

**WANDERLEY ROCHA DA SILVA**

A stylized green graphic featuring a tree-like shape on the left and a map outline of Brazil on the right. The tree is composed of a vertical stem with a triangular top and several horizontal branches. The map outline is a light green, hand-drawn style border. The text is centered over the tree and map.

**IMPACTOS DA SECA E DO FOGO NA PRODUTIVIDADE E  
CICLAGEM DE CARBONO EM FLORESTA DE TRANSIÇÃO  
NO SUL DA AMAZÔNIA**

**Nova Xavantina  
Mato Grosso - Brasil  
2013**

**WANDERLEY ROCHA DA SILVA**

**IMPACTOS DA SECA E DO FOGO NA PRODUTIVIDADE E  
CICLAGEM DE CARBONO EM FLORESTA DE TRANSIÇÃO  
NO SUL DA AMAZÔNIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado do Mato Grosso como requisito parcial para obtenção do Título de “Mestre”.

*Orientador: Paulo M. Brando, Ph.D.*

**Nova Xavantina  
Mato Grosso - Brasil  
2013**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**  
**GPT/BC/UFMT**

S586i Silva, Wanderley Rocha da

Impactos da seca e do fogo na produtividade e ciclagem de carbono em floresta de transição no sul da Amazônia. / Wanderley Rocha da Silva. Nova Xavantina: 2013.

121 p. : Il.: 30 cm.

Orientador: Paulo Monteiro Brando.

Dissertação (mestrado) – Universidade do Estado do Mato Grosso, Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Nova Xavantina, 2013.

1. Distúrbios ambientais – Floresta Amazônica. 2. Queimadas - Impacto na ciclagem de carbono – Floresta de transição amazônica. 3. Seca - Impacto na ciclagem de carbono – Floresta de transição amazônica. I. Título.

CDU 504.058

**IMPACTOS DA SECA E DO FOGO NA PRODUTIVIDADE E CICLAGEM DE  
CARBONO EM FLORESTA DE TRANSIÇÃO NO SUL DA AMAZÔNIA**

**WANDERLEY ROCHA DA SILVA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso como requisito parcial à obtenção do título de “Mestre”.

Aprovado em 29 de Julho de 2013, pela BANCA EXAMINADORA:

---

Prof. Dr. Paulo Monteiro Brando  
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT  
Departamento de Ciências Biológicas  
Orientador

---

Prof. Dra. Susan E. Trumbore  
Instituto Max Planck  
Departamento de Biogeoquímica - Instituto Max Planck  
Membro Titular

---

Prof. Dr. Pedro V. Eisenlohr  
Departamento de Botânica - UFMG  
Membro Titular

---

Prof. Dr. Eddie Lenza de Oliveira  
Universidade do Estado de Mato Grosso - UNEMAT  
Departamento de Ciências Biológicas  
Membro Suplente

***Dedico***

*Á minha família, especialmente aos meus pais, Waldery Gomes da Silva e Maria Rocha da Silva pelo grande esforço em nos educar. Sábias palavras sempre ditas pelo meu pai: “Nunca é tarde para ser feliz, então, estudem”. A minha querida e amada esposa Adrienne Rocha.*

*Ao meu filho querido e tão amado Pedro Arthur Rocha, que me ensina tudo que preciso em um simples sorriso, não há amor maior.*

*Á Deus, pelo dom de nossas vidas e, integridade física e mental,*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente aos meus pais Waldery Gomes da Silva e Maria Rocha da Silva pela maneira como se dedicaram em me educar, além de incentivar todos os filhos ao estudar. Ainda jovens, os meus pais mudaram do interior da Amazônia para um centro na busca de melhores condições de vida e educação para os filhos.

Aos meus queridos irmãos José Rocha, Edilson Rocha, Anselmo Rocha, Miguel Rocha, Luiz Rocha e, ao já falecido irmão Raimundo Rocha.

Às minhas queridas irmãs Corina Rocha, Silvia Rocha, Deusimar Rocha e Marlene Rocha, e a todos os meus sobrinhos.

À minha esposa Adrienne Rocha, pela compreensão, carinho e paciência pelas muitas vezes que fiquei trabalhando no IPAM fora dos horários de expediente, pela ausência durante as viagens para Nova Xavantina para cumprir os créditos do curso e pela dedicação, sem igual e, por muitas vezes sozinha, quando ficava com o nosso filho amado Pedro Arthur.

Ao meu filho Pedro Arthur, obrigado por existir e ser meu filho, você me dá a força para seguir em frente na luta por tudo que almejo.

Ao meu orientador e amigo de muitos anos, professor Paulo Monteiro Brando, agradeço pela paciência, pelas correções nos trabalhos, pelos ensinamentos aprendidos, pelas cobranças necessárias e úteis do dia a dia, e, pela confiança a mim concedida durante todo esse período de estudo.

Agradeço, também, ao meu coorientador Ben Hur Marimon Jr pela força e dedicação no auxílio na escrita e conselhos durante todo o período de estudo, na sala de aula e no campo.

Ao IPAM por todo o apoio logístico e, em especial as pessoas dos coordenadores Paulo Brando, Daniel Nepstad e Paulo Moutinho e Oswaldo Carvalho Jr, nosso gerente local, pela liberação e pela ajuda, quando durante os períodos de aulas, me liberaram para eu me ausentar do escritório do IPAM e assim concluir os créditos do curso.

Ao Rainfor, nas pessoas do Daniel Metcalfe, Chris Doughty e Yadvinder Malhi pela grande ajuda na elaboração dos trabalhos no campo e na submissão do artigo.

Ao Ebis Nascimento pela ajuda com todas as coletas de campo, meu muitíssimo obrigado. Cara sempre presente e pronto para ajudar!

Ao Grupo Amaggi, pela liberação das coletas dentro da fazenda Tanguero.

Ao Divino Silvério pela ajuda com os dados de campo e formatação do artigo.

