequenas doses de adição de P. Esta hipótese poderia ser usada para novas investigações.

A aplicação de P ao solo não modificou o nível de P imobilizado na biomassa microbiana do solo. Contudo, nota-se que a relação C:P_{bs} não foi estatisticamente diferente entre os dias de coleta e nem sofreu alteração pelo efeito do adubo aplicado ao solo, sugerindo assim que os nutrientes imobilizados nos microorganismos de solo estão em homeostase, este fato já foi relatado em outros trabalhos (Cleveland & Liptzin 2007). Nottingham et al. (2015) também observaram este fato na camada orgânica de solos por um transecto com gradiente de elevação em solos dos Andes. Porém a relação C:P_{bs} foi menor que a encontrada para os dados do presente experimento, provavelmente por refletir condições edáficas diferentes. Esta relação tem implicações nos níveis de fertilidade do solo e a disponibilidade de nutrientes para as plantas. Quanto menor a relação, maior a proporção de P imobilizado na microbiota do solo e a ressonância do P das folhas provavelmente é menos eficiente em florestas de montanha em relação às florestas de terra firme nos platôs.

Sayer et al. 2012 relatam que, para alguns nutrientes incluso o P, a adição destes na forma de serapilheira pode fazer com que as plantas consigam absorver uma maior proporção deste nutriente do que quando aplicado de forma inorgânica. Este fato foi relacionado com a rápida ciclagem do material orgânico e colonização da serapilheira pelas raízes finas, sugerindo que a maioria do P utilizado pelas plantas seja proveniente da ciclagem no chão da floresta do que vindo do solo mineral. Embora haja relatos que a adição de P em florestas tropicais melhore os níveis de nutrientes no solo (Zhu et al. 2015), os nossos dados não apontaram alteração na disponibilidade do P devido a adição fertilizante. Provavelmente esta diferença é devida as dimensões da fertilização, Zhu et al. (2015) utilizaram de 150 kg P ha⁻¹ ano⁻¹ em um intervalo de 2,5 anos com fertilizações a cada dois meses.

CONCLUSÃO

Para a ciclagem de 2 a 4 kg de P ha⁻¹ ano⁻¹ a vegetação deposita no chão da floresta cerca de 8 t de serapilheira (Vitousek 1984, Luizão 1989). Alguns trabalhos relatam que o solo mineral pode ser responsável por cerca de até 20% do suprimento da demanda de P pelas

plantas (Attiwill & Adams 1993) onde o restante é fornecido via ciclagem da serapilheira (Vitousek & Sanford 1986, Sayer et al. 2012). Porém, a quantidade de P nos tecidos vegetais e consequentemente na serapilheira é influenciada pela disponibilidade de P no solo (Fyllas et al. 2009). Para o P estar neste ciclo dinâmico é preciso que o P no sistema esteja em equilíbrio entre suas diversas frações. Baseado nos trabalhos de Quesada et al. (2010) e Fyllas et al. (2009), Doughty et al. (2013) estimaram, para a região do presente experimento, que existe no chão da floresta um total de cerca de 1000 Kg P ha⁻¹, sendo que metade desta parte está na forma lábil nos solos e ainda cerca de 0,5% do P lábil está nos tecidos vegetais.

Logo, para conseguir dobrar a quantidade de P nos tecidos vegetais seria aparentemente necessário saturar o P para todas as frações do sistema. Embora a proposta de dispersão de nutrientes pela megafauna seja difícil de ser mensurada, como demonstrou o trabalho de Mikolayczak (2013) com elefantes na África. A dinâmica do ciclo de nutriente das florestas é dependente de outras funções e deve-se considerar questões relacionadas com alterações na serapilheira, como aumento da quantidade e qualidade, e como a contribuição dos herbívoros invertebrados (Metcalf et al. 2014) e ainda as interações com o estoque de outros nutrientes, como o N nas florestas. Desta forma, a perda da oferta de até 4 kg de P ha⁻¹ ano⁻¹ desde a extinção da megafauna como hipotetizado por Doughty et al. (2013) seja questionável, pois esta quantidade representa todo o P depositado no chão da floresta pelo intervalo de um ano. Caso esta quantidade fosse correta e o suprimento da floresta fosse majoritariamente dependente da megafauna, a floresta possivelmente não teria P suficiente para a manutenção das funções do ecossistema nos dias de hoje.