Ao Claudinei Santos “San” pela ajuda com as análises estatísticas e ajuda com o programa R sempre que eu solicitava; um colega muito prestativo.

Ao Adilson Coelho com a ajuda nos trabalhos com raízes e solos no “laboratório” do IPAM em Canarana.

A equipe maravilhosa do IPAM que mora no alojamento *Darro* na Fazenda Tanguro, em especial ao Darlisson Nunes, Sandro Rocha, Sebastião Aviz, Santarém, Dona Lúcia Nascimento e Ebis, claro. E, aos que passaram por lá e foram de fundamental importância com a instalação dos trabalhos de coleta do Rainfor, Osvaldo Portela, Bibal e Adriano.

À Maria de Fátima, querida sogra, que veio nos ajudar durante o ano de 2013, cuidando do Pedro Arthur durante a minha ausência e da Adrienne para os trabalhos e estudos.

A todos que me ajudaram no trabalho de campo, análises e elaboração da dissertação, sem a ajuda de vocês, esse trabalho não seria possível.

Às enfermeiras do hospital municipal de Canarana que cuidaram de mim durante o longo e penoso tratamento da Leishmaniose. Haja veias para furar!

Aos amigos do curso, em especial, aqueles que compartilharam momentos inesquecíveis no alojamento da UNEMAT, Tarik, Max, Adriana, Sara, Keila e Lucirene.

Aos professores da UNEMAT, Bia Marimon, Ben Hur e Eddie Lenza.

A Deus e à vida pelo meu maior título e presente “Pai do Pedro Arthur Moraes Rocha”

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS.....	xiv
RESUMO GERAL.....	xv
ABSTRACT.....	xvi
FORMATAÇÃO.....	xvii
INTRODUÇÃO GERAL.....	18
<b>ARTIGO I</b> .....	20
RESUMO.....	21
ABSTRACT.....	22
INTRODUÇÃO.....	23
MATERIAL E MÉTODOS.....	26
<i>Área de estudo e desenho experimental</i> .....	26
<i>Dados meteorológicos</i> .....	28
<i>Produtividade primária líquida</i> .....	29
<i>Produtividade Primária Líquida de troncos e galhos grossos (PPL<sub>TG</sub>)</i> .....	29
<i>Índice de área foliar</i> .....	30
<i>Produtividade primária líquida abaixo do solo (PPL<sub>ABS</sub>)</i> .....	30
<i>Respiração autotrófica e heterotrófica</i> .....	30
<i>Cálculo da (PPL), (PPB) (EUC)</i> .....	32
<i>Análise estatística e de erro</i> .....	33
RESULTADOS.....	34
<i>Clima</i> .....	34
<i>Biomassa arbórea e PPL aérea</i> .....	36
<i>PPL do dossel</i> .....	38
<i>PPL abaixo do solo</i> .....	40
<i>Efluxo de CO<sub>2</sub> do solo</i> .....	40
<i>Efluxo de CO<sub>2</sub> do tronco vivo</i> .....	42
<i>Respiração foliar e fotossíntese</i> .....	43
<i>PPL, PPB e EUC totais</i> .....	44
DISCUSSÃO.....	45
<i>Amplas semelhanças entre parcela na ciclagem de carbono revelam a tolerância da floresta ao fogo</i> .....	45

<i>Padrões distintos de uso do carbono na floresta de transição no sul da Amazônia</i> .....	48
CONCLUSÃO.....	49
AGRADECIMENTO.....	50
REFERÊNCIAS.....	51
INFORMAÇÕES SUPLEMENTARES.....	59
Tabela S1. Resumo dos métodos de medição.....	60
Tabela S2. Resumo das técnicas de processamento dos dados.....	64
Descrição detalhada dos métodos.....	67
<b>CAPÍTULO II</b> .....	77
RESUMO.....	78
ABSTRACT.....	79
INTRODUÇÃO.....	80
OBJETIVO GERAL.....	82
OBJETIVO ESPECÍFICO.....	82
HIPÓTESES.....	83
MATERIAL E MÉTODOS.....	84
<i>Local de estudo</i> .....	84
<i>Dados meteorológicos</i> .....	84
<i>Respiração do solo, temperatura e umidade</i> .....	85
<i>Coleta de serapilheira</i> .....	86
<i>Coleta de raízes</i> .....	86
<i>Análises de <sup>14</sup>C nas raízes</i> .....	86
<i>Análises estatísticas</i> .....	87
RESULTADOS.....	88
<i>O clima</i> .....	88
<i>Diferenças entre parcelas</i> .....	88
<i>Respiração do solo</i> .....	91
<i>Produção de raízes finas</i> .....	95
<i>Datação do C de raízes</i> .....	96
<i>Produção de serapilheira e respiração do solo</i> .....	97
<i>Relação entre serapilheira e respiração do solo</i> .....	99
DISCUSSÃO.....	102
<i>O fogo e a seca induzem mudanças nos componentes do solo na floresta de transição</i> .....	103

<i>Mudanças nos processos de respiração do solo .....</i>	103
<i>O fogo e a seca causa a translocação e o uso de C não estrutura nas plantas.....</i>	104
CONCLUSÃO.....	105
REFERÊNCIAS.....	106
APÊNDICE.....	115
Tabela A1.....	116
Revisão bibliográfica.....	117

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I

Figura 1. Localização da área experimental, Fazenda Tanguro, Estado do Mato Grosso, Brasil (canto superior direito). As cores indicam o tipo de vegetação e uso da terra (floresta = verde, lavoura ou pastagem = rosa/roxo). A é a parcela controle, B é a parcela queimada a cada três anos (não estudada aqui), e C é a parcela queimada anualmente, destacada neste estudo.....27

Figura 2. Dados climáticos da estação meteorológica da Fazenda Tanguro e umidade do solo registrada por sensores instalados em cada parcela. As barras de erro representam o erro padrão ao longo dos anos (2009 – 2011), para dar uma indicação da variabilidade interanual.....35

Figura 3. Diagrama mostrando a magnitude e o padrão de fluxo de C em 2009-2011, em ambas às parcelas inventariadas no presente estudo. Todos os valores estão em  $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ . Os componentes com prefixos R, PPL, D e F indicam respiração, produtividade primária líquida, decomposição e outros termos do fluxo de C, respectivamente.....37

Figura 4. Alocação de carbono da planta para diferentes componentes em ambas as parcelas inventariadas neste estudo. A respiração de raiz e a PPL incluem contribuições da rizosfera (raízes finas, micorrizas e micróbios do solo dependentes de exsudatos) e raízes grossas. A PPL<sub>Dossel</sub> incorpora a queda de serapilheira fina, perdas por herbivoria e *turnover* de galho.....38

Figura 5. Produtividade primária líquida sazonal de (a) serapilheira fina do dossel e (b) raízes finas em ambas as parcelas inventariadas neste estudo. As barras representam erros padrões (n = 16 para raízes e 10 para serapilheira fina de dossel).....39

Figura 6. Efluxo sazonal de dióxido de carbono do solo (a), e a contribuição para esse total dos (b) microrganismos heterótrofos do solo não dependentes dos exsudatos das raízes e (c) a rizosfera (raízes, micorrizas, micróbios dependentes de exsudado). Estas estimativas não incluem a contribuição de raízes grossas. As barras de erro são erros padrão (n = 25).....41

Figura 7. Sazonalidade do efluxo de  $\text{CO}_2$  do tronco com base (a) em parcela e (b) área do tronco. As barras de erro são erros padrões (n = 25) multiplicados pela área superficial arbórea.....43

Figura 8. Diferenças absolutas (a, b) e relativas (c, d) no carbono alocado no ecossistema na parcela queimada em relação à controle.....46

### Capítulo II

Figura 1. Localização da área de estudo na Fazenda Tanguro (Centro da imagem). As cores indicam o tipo de vegetação e uso da terra (floresta = verde, lavoura = rosa/roxo). A, é a parcela controle, B é a parcela queimada a cada três anos (não estudada aqui), e C é a parcela queimada anualmente, destacada neste estudo. As Tarjas amarelas indicam o transecto F onde estão localizados todos os pontos de coletas nas parcelas A e B no Experimento Savanização.....85

Figura 2. Médias dos dados sazonais do clima para (a) precipitação mensal (2009 – 2011), (b) umidade do solo (2009 – 2012), (c) temperatura do ar, (d) temperatura do solo e (2009 – 2012) (e) déficit Hídrico Climatológico Máximo (DHCM) no solo entre os anos de 2009 a 2011. Todas as variáveis foram registradas na estação meteorológica localizada em área aberta perto das parcelas estudadas, exceto a umidade do solo que foi registrada por meio de sensores instalados em cada parcela.....90

Figura 3. Médias e erro padrão da variação sazonal nas parcelas controle e queimada de dióxido de carbono no solo (a), temperatura do solo (b) e umidade do solo (c) medidos no momento das coletas entre os anos de 2009 a 2012.....93

Figura 4. Relações mais erro padrão entre o efluxo de CO<sub>2</sub> do solo com a temperatura (A) e umidade (B) do solo em ambas as parcelas. A parcela controle é representada pela letra A e a queimada pela letra C durante todo o período de observações.....94

Figura 5. Médias e erro padrão do crescimento de raízes nas cestas de *ingrowth cores* até 30 cm de profundidade na parcela queimada (vermelho) e na parcela controle (Azul) durante todo o período de coletas.....95

Figura 6. Diferenças no período de alocação do carbono  $\Delta^{14}\text{C}$  (‰) encontrado nas análises das raízes da parcela queimada e controle (2009 – 2011). A parcela controle na cor verde, queimada em vermelho e em azul o <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> atmosférico monitorado ao longo do tempo em todo o planeta com a linha de tendência.....96

Figura 7. Médias mensais de produção de serapilheira em Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> na parcela controle e queimada para todo o período de observações (2009 – 2012).....98

Figura 8. Relação entre respiração do solo e produção de serapilheira – Linha F – Experimento Savanização, parcelas Controle e Queimada, (2009 – 2012).....99

Figura 9. Relação entre a respiração do solo e a produção de serapilheira total entre parcelas controle e queimada – Linha F no período de 2009 – 2012 entre parcelas.....100

Figura 10. Razão entre a respiração do solo ( $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) e a produção de serapilheira ( $\text{Mg ha}^{-1}$ ) entre parcelas no período de 2009 – 2012.....101

**LISTA DE TABELAS**

Tabela 1. Variação de temperatura (°C) e umidade do solo com mínimas e máximas registradas nas parcelas controle e queimada durante o período amostral.....89

Tabela 2. Médias e erro padrão das variações nos fluxos de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ) do solo para as estações: seca e chuvosa para cada ano para as parcelas controle e queimada durante o período amostral.....91

Tabela 3. Variação nos fluxos de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ) do solo com as mínimas, médias e máximas para cada ano nas parcelas controle e queimada durante o período amostral.....92

Tabela 4. Produção da serapilheira (Mg biomassa ha<sup>-1</sup> mês<sup>-1</sup>) com as mínimas, médias e máximas durante os anos de estudo entre as parcelas controle e queimada.....97

## Resumo geral

A Floresta Amazônica estoca uma quantidade gigantesca de carbono. No entanto, as mudanças climáticas podem alterar drasticamente a habilidade dessas florestas em estocar esse C. As formações florestais da Amazônia mais suscetíveis ao fogo são as florestas de transição. Devido à sazonalidade, intenso processo de desmatamento devido ao agronegócio e por ser uma das regiões de floresta tropical com maiores chances de se tornar mais seca devido às mudanças climáticas globais. Portanto, como o impacto do fogo no estoque de carbono em florestas tropicais é potencialmente alto, porém pouco quantificado, especialmente nas florestas de transição Amazônia/Cerrado, apresento aqui a primeira descrição dos impactos de queimadas na ciclagem de carbono de uma floresta tropical estacional perenifólia.