O P aplicado ao solo não aparentou ter ocasionado mudanças nos níveis de fertilidade da camada superficial do solo. Devido a não alteração da TCM frente à adubação fosfatada neste experimento, o mais provável que o P inorgânico não seja o principal fator regulador da intensidade da TCM e de mesma forma, o P aplicado ao solo não alterou a estrutura da microbiota de solo sugerindo que o P, pelo menos em doses relativamente menores, não estimule a microbiota do solo durante a época de menor atividade (período seco do ano). A rápida absorção pelas raízes das plantas do P aplicado é uma possibilidade, embora necessite de novos experimentos para testar esta hipótese. Desse modo, é importante entender melhor os fatores que alteram a intensidade da simbiose entre plantas e fungos micorrízicos, pois esta é aparentemente mais relacionada com a demanda nutricional do hospedeiro que outros fatores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Martínez, V.; Cruz, L.; Sotomayor-Ramírez, D.; Pérez-Alegría, L. 2007. Enzyme activities as affected by soil properties and land use in a tropical watershed. *Applied Soil Ecology*, 35:35–45.
- Aldrich-Wolfe, L. 2007. Distinct mycorrhizal communities on new and established hosts in a transitional tropical plant community. *Ecology*, 88(3):559-566.
- Aleklett, K. e Wallander, H. 2012. Effects of organic amendments with various nitrogen levels on arbuscular mycorrhizal fungal growth. *Applied Soil Ecology*, 60:71– 76.
- Alexander, I. e Selosse, M.-A. 2009. Mycorrhizas in tropical forests: a neglected research imperative. *New Phytologist*, 182(1):14-16.
- Aragão, L. E. O. C.; Malhi, Y.; Metcalfe, D. B.; Silva-Espejo, J. E.; Jiménez, E.; Navarrete, D.; Almeida, S.; Costa, A. C. L.; Salinas, N.; Phillips, O. L.; Anderson, L. O.; Alvarez, E.; Baker, T. R.; Goncalvez, P. H.; Huamán-Ovalle, J.; Mamani-Sol´orzano, M.; Meir, P.; Monteagudo, A.; Patiño, S.; Peñuela, M. C.; Prieto, A.; Quesada, C. A.; Rozas-Dávila, A.; Rudas, A.; Silva Jr., J. A.; R. Vásquez. 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6:2759–2778.
- Asawalam, D. O.; Johnson, S. 2007. Physical and chemical characteristics of soils modified by earthworms and termites. *Commun. Soil Sci. Plant Anal*, 38:513–521.
- Attiwill, P. T.; Adams, M. A. 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytol.*, 124:561-582.
- Averill, C.; Turner, B. L.; Finzi, A. C. 2014. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, Research Letters, 505:543-545. doi:10.1038/nature12901
- Balzergue, C.; Chabaud, M.; Barker, D. G.; Bécard, G.; Rochange, S. F. 2013 High phosphate reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affectin groot calcium spiking responses to the fungus. *Frontiers in Plant Science*, Plant Nutrition, Volume4, Article 426. doi: 10.3389/fpls.2013.00426
- Bedini, S.; Pellegrino, E.; Avio, L.; Pellegrini, S.; Bazzoffi, P.; Argese, E.; Giovannetti, M. 2009. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology & Biochemistry*, 41:1491-1496.

- Birhane, E.; Sterck, F. J.; Fetene, M.; Bongers, F.; Kuyper T. W. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance photosynthesis, water use efficiency, and growth of frankincense seedlings under pulsed water availability conditions. *Oecologia*, 169:895-904.
- Bolan, N. S. 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, 134:189-207.
- Brookes, P. C.; Landman, A.; Pruden, G.; Jenkinson, D. S. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 17(6):837-842.
- Cabrera, L. T. 2009. *Dinâmica da matéria orgânica do solo em ecossistemas de floresta secundária sobre solos antrópicos e solos não-antrópicos (Adjacentes) na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. INPA e UFAM. 77p.
- Camenzind, T.; Hempel, S.; Homeier, J.; Horn, S.; Velescu, A.; Wilcke, W.; Rillig, M. C. 2014. Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. doi: 10.1111/gcb.12618
- Cardoso, I. M.; Kuyper, T. W. 2006. Mycorrhizas and tropical soil fertility. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 116:72-84.
- Chauvel, A.; Lucas, Y.; Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43:234-241.
- Chen, H.; Dong, S.; Liu, L.; Ma, C.; Zhang, T.; Zhu, X.; Mo, J. 2013. Effects of Experimental Nitrogen and Phosphorus Addition on Litter Decomposition in an Old-Growth Tropical Forest. *Plos one*, 8(12):e84101.
- Cleveland, C. C.; Townsend, A. R.; Schmidt, S. K. 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems*, 5:680-691.
- Cleveland, C. C.; Reed, S. C.; Townsend, A. R. 2006. Nutrient Regulation of Organic Matter Decomposition in a Tropical Rain Forest. *Ecology*, 87(2):492-503.
- Cleveland, C. C.; Liptzin, D. 2007. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 85:235-252.
- Cleveland, C. C.; Houlton, B. Z.; Neill, C.; Reed, S. C.; Townsend, A. R.; Wang, Y. 2010. Using indirect methods to constrain symbiotic nitrogen fixation rates: a case study from an Amazonian rain forest. *Biogeochemistry*, 99:1-13.