Foi comparada uma parcela em floresta anualmente queimada com outra não queimada ao longo de quatro anos (2009-2012). Quantificamos nestas parcelas os componentes da produtividade primária líquida (PPL), respiração autotrófica ( $R_a$ ) e heterotrófica ( $R_h$ ), o consumo total de carbono pela planta (CTCP), eficiência de uso de carbono (EUC), a respiração do solo e a alocação de C não estrutural em raízes.

Os resultados do estudo mostraram que todos os componentes da PPL e  $R_a$  foram inferiores na parcela queimada em relação à parcela controle, respectivamente. Encontrei uma eficiência do uso do carbono (EUC) de 0,36 - 0,39, valores que são superiores a de outras florestas na Amazônia (0,25 - 0,30). As queimadas regulares associados a eventos de seca ocasionam uma diminuição nas taxas de transferência do C do solo da floresta para a atmosfera. Observei, também, que muitas plantas que sobrevivem aos eventos de seca e fogo associados, passam a usar C não estrutural para tentar reconstruir novas estruturas como, por exemplo, raízes para sobreviver aos danos causados pelo fogo.

**Palavras chave:** Carbono, Produtividade, Floresta de Transição, Fogo, Seca, Translocação de C.

**Abstract**

The Amazon forest stocking a huge amount of carbon. However, climate change could dramatically alter the ability of these forests in this store C. The formations of the Amazon forest more susceptible to fire are the transitional forests. Due to seasonality, intense deforestation due to agribusiness and for being one of the rainforest regions most likely to become drier due to global climate change. Therefore, as the impact of fire on carbon stocks in tropical forests is potentially high, but little quantified, especially in the Amazon transition forest / Cerrado, I present here the first description of the impacts of fires on carbon cycling in a tropical evergreen seasonal forest.

We compared a share in forest burned annually with other unburned over four years (2009-2012). We quantify these plots the components of net primary productivity (NPP), autotrophic respiration ( $R_a$ ) and heterotrophic ( $R_h$ ), the total consumption of carbon by the plant (PCE), carbon use efficiency (CUE), soil respiration and allocation C no structural roots.

The results of the study showed that all components of NPP and  $R_a$  were lower in the burned plot in relation to the portion control, respectively. I found a use efficiency of carbon (CUE) from 0.36 - 0.39, values that are superior to other forests in Amazonia (0.25 - 0.30). Regular burning associated with drought events cause a decrease in the rates of transfer of forest soil C to the atmosphere. Noticed, too, that many plants that survive the events of drought and fire associated start using C nonstructural trying to rebuild new structures such as roots to survive the damage caused by the fire.

**Keywords:** Carbon, Productivity, Transition Forest, Fire, Drought, Translocation of C.

**Formatação**

Essa dissertação contém dois capítulos. O primeiro trata dos impactos de queimadas experimentais na ciclagem de carbono de uma floresta de transição entre o Cerrado e a Amazônia. O segundo capítulo trata do efeito dessas queimadas repetidas e sua interação com uma seca severa nos processos de respiração do solo e alocação de carbono para raízes.

## Introdução geral

A Floresta Amazônica estoca uma quantidade gigantesca de carbono (C) e é responsável por aproximadamente 10% da produtividade líquida global (Mellilo 1996, Malhi & Grace 2000). No entanto, as mudanças climáticas podem alterar drasticamente a habilidade dessas florestas em estocar C, mesmo se as taxas de desmatamento permanecerem baixas (Alencar et al. 2006). As secas podem alterar o ciclo de C global não somente por causar a mortalidade de árvores e reduzir o seu crescimento, mas também por aumentar a intensidade e a extensão de incêndios florestais (Alencar et al. 2006).

Durante a seca de 1998, por exemplo, a área queimada (39.000 km<sup>2</sup>) foi muito maior que a desmatada na Amazônia Brasileira (17.384 km<sup>2</sup>) (Nepstad et al. 2001, Alencar et al. 2004, 2006, INPE 2012). Como resultado, quantidades significativas de C foram emitidas para a atmosfera (0,3 a 0,6 Gt C ano<sup>-1</sup>) (Aragão et al. 2010). Incêndios florestais naturais são ocorrências raras na Floresta Amazônica (Hammond & ter Steege, 1998; Turcq et al. 1998; Behling et al. 2001; Bush et al. 2004, 2007). Porém, desde que se iniciou a ocupação humana em larga escala, a frequência e severidade de queimadas têm aumentado drasticamente na região, principalmente por propagação acidental de incêndios durante o preparo da terra para agropecuária (Cochrane et al. 1999, 2004; Nepstad et al. 1999).

Estudos relacionados à liberação de CO<sub>2</sub> florestal relacionado a incêndios têm focado nos fluxos mais instantâneos, visíveis e diretos da combustão de material orgânico superficial (p.e.: Kauffman et al. 1998; Haugaasen et al. 2003; Balch et al. 2008; Potter et al. 2009). Contudo, parte do C da floresta tropical está estocado abaixo do solo (raízes de plantas, micorrizas, matéria orgânica morta e solo mineral), sendo vulnerável a vários fatores ambientais, entre eles o fogo e a seca e suas interações. Assim, entender e estimar os impactos do fogo no fluxo de CO<sub>2</sub> a partir desses diferentes componentes e seus efeitos líquidos no efluxo geral do CO<sub>2</sub> do solo será fundamental para estimar precisamente os impactos do fogo no balanço de C da Floresta Amazônica. Além disso, para entender e modelar as respostas da produtividade e da biomassa do ecossistema ao fogo e à seca é importante obter um entendimento mais aprofundado do ciclo do carbono, incluindo produção, respiração, alocação e *turnover*, dentro dos quais os estoques de C da biomassa e do solo estão incorporados.