Cleveland, C. C.; Townsend, A. R.; Taylor, P.; Alvarez-Clare, S.; Bustamante, M. M. C.; Chuyong, G.; Dobrowski, S. Z.; Grier, P.; Harms, K. E.; Houlton, B. Z.; Marklein, A.; Parton, W.; Porder, S.; Reed, S. C.; Sierra, C. A.; Silver, W. L.; Tanner, E. V. J.; Wieder, W. R. 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 14: 939–947.

Corre, M. F.; Veldkamp, E.; Arnold, J.; Wright, S. J. 2010. Impact of elevated N input on soil cycling and losses in old-growth lowland and montane forest in Panama. *Ecology*, 91(6):1715–1729.

Cross, A. F.; Schlesinger, W. H. 1995. A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*, 64:197–214.

Dai, J.; Hu, J.; Lin, X.; Yang, A.; Wang, R.; Zhang, J.; Wong, M. H. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity, external mycelium length, and glomalin-related soil protein content in response to long-term fertilizer management. *J Soils Sediments*, 13:1–11.

Dakora, F. D.; Phillips, D. A. 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, 245: 35–47.

Danieli-Silva, A.; Uhlmann, A.; Silva, J. V.; Stürmer, S. L. 2010. How mycorrhizal associations and plant density influence intra- and inter-specific competition in two tropical tree species: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. and *Lafoesia pacari* A.St.-Hil. *Plant Soil*, 330:185–193.

Davidson, E. A.; Carvalho, C. J. R. de; Vieira, I. C. G.; Figueiredo, R. O.; Moutinho, P.; Ishida, F. Y.; Santos, M. T. P. dos; Guerrero, J. B.; Kalif, K.; Sabá, R. T. 2004. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, Supplement, 14(4):S150–S163.

Detwiler, R. P. 1986. Land use change and the global carbon cycle: the role of tropical soils. *Biogeochemistry*, 2:67–93.

Doughty, C. E.; Wolf, A.; Malhi Y. 2013. The legacy of the Pleistocene megafauna extinctions on nutrient availability in Amazonia. *Nature Geoscience*, DOI: 10.1038/NGEO1895.

Duke, S. E.; Jackson, R. B.; Caldwell M. M. 1994. Local reduction of mycorrhizal arbuscule frequency in enriched soil microsites. *Can. J. Bot.*, 72:998–1001.

EMBRAPA. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília. 370p.

- Fanin, N.; Hättenschwiler, S.; Schimann, H.; Fromin, N. 2015. Interactive effects of C, N and P fertilization on soil microbial community structure and function in an Amazonian rain forest. *Functional Ecology*, 29:140–150.
- Finlay, R. D. 2004. Mycorrhizal fungi and their multifunctional roles. *Mycologist*, 18(2):91-96.
- Freitas, R. de O.; Buscardo, E.; Nagy, L.; Maciel, A. B. dos S.; Carrenho, R.; Luizão, R. C. C. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungal communities along a pedo-hydrological gradient in a Central Amazonian terra firme forest. *Mycorrhiza*-in press: DOI 10.1007/s00572-013-0507-x.
- Fyllas, N. M.; Patiño, S.; Baker, T. R.; Bielefeld Nardoto, G.; Martinelli, L. A.; Quesada, C. A. ; Paiva, R.; Schwarz, M.; Horna, V.; Mercado, L. M.; Santos, A.; Arroyo, L.; Jiménez, E. M.; Luizão, F. J.; Neill, D. A.; Silva, N.; Prieto, A.; Rudas, A.; Silviera, M.; Vieira, I. C. G.; Lopez-Gonzalez, G.; Malhi, Y.; Phillips, O. L.; Lloyd J. 2009. *Biogeosciences*, 6:2677–2708.
- Gamage, H. K.; Singhakumara, B. M. P.; Ashton M. S. 2004. Effects of light and fertilization on arbuscular mycorrhizal colonization and growth of tropical rain-forest *Syzygium* tree seedlings. *Journal of Tropical Ecology*, 20(05):525-534.
- Garcia, M. O.; Ovasapyan, T.; Greas, M.; Treseder, K. K. 2008. Mycorrhizal dynamics under elevated CO₂ and nitrogen fertilization in a warm temperate forest. *Plant Soil*, 303:301-310.
- Gee, G. W.; Bauder, J. W. 1986. Particle-size analysis. In: A Klute (ed.) *Methods of Soil Analysis, Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. Agronomy Monograph No. 9 (2ed). American Society of Agronomy/Soil Science Society of America, Madison, WI. 383-411.
- Hart, M.; Klironomos, J. N. 2002. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem functioning. In: Van der Heijden, M. G. A.; Sanders, I. (Eds.) *Ecological Studies – Mycorrhizal Ecology*, Vol. 157. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 469p.
- Hedley, M. J.; Stewart, J. W. B.; Chauhan, B. S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society of America*, 46:970-976.
- Herrera, R.; Merida, T.; Stark, N.; Jordan, C. F. 1978. Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. *Naturwissenschaften*, 65:208-209.
- Hodge, A.; Helgason, T.; Fitter, A. H. 2010. Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal ecology*, 3:267-273.
- Houlton, B. Z.; Wang, Y.-P.; Vitousek, P. M.; Field, C. B. 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature Letters*. 454:327-331.

Husband, R.; Herre, E. A.; Turner, L.; Gallery, R.; Young, P. W. 2002. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology*, 11:2669-2678.

IBGE. 2012. *Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Sistema fitogeográfico. Inventário das formações florestais e campestres. Técnicas e manejo de coleções botânicas. Procedimentos para mapeamentos*. 2° ed. Rio de Janeiro: IBGE. 271p.

Janos, D. P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*, 61(1):151-162.

Jordan, C. F.; Herrera, R. 1981. Tropical rain forests: are nutrient really critical? *The American Naturalist*, 117:167-180.

Kaspari, M.; Garcia, M. N.; Harms, K. E.; Santana, M.; Joseph Wright, S.; Yavitt, J. B. 2008. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letter*, 11: 35-43.

Kivlin, S. N.; Hawkes, C. V.; Treseder, K. K. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 43:2294-2303.

Kormanik, P. P.; Bryan, W. C.; Schultz, R. C. 1980. Procedures and equipment for staining large numbers of plant root samples for endomycorrhizal assay. *Canadian Journal of Microbiology*. 26(4):536-538.

Kottek, M.; Gieser, J.; Beck, C.; Rudolf, B.; Rubel, F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift*, 15:259-263.

Laurance, W. F.; Cochrane, M. A.; Bergen, S.; Fearnside, P. M.; Delamônica, P.; Barber, C.; D'Angelo, S. e Fernandes, T. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science*, 291:438-439.

Leopoldo, P.R.; Franken, W.; Salati, E.; Ribeiro, M.N.G. 1987. Towards a water balance in Central Amazonian region. *Experientia*, 43:222-233.

Liu, L.; Zhang, T.; Gilliam, F. S.; Gundersen, P.; Zhang, W.; Chen, H.; Mo, J. 2013. Interactive effects of nitrogen and phosphorus on soil microbial communities in a tropical forest. *Plos one*, 8(4):e61188. doi:10.1371/journal.pone.0061188

Luizão, F. J. 1989. Litter production and mineral element input to the forest floor in a Central Amazonian Forest. *GeoJournal*, 19(4):407-417.