As formações florestais da Amazônia mais suscetíveis ao fogo são as florestas de transição, como as localizadas no extremo sul da Amazônia, região onde o clima é mais sazonal (Nepstad et al. 1999a, b; Alencar et al. 2005) e ocorre intenso processo de desmatamento devido à expansão da fronteira agrícola brasileira. Essa é uma das regiões de

floresta tropical com maiores chances de se tornar mais seca por consequência das mudanças climáticas globais (Zelazowski et al. 2011). Apesar da susceptibilidade ao fogo e à seca, essas florestas de transição ainda continuam relativamente pouco estudadas. Por exemplo, pouco se sabe até que ponto o aumento da radiação solar pode aumentar também as taxas fotossintéticas em períodos de secas intensas. Neste caso, existe um limiar durante esse período de restrição hídrica no qual a umidade do solo começa a limitar a produção de carboidratos pelas plantas. Quando isso acontece, muitas plantas precisam utilizar suas reservas para a manutenção de processos metabólicos básicos, como respiração e crescimento. Em períodos bastante prolongados de seca, as reservas mais antigas de carboidratos alocados pelas plantas podem ser detectadas através medição da idade do C presente em diferentes partes das plantas produzidas durante o período de estresse.

O fogo provoca vários efeitos sobre a vegetação, consumindo primeiramente a necromassa composta de material combustível fino caído no piso da floresta (ramos e folhas da camada de serapilheira). Em seguida, pode eliminar grande parte da biomassa acima do solo, especialmente as plantas menores e algumas árvores de grande porte (Nepstad *et al.* 1999 b). Além disso, as árvores sobreviventes, mas danificadas pelo fogo, podem apresentar diminuição de sua capacidade fotossintética e aumento no consumo de suas reservas de C para manter seu crescimento e reprodução. É necessário saber também até que ponto as árvores remanescentes responderão à maior disponibilidade de recursos para a absorção de C (e.g. luz e água no solo) devido à mortalidade de árvores causada pelo fogo.

---

ARTIGO 1- PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA E CICLAGEM DE CARBONO EM  
FLORESTA DE TRANSIÇÃO INTACTA E ANUALMENTE QUEIMADA NO SUL DA  
FLORESTA AMAZÔNICA

---

Submetido à revista *Plant Ecology & Diversity*

## Resumo

**Contexto:** O impacto do fogo no estoque de carbono em florestas tropicais é potencialmente alto, porém pouco quantificado, especialmente nas florestas de transição Amazônia/Cerrado.

**Objetivos:** Apresentamos a primeira descrição dos impactos de queimadas repetidas na ciclagem de carbono de uma floresta tropical estacional perenifólia sobre solo distrófico no sudeste da Amazônia.

**Métodos:** Foi comparada uma parcela em floresta anualmente queimada com outra não queimada ao longo de três anos (2009-2011). Para cada parcela, foram quantificados os componentes da produtividade primária líquida (PPL), respiração autotrófica ( $R_a$ ) e heterotrófica ( $R_h$ ), e estimados o consumo total de carbono pela planta (CTCP, soma de PPL e  $R_a$ ) e eficiência de uso de carbono (EUC, razão PPL/CTCP).

**Resultados:** Todos os componentes da PPL e  $R_a$  foram inferiores em 15% e 4% na ‘parcela queimada’ em relação à ‘parcela controle’, respectivamente. Ambas as parcelas caracterizaram-se por uma EUC (0,36 - 0,39) levemente superior às outras florestas da Amazônia.

**Conclusões:** Essas medições fornecem a primeira indicação de um padrão distinto de ciclagem de carbono dentro dessa ameaçada floresta de transição. Em geral, as queimadas regulares no sub-bosque apresentaram, surpreendentemente, baixo impacto nos fluxos de carbono do ecossistema.

**Palavras-chave:** PPB, PPL, EUC, experimento com fogo, floresta tropical estacional perenifólia, ciclagem de carbono, alocação.

## Abstract

**Background:** The impact of fire on carbon cycling of tropical forests is potentially large but poorly quantified, particularly near the transition forests that mark the boundaries between humid forests and savannas.

**Aims:** We present the first comprehensive description of the impacts of repeated low intensity, understory fire on carbon cycling in a semi-deciduous, seasonally dry tropical forest on dystrophic soil in south-eastern Amazonia.

**Methods:** We compared an annually burnt forest plot with a control plot over a 3-year period (2009-2011). For each plot, we quantified the components of net primary productivity (NPP), autotrophic ( $R_a$ ) and heterotrophic respiration ( $R_h$ ), and estimate total plant carbon expenditure (PCE, the sum of NPP and  $R_a$ ) and carbon-use efficiency (CUE, the quotient of NPP/PCE).

**Results:** Total NPP and  $R_a$  were 15% and 4% lower on the burn plot than the control respectively. Both plots were characterized by slightly higher CUE of 0.36-0.39 compared to evergreen lowland Amazon forests.

**Conclusions:** These measurements provide the first evidence for a distinctive pattern of carbon cycling within this transitional forest. Overall, regular understory fire had little impact on ecosystem-level carbon fluxes.

**Key words:** GPP, NPP, CUE, fire experiment, tropical seasonally dry rainforest, carbon cycling, allocation.

## Introdução

A Floresta Amazônica estoca aproximadamente 120 petagramas ( $1 \text{ Pg} = 1 \times 10^9$  toneladas de carbono) e são responsáveis por 10% da produtividade líquida global (Mellilo 1996, Malhi & Grace 2000), influenciando tanto o clima regional quanto o global. Entretanto, as mudanças climáticas podem alterar drasticamente a habilidade dessas florestas em estocar C, mesmo se as taxas de desmatamento permanecessem baixas (Alencar et al. 2004). As secas podem alterar o ciclo de C global não somente por causar a mortalidade de árvores e reduzir o seu crescimento, mas também por aumentar a intensidade e a extensão de incêndios florestais (Alencar et al. 2006). Durante a seca de 1998, por exemplo, foi atingida uma área de cerca de 39.000 km<sup>2</sup> na Amazônia brasileira, muito maior que os 17.384 km<sup>2</sup> desmatados na região no mesmo período (Nepstad et al. 2001, Alencar et al. 2004, 2006, INPE 2012), emitindo quantidades significativas de C para a atmosfera, algo em entre 0,3 e 0,6 Gt C ano<sup>-1</sup> (Aragão et al. 2010).