- Maciel, A. B. S. 2007. *Associações entre fungos micorrízicos arbusculares e três espécies florestais de Leguminosae em uma floresta de terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. INPA e UFAM. 69p.
- Maia, L. C.; Silveira, N. S. S.; Cavalcante, U. M. T. 2005. Interação entre fungos micorrízicos arbusculares e patógenos radiculares. In: Michereff, S. J.; Andrade, D. E. G. T.; Menezes, M. (Eds.). *Ecologia e manejo de patógenos radiculares em solos tropicais*. Universidade Federal de Pernambuco, Recife-PE. 388p.
- Malhi, Y.; Wood, D.; Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Cochrane, T.; Meir, P.; Chave, J.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Higuchi, N.; Killeen, T. J.; Laurance, S. G.; Laurance, W. F.; Lewis, S. L.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Vargas, P. N.; Pitman, N. C. A.; Quesada, C. A.; Salomão, R.; Silva, J. N. M.; Lezama, A. T.; Terborgh, J.; Martínez, R. V.; Vinceti, B. 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology*, 12:1107-1138.
- Malhi, Y.; Gardner, T. A.; Goldsmith, G. R.; Silman, M. R.; Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 39:125-159.
- Martinelli, L. A.; Piccollo, M. C.; Townsend, A. R.; Vitousek, P. M.; Cuevas, E.; McDowell, W.; Robertson, G. P.; Santos, O. C.; Treseder, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 46: 45-65.
- Martins, D. L.; Schiatti, J.; Feldpausch, T. R.; Luizão, F. J.; Phillips, O. L.; Andrade, A.; Castilho, C. V.; Laurance, S. G.; Oliveira, Á.; Amaral, I. L.; Toledo, J. J.; Lugli, L. F.; Pinto, J. L. P. V.; Oblitas Mendoza, E. M.; Quesada C. A. 2014. Soil-induced impacts on forest structure drive coarse woody debris stocks across central Amazonia. *Plant Ecology & Diversity*, DOI: 10.1080/17550874.2013.879942.
- Mayor, J. R.; Wright, S. J.; Turner B. L. 2014. Species-specific responses of foliar nutrients to longterm nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, 102:36-44.
- Mercado, L. M.; Patiño, S.; Domingues, T. F.; Fyllas, N. M.; Weedon, G. P.; Sitch, S.; Quesada, C. A.; Phillips, O. L.; Aragão, L. E. O. C.; Malhi, Y.; Dolman, A. J.; Restrepo-Coupe, N.; Saleska, S. R.; Baker, T. R.; Almeida, S.; Higuchi, N.; Lloyd J. 2011. Variations in Amazon forest productivity correlated with foliar nutrients and modelled rates of photosynthetic carbon supply. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366:3316–3329.
- Metcalf, D. B.; Asner, G. P.; Martin, R. E.; Espejo, J. E. S.; Huasco, W. H.; Amézquita, F. F. F.; Carranza-Jimenez, L.; Cabrera, D. F. G.; Baca, L. D.; Sinca, F.; Quispe, L. P. H.; Taype, I.

A.; Mora, L. E.; Dávila, A. R.; Solórzano, M. M.; Vilca, B. L. P.; Román, J. M. L.; Bustios, P. C. G.; Revilla, N. S.; Tupayachi, R.; Girardin, C. A. J.; Doughty, C. E.; Malhi Y. 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, 17(3):324–332.

Mikolajczak, K. 2013. *Do Megafauna influence spatial patterns of nutrient distribution? An empirical study of litter and soil mineral concentrations at the Langoué Bai, Gabon*. Dissertação de Mestrado. University of Oxford.

Mirmanto, E.; Proctor, J.; Green, J.; Nagy, L.; Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 354:1825–1829.

Moreira, F. W.; Oliveira, L. A.; Becker, P. 1997. *Acta Amazonica*, 27(1):3-8.

Mosse, B. 1973. Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol.*, 72:127-136.

Murphy, J.; Riley, J. P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphorus in natural water. *Anal. Chim. Acta*, 27:31-36.

Nottingham, A. T.; Turner, B. L.; Winter, K.; Heijden M. G. A. van der; Tanner, E. V. J. 2010. Arbuscular mycorrhizal mycelial respiration in a moist tropical forest. *New Phytologist*. 186: 957–967.

Nottingham, A. T.; Turner, B. L.; Chamberlain, P. M.; Stott, A. W.; Tanner, E. V. J. 2012. Priming and microbial nutrient limitation in lowland tropical forest soils of contrasting fertility. *Biogeochemistry*, 111:219–237.

Nottingham, A. T.; Turner, B. L.; Winter, K.; Chamberlain, P. M.; Stott, A.; Tanner, E. V. J. 2013. Root and arbuscular mycorrhizal mycelial interactions with soil microorganisms in lowland tropical forest. *FEMS Microbiol Ecol*, 85:37–50.

Nottingham, A. T.; Turner, B. L.; Whitaker, J.; Ostle, N.; McNamara, N. P.; Bardgett, R. D.; Salinas, N.; Meir, P. Soil microbial nutrient constraints along a tropical forest elevation gradient: a belowground test of a biogeochemical paradigm. *Biogeosciences Discuss.*, 12:6489–6523. doi:10.5194/bgd-12-6489-2015

Ocampo, J. A.; Garcia-Romera, I.; Garcia-Garrido, J. M. 1996. Micorrizas: Procesos Enzimaticos de la Infeccion Radicular. En: Hungria, M.; Balota, E. L.; Colozzi-Filho, A.;

Andrade, D de S. (Eds.). *III SBM: Micorbiologia do Solo: Desafio para o século XXI*. 177-186.

Oehl, F.; Oberson, A.; Probst, M.; Fliessbach, A.; Roth, H.-R.; Frossard, E. 2001. Kinetics of microbial phosphorus uptake in cultivated soils. *Biol Fertil Soils*, 34:31–41.

Olsen, S.; Sommers, L. 1982. Phosphorus. In: Page, A. (Ed.). *Methods of soil analysis*. 2nd ed. Madison: American Society of Agronomy/Soil Science Society of America. 2:403-427.

Olsson, P. A.; Jakobsen, I.; Wallander, H. 2002. Foraging and Resource Allocation Strategies of Mycorrhizal Fungi in a Patchy Environment. In: Van der Heijden, M. G. A.; Sanders, I. (Eds.) *Ecological Studies – Mycorrhizal Ecology*, Vol. 157. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 469p.

Patreze, C. M.; Cordeiro, L. 2004. Nitrogen-fixing and vesicular–arbuscular mycorrhizal symbioses in some tropical legume trees of tribe Mimoseae. *Forest Ecology and Management*, 196:275-285.

Phillips, O.L.; Baker, T. R.; Arroyo, L.; Higuchi N.; Killeen, T. J.; Laurance, W. F.; Lewis S. L.; Lloyd J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Núñez Vargas, P.; Silva, J. N. M.; Terborgh, J.; Vásquez Martínez, R.; Alexiades, M.; Almeida, S.; Brown, S.; Chave, J.; Comiskey, J. A.; Czimczik, C. I.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; Kuebler, C.; Laurance, S. G.; Nascimento, H. E. M.; Olivier, J.; Palacios, W.; Patinõ, S.; Pitman, N. C. A.; Quesada, C. A.; Saldias, M.; Torres Lezama, A.; Vinceti B. 2004. Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976–2001. *The Royal Society*, 359:381-407.

Pleysier, J. L.; Juo, A. S. R. 1980. A single-extraction method using silver-thiourea for measuring exchangeable cations and effective CEC in soils with variable charges. *Soil Science*, 129(4):205-211.

Posada, R. H.; Medrinan, S.; Rivera, E-L. 2012. Relationships between the litter colonization by saprotrophic and arbuscular mycorrhizal fungi with depth in a tropical forest. *Fungal Biology*, 116:747-755.

Powers, J. S.; Treseder, K. K.; Lerdau, M. T. 2004. Fine roots, arbuscular mycorrhizal hyphae and soil nutrients in four neotropical rain forest: patterns across large geographic distances. *New Phytologist*, 165:913-921.

Quesada, C. A.; Lloyd, J.; Schwarz, M.; Patiño, S.; Baker, T. R.; Czimczik, C.; Fyllas, N. M.; Martinelli, L.; Nardoto, G. B.; Schmerler, J.; Santos, A. J. B.; Hodnett, M. G.; Herrera, R.; Luizão, F. J.; Arneeth, A.; Lloyd, G.; Dezzee, N.; Hilke, I.; Kuhlmann, I.; Raessler, M.; Brand,

W. A.; Geilmann, H.; Moraes Filho, J. O.; Carvalho, F. P.; Araujo Filho, R. N.; Chaves, J. E.; Cruz Junior, O. F.; Pimentel, T. P.; Paiva R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7:1515–1541.

Quesada, C. A.; Phillips, O. L.; Schwarz, M.; Czimczik, C. I.; Baker, T. R.; Patiño, S.; Fyllas, N. M.; Hodnett, M. G.; Herrera, R.; Almeida, S.; Alvarez Dávila, E.; Arneeth, A.; Arroyo, L.; Chao, K. J.; Dezzeo, N.; Erwin, T.; Fiore, A. di; Higuchi, N.; Honorio Coronado, E.; Jimenez, E. M.; Killeen, T.; Lezama, A. T.; Lloyd, G.; López-González, G.; Luizão, F. J.; Malhi, Y.; Monteagudo, A.; Neill, D. A.; Núñez Vargas, P.; Paiva, R.; Peacock, J.; Peñuela, M. C.; Peña Cruz, A.; Pitman, N.; Priante Filho, N.; Prieto, A.; Ramírez, H.; Rudas, A.; Salomão, R.; Santos, A. J. B.; Schmerler, J.; Silva, N.; Silveira, M.; Vásquez, R.; Vieira, I.; Terborgh, J.; Lloyd J. 2012. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate. *Biogeosciences*, 9:2203–2246.