Incêndios florestais naturais são ocorrências raras na maior parte da Floresta Amazônica (Hammond & ter Steege, 1998; Turcq et al. 1998; Behling et al. 2001; Bush et al. 2004, 2007). Porém, com a ocupação humana em larga escala da Amazônia, a frequência e severidade de queimadas têm aumentado drasticamente, principalmente por propagação tanto de incêndios intencionais quanto acidentais, estes relacionados com o preparo da terra para agropecuária (Cochrane et al. 1999, 2004; Nepstad et al. 1999). Na Amazônia, a taxa de degradação florestal devido a incêndios acidentais pode muitas vezes ultrapassar (em área) a degradação por exploração florestal (Alencar et al. 2006). Isso tem sido agravado pela maior susceptibilidade ao fogo apresentada pelas florestas degradadas, as quais têm se tornado mais comuns na Amazônia, e pelo aumento na frequência de eventos severos de seca, geralmente associados a eventos do *El Niño* (Laurance & Williamson, 2001; Nepstad et al. 2004; Aragão et al. 2007; Cochrane & Laurance, 2008). Portanto, em locais com grandes quantidades de material combustível, altos níveis de distúrbio florestal e afetados por secas, os incêndios resultantes apresentam impactos particularmente severos no funcionamento e estrutura da floresta, liberando grandes quantidades de dióxido de carbono à atmosfera (Potter et al. 2002, 2009; van der Werf, 2003).

Estudos sobre emissão de CO<sub>2</sub> por incêndios florestais na Amazônia têm focado nos fluxos mais instantâneos, resultado da combustão de material orgânico superficial (p.e.: Kauffman et al. 1998; Haugaasen et al. 2003; Balch et al. 2008; Potter et al. 2009). Contudo, quantidades substanciais de C da floresta tropical estão estocadas abaixo do solo, compondo

uma mistura complexa e espacialmente heterogênea de diferentes materiais orgânicos (raízes de plantas, micorrizas, matéria orgânica morta e solo mineral), cada um com sensibilidade particular a diferentes fatores ambientais (Chapin et al. 2006). Assim, entender e estimar os impactos do fogo no fluxo de  $\text{CO}_2$  a partir desses diferentes componentes é fundamental para estimar precisamente os impactos do fogo no balanço de C da floresta tropical. Além disso, para entender e modelar as respostas da produtividade e da biomassa do ecossistema ao fogo e à seca é importante obter um entendimento do ciclo completo de C, incluindo produção, respiração, alocação e *turnover*, dentro dos quais os estoques de C da biomassa e do solo estão incorporados. Esses componentes são necessários para estimar a estabilidade do C estocado, como o resultado em longo prazo do balanço entre o C assimilado pela fotossíntese (produtividade primária bruta, PPB) e o C liberado via respiração autotrófica ( $R_a$ ) e heterotrófica ( $R_h$ ) (Chapin et al. 2006). Nesse contexto, um parâmetro chave é a eficiência de uso do carbono (EUC) da floresta, que é a proporção da PPB usada para a produção primária líquida da biomassa (PPL) ao longo de um tempo de *turnover* relativamente longo (Delucia et al. 2007). Tal conhecimento já começa a surgir em poucos lugares na floresta Amazônicas úmida (Chambers et al. 2004, Malhi 2009, Metcalfe et al. 2011), porém nenhum estudo desse tipo foi realizado em uma floresta estacional perenifólia e em florestas afetadas pelo fogo.

As formações florestais da Amazônia mais suscetíveis ao fogo são as florestas de transição, como as localizadas na região de maior sazonalidade no sul da Amazônia (Nepstad et al. 1999a, b; Alencar et al. 2005), em áreas de intensa ocupação agropecuária que caracterizam a fronteira agrícola brasileira. Essa é uma das regiões da floresta tropical com maiores chances de se tornar mais seca por consequência das mudanças climáticas globais (Zelazowski et al. 2011). Mesmo assim, apesar da aparente susceptibilidade ao fogo e à seca, as florestas de transição ainda continuam pouco estudadas.

Para preencher essa lacuna no conhecimento, um experimento de manipulação de fogo em larga escala foi iniciado em 2004, com o intuito de examinar os efeitos do fogo rasteiro de baixa intensidade na estrutura e função desse ecossistema ameaçado (Balch et al. 2008). No início do nosso estudo, uma das parcelas amostrais foi queimada seis vezes nos oito anos anteriores. Neste estudo, apresentamos um quadro investigativo da ciclagem de C da floresta ao longo de um ciclo sazonal completo na floresta queimada experimentalmente e comparamos essas medições com os respectivos dados de uma parcela controle vizinha e semelhante, porém primária e intacta. Foram respondidas as seguintes perguntas:

**(1)** Como os componentes da PPL e da  $R_a$  e da  $R_h$  variam ao longo do ciclo sazonal na parcela queimada e na parcela controle?

(2) Qual é a alocação de PPL, EUC e biomassa nessa floresta estacional de transição, como os mesmos diferem da Floresta Amazônica, e como mudam após incêndios regulares?

## Material e Métodos

### *Área de estudo e desenho experimental*

A área de estudo localiza-se na Fazenda Tanguro (~80,000 ha), no município de Querência, Estado de Mato Grosso (Figura 1), aproximadamente a 30 km ao norte do limite sul da Floresta Amazônica Brasileira (13°04'35.39"S, 52°23'08,85"W). A precipitação média anual é de 1770 mm (2005-2011), mas há uma estação seca bastante intensa, com precipitação mensal entre maio e agosto normalmente inferior a 10 mm (Figura 2). A temperatura média anual é 25 °C, com variação diária e estacional de menos de 10 °C em torno dessa média. O solo é do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo álico e distrófico (RADAMBRASIL, 1974), segundo o Sistema Brasileiro de Levantamento e Classificação dos Solos e Haplustox, segundo o programa de classificação de solos do Departamento Norte-Americano de Agricultura (*Soil Taxonomy*, USDA). O lençol freático encontra-se a 15 m de profundidade e nenhuma camada do solo impede a penetração das raízes ao longo do perfil do solo. Esses solos estão entre menos férteis da Amazônia e espalhados pelo leste da Amazônia (Quesada et al. 2009).