RADAMBRASIL. 1978. *Levantamento dos Recursos Naturais - Volume 18, Folha AS.20* Manaus. Ministério de Minas e Energia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.

Raij, B. van. *Fertilidade do solo e adubação*. Piracicaba: Agronômica Ceres, Associação Brasileira para a Pesquisa do Potássio e do Fósforo, 1991. 343p.

Read, D. J. 2002. Towards Ecological Relevance – Progress and pitfalls in the path towards an understanding of mycorrhizal functions in nature. In: Van der Heijden, M. G. A.; Sanders, I. (Eds.). *Ecological Studies – Mycorrhizal Ecology*, Vol. 157. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 469p.

Reed, S. C.; Townsend, A. R.; Taylor, P. G.; Cleveland C. C. 2011. Chapter 14 Phosphorus cycling in tropical forests growing on highly weathered soils. In: Bünenmann, E. K.; Oberson, A.; Frossard, E. (Eds.). *Phosphorus in Action. Biological Processes in Soil Phosphorus Cycling. Soil Biology* Volume 26. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. p:339-369.

Restrepo-Coupe, N.; Rocha, H. R. da; Hutyra, L. R.; Araujo, A. C. da; Laura S. Borma, Christoffersen, B.; Cabral, O. M. R.; Camargo, P. B. de; Cardoso, F. L.; Lola da Costa, A. C.; Fitzjarrald, D. R.; Goulden, M. L.; Kruijt B.; Maia, J. M. F.; Malhi, Y. S.; Manzi, A. O.; Miller, S. D.; Nobre, A. D.; Randow, C. Von; Abreu Sá, L. D.; Sakai, R. K.; Tota, J.; Wofsy, S. C.; Zanchi, F. B.; Saleska S.R. 2013. What drives the seasonality of photosynthesis across the Amazon basin? A cross-site analysis of eddy flux tower measurements from the Brasil flux network. *Agricultural and Forest Meteorology*, (182– 183):128– 144.

Ribeiro, J. E. L.; Hopkins, M. J. G.; Vincentini, A.; Sothers, C; A.; Costa, M. A.; Brito, J. M.; Souza, M. A. D.; Martins, L. H. P.; Lohmann, L. G.; Assunção, P. A. C. L.; Pereira, E. C.; da Silva, C. F.; Mesquita, M.; Procópio, L. C. 1999. *Flora da Reserva Ducke – Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus, INPA, 816p.

Richards, B. N. 1987. The microbiology of terrestrial ecosystems. *Longman Scientific and Technical*. USA. cap. 7:255-312.

Richardson, A. E.; Simpson, R. J. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability. *Plant Physiology Preview*. DOI:10.1104/pp.111.175448.

Rilling, M. C.; Wright, S. F.; Nichols, K. A.; Schimidt, W. F.; Torn, M. S.; Large contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon pools in tropical forest soils. *Plant and Soil*, 233:167-177.

Rooney, D.; Kennedy, N.; Deering, L.; Gleeson, D.; Clipson, N. 2006. Effect of sheep urine deposition on the bacterial community structure in an acidic upland grassland soil. *Applied and environmental microbiology*, 7231-7237.

Ropero, C. A. L. 2007. *Micorrizas Arbusculares e Assimilação de Nutrientes em uma Meso-Escala na Região Amazônica*. Dissertação de Mestrado, INPA, 51p.

Sayer, E. J.; Wright, S. J.; Tanner, E. V. J.; Yavitt, J. B.; Harms, K. E.; Powers, J. S.; Kaspari, M.; Garcia, M. N.; Turner, B. L. 2012. Variable responses of lowland tropical forest nutrient status to fertilization and litter manipulation. *Ecosystems*, 15:387–400.

Santos, E. D. A. dos. *Ciclagem de Fósforo e suas variações em uma floresta madura da Amazônia Central*. 2013. Dissertação de Mestrado. 64p.

Schmidt, S. K.; Costello, E. K.; Nemergut, D. R.; Cleveland, C. C.; Reed, S. C.; Weintraub, M. N.; Meyer, A. F.; Martin, A. M. 2007. Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil. *Ecology*, 88(6):1379-1385.

Smith, S. E.; Read, D. J. 2008. *Micorrhizal Symbiosis* (3° ed.). Elsevier, Great Britain. 804p.

Soka, G.; Ritchie, M. 2014. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and ecosystem processes: Prospects for future research in tropical soils. *Open Journal of Ecology*, 4(1):11-22. <http://dx.doi.org/10.4236/oje.2014.41002>

Stark, N. M.; Jordan, C. F. 1978. Nutrient retention by the root mat of an amazonian rain forest. *Ecology*, 59(3):434-437.