O experimento localiza-se dentro de uma extensão de floresta de transição protegida como reserva legal do proprietário da terra, conforme exigido pela legislação brasileira. Trata-se de uma floresta do tipo estacional perenifólia, de acordo com a classificação de Veloso et al. (1991). A floresta apresenta altura média do dossel relativamente baixa (20 m), e 97 espécies de árvores e lianas com mais de 10 cm de diâmetro do tronco a 1,3 m de altura do solo (DAP), identificadas ao longo dos 150 ha da área experimental (Balch et al. 2011). Além disso, ao menos 23 espécies florestais coocorrem no bioma savânico (Cerrado) localizado próximo à floresta, cerca de 30 km ao sul da área de estudo.

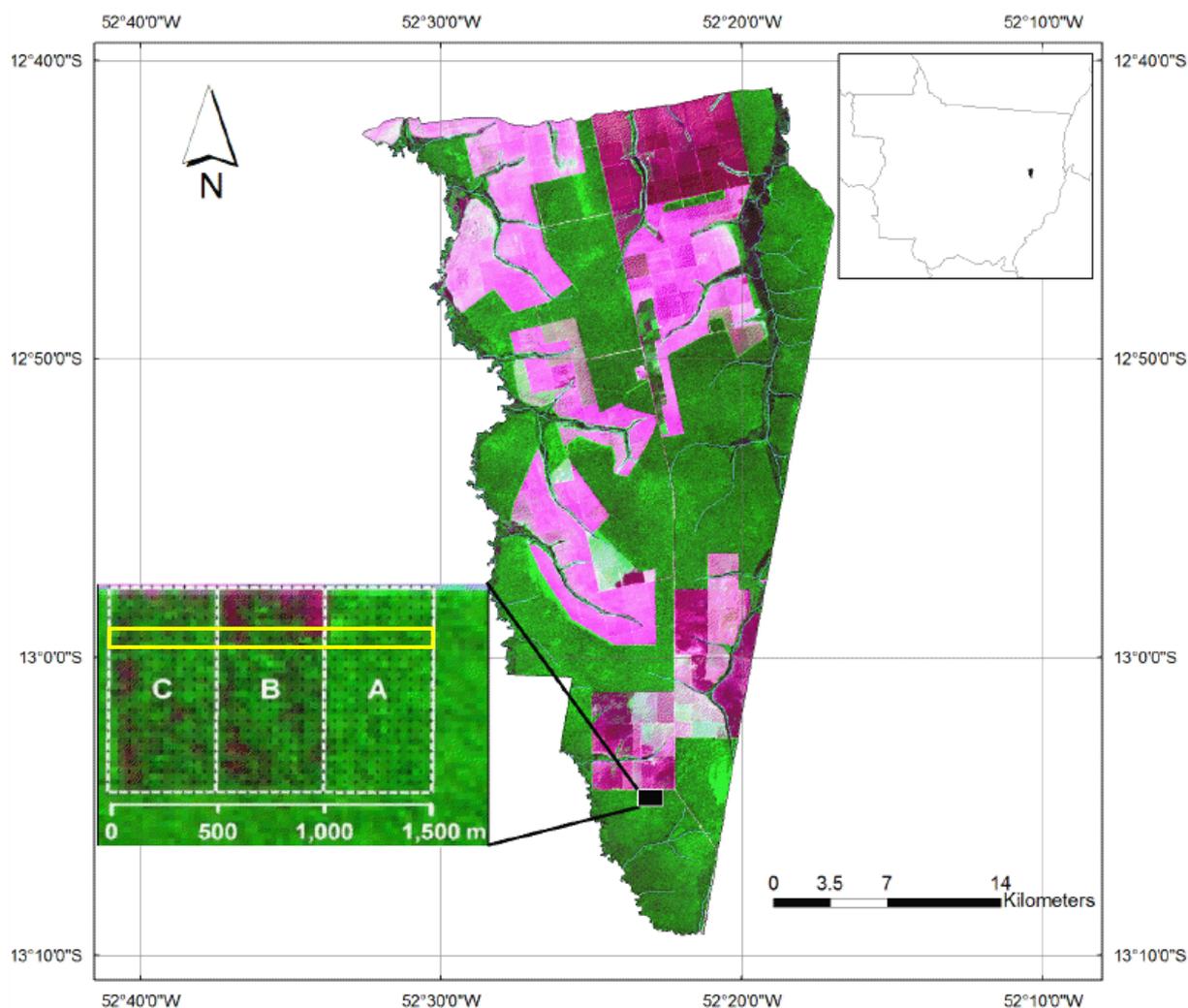


Figura 1. Localização da área experimental, Fazenda Tanguro, Estado do Mato Grosso, Brasil (canto superior direito). As cores indicam o tipo de vegetação e uso da terra (floresta = verde, lavoura ou pastagem = rosa/roxo). A é a parcela controle, B é a parcela queimada a cada três anos (não estudada aqui), e C é a parcela queimada anualmente, destacada neste estudo e referida como ‘parcela queimada’ ao longo do texto.

O experimento possui área total de 150 ha (de 1,5 x 1,0 km), sendo 50 ha queimados anualmente, 50 trienais (não investigados no presente estudo) e 50 não queimados em floresta originalmente intacta (área controle). A área estudada situava-se dentro da floresta na borda de uma área de pastagem (agora uma área de cultivo de soja sem uso de fogo). Na área de estudo não ocorreu exploração florestal nem fogo prévio no passado recente (ao menos várias décadas). O desenho do estudo e os efeitos do experimento de manipulação do fogo no microclima e na estrutura da floresta foram detalhadamente descritos por Balch et al. (2008) e os padrões de mortalidade e interações espécie-fogo por Balch et al. (2011) e Brando et al. (2012), respectivamente.

Em 2004, as queimadas controladas foram iniciadas com tochas embebidas em querosene ao longo de transectos, distantes 50 m entre si, dentro de duas áreas de floresta não perturbadas previamente com  $0,5 \times 1,0$  km. As queimadas foram provocadas durante 3 a 4 dias consecutivos entre 9h e 16h e linhas de fogo de 1 km foram estabelecidas por parcela de 50 ha. A maioria dos incêndios foi naturalmente extinta ao anoitecer, e reacesa no dia subsequente. A partir desse método, foi provocado um incêndio de baixa intensidade e progresso lento através da parcela, típico de incêndios florestais naturais rasteiros. O fogo foi cuidadosamente controlado ao longo da margem da parcela para evitar que se espalhasse à floresta vizinha, incluindo uma área adjacente de floresta madura intacta escolhida como parcela controle. No tratamento anual não houve queimadas em 2008 e 2011 devido ao excesso de umidade na época da queimada e fatores legais.

Antes do primeiro incêndio, inventários extensivos da vegetação indicaram que as parcelas ‘Controle’ e ‘queimada’ apresentavam riqueza, diversidade, composição de espécies e densidade total e distribuição de troncos semelhantes (Balch et al. 2008, 2011). Após o terceiro incêndio (2006), as condições do ar próximo ao solo se tornaram mais quentes e secas (Balch et al. 2008; Silveira et al. 2009), a serapilheira fina da superfície do solo tornou-se 38% mais seca e diminuiu 13% em termos de massa em relação ao controle. Ao longo do mesmo período, árvores e lianas com mais de 10 cm de diâmetro a 1,3 m de altura do tronco na parcela Queimada sofreram um aumento de 96% em mortalidade em relação ao Controle (Balch et al. 2011), associado com uma redução de 22% na densidade do dossel medido como índice de área foliar.

Os custos logísticos e financeiros impediram outras réplicas. Porém, o mesmo proporcionou conhecimento a respeito dos efeitos de um importante fenômeno natural em dimensão espacial ecologicamente grande. (Carpenter, 1996; Sullivan, 1997; Osmond et al. 2004; Stokstad, 2005).

### *Dados Meteorológicos*

Séries temporais de radiação solar, temperatura do ar, umidade relativa e precipitação (Figura 2) foram coletadas de uma estação meteorológica automática (AWS) localizada nas coordenadas 13,08 °S e 51,48 °W. Os dados originais foram medidos por hora para o período de janeiro de 2004 a dezembro de 2011. Durante a análise da qualidade dos dados de temperatura, valores de desvio padrão da média  $\geq 4$  foram eliminados, bem como valores de umidade  $\geq 100\%$  e valores de precipitação  $\geq 100$  mm em 30 minutos. Para radiação solar,

temperatura e umidade relativa, o valor médio mensal foi usado para preencher lacunas para cada mês em virtude de eventuais problemas na estação. Em relação à precipitação, só foram considerados meses com todos os dias amostrados. A série temporal mensal de precipitação teve suas lacunas, as quais foram preenchidas com dados de outra estação próxima que faz parte da rede Hidroweb (estação número 01352001), localizada nas coordenadas 13,50 °S e 52,45 °W. Esses dados estão disponíveis em resolução por hora, mas foram agregados para gerar uma série temporal mensal. A umidade superficial do solo foi medida por meio de termômetro de solo (até 20 cm) medida na hora das coletas em cada parcela. O Déficit Hídrico Climatológico Máximo (DHCM), uma medida climatológica do estresse hídrico da floresta tropical, foi calculado usando uma série temporal mensal com lacunas preenchidas para precipitação de acordo com as equações listadas em Aragão et al. (2007).

### *Produtividade primária líquida*

O monitoramento intensivo da ciclagem de C foi iniciado em janeiro de 2009 e se estendeu até dezembro de 2011. Os protocolos usados abaixo estão amplamente baseados naqueles desenvolvidos pela rede RAINFOR (Rede Amazônica de Inventários Florestais) de parcelas permanentes da Universidade de Leeds e da rede GEM (Pesquisa de Monitoramento Global dos Ecossistemas) de monitoramento intensivo da Universidade de Oxford. Uma descrição detalhada está disponível *online* em ([gem.tropicalforests.ox.ac.uk](http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk)) e no Material suplementar 3.

### *Produtividade Primária Líquida de troncos e galhos grossos ( $PPL_{TG}$ )*

A produtividade líquida dos troncos ( $PPL_{Troncos}$ ) foi estimada por meio de censos anuais de árvores (Clark et al. 2001) e registros mensais de dendrômetros. Para estimativa do volume dos troncos foi aplicada a equação alométrica de Chave et al. (2005) para florestas tropicais, usando dados específicos de densidade da madeira, diâmetro e altura de árvores. O *turnover* de galhos ( $PPL_{Galhos\ turnover}$ ) foi estimado a partir de censos dos galhos caídos a cada dois meses em um transecto de 1x200 m para detectar a produção de material lenhoso com diâmetro  $\geq 2$  cm não incluído na alometria estática de árvores mencionada acima. A produtividade de serapilheira fina do dossel ( $PPL_{Serapilheira}$ ) foi verificada a partir de coletas quinzenais em 25 armadilhas de serapilheira em cada parcela. A serapilheira coletada foi dividida em material foliar e não foliar (flores e frutos).

### *Índice de área foliar*

O Índice de Área Foliar (IAF) foi medido em 10 pontos amostrais em intervalos de 50 m dentro de cada parcela ( $n = 600$ ), quatro vezes ao ano, utilizando-se um sensor LAI-2000 (*Licor Instruments*, Nebraska, USA). A perda de material foliar para herbívoros