- Stevenson, F. J.; Cole, M. A. 1999 (2^o ed.). Cycles of soil-Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, micronutrients. *John Wiley & Sons, INC. USA*. 427p.
- St. Jonh, T. V. 1980. Tamanho da raiz, pêlos radiculares e infecção por micorrizas: um reexame da hipótese de Baylis com árvores tropicais. *Acta Amazonica*, 10(01):141-145.
- Taiz, L.; Zeiger, E. 2013. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 5 ed., 918p.
- Tiessen, H.; Moir, J. O. 1993. Characterization of available P by sequential extracion. Soil Sampling and Methods of Analysis. *Lewis Publishers, Ann Arbor*, 75-86.
- Tomé Jr., J. B. 1997. *Manual para interpretação de análise de solo*. Guaíba, RS. Agropecuária. 247p.
- Townsend, A. R.; Cleveland, C. C.; Asner, G. P.; Bustamante, M. M. C. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88(1):107–118.
- Townsend, A. R.; Cleveland, C. C.; Houlton, B. Z.; Alden, C. B.; White, J. W. C. 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9:09-17.
- Treseder, K. K.; Vitousek P. M. 2001. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of n and p in hawaiian rain forests. *Ecology*, 82(4):946–954.
- Treseder, K. K.; Allen, M. F. 2002. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: a model and field test. *New Phytologist*, 155:507-515.
- Treseder, K. K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164:347-355.
- Treseder, K. K.; Croos, A. 2006. Global Distributions of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecosystems*, 9:305-316.
- Treseder, K. K.; Turner, K. M.; Mack, M. C. 2007. Mycorrhizal responses to nitrogen fertilization in boreal ecosystems: potencial consequences for soil carbon storage. *Global Change Biology*, 13:78-88.
- Turner, B. L.; Romero, T. E. 2010. Stability of hydrolytic enzyme activity and microbial phosphorus during storage of tropical rain forest soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 42:459–465.

- Turner, B. L.; Wright, S. J. 2014. The response of microbial biomass and hydrolytic enzymes to a decade of nitrogen, phosphorus, and potassium addition in a lowland tropical rain forest. *Biogeochemistry*, 117:115-130.
- Vance, E. D.; Brookes, P. C.; Jenkinson, D. S. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*, 19:703-707.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, 65(1):285-298.
- Vitousek, P. M.; Sanford Jr., R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17:137-167.
- Walker, T. W.; Syers, J. K. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15:1-19.
- Weand, M. P.; Arthur, M.A.; Lovett, G. M.; McCulley, R. L.; Weathers, K. C. 2010. Effects of tree species and N additions on forest floor microbial communities and extracellular enzyme activities. *Soil Biology & Biochemistry*, 42:2161-2173.
- Wolf A.; Doughty, C. E.; Malhi, Y. 2013. Lateral Diffusion of Nutrients by Mammalian Herbivores in Terrestrial Ecosystems. *Plos one*. 8(8):e71352.
- Wright, S. J.; Yavitt, J. B.; Wurzburger, N.; Turner, B. L.; Tanner, E. V. J.; Sayer, E. J.; Santiago, L. S.; Kaspari, M.; Hedin, L. O.; Harms, K. E.; Garcia, M. N.; Corre, M. D. 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92(8):1616–1625.
- Wurzburger, N.; Wright S. J. 2015. Fine-root responses to fertilization reveal multiple nutrient limitation in a lowland tropical forest. *Ecology*, 96(8):2137–2146.
- Yang, X.; Richardson, T. K.; Jain, A. K. 2010. Contributions of secondary forest and nitrogen dynamics to terrestrial carbon uptake. *Biogeosciences Discuss.*, 7:2739–2765.
- Yu, H.; Chin, M.; Yuan, T.; Bian, H.; Remer, L. A.; Prospero, J. M.; Omar, A.; Winker, D.; Yang, Y.; Zhang, Y.; Zhang, Z.; Zhao, C. 2015. The fertilizing role of African dust in the Amazon rainforest: A first multiyear assessment based on data from Cloud-Aerosol Lidar and Infrared Pathfinder Satellite Observations, *Geophys. Res. Lett.*, 42, doi:10.1002/2015GL063040.
- Zhu, F.; Lu, X.; Liu, L.; Mo, J. 2015. Phosphate addition enhanced soil inorganic nutrients to a large extent in three tropical forests. *Nature*, Scientific Reports, 5:7923. doi:10.1038/srep07923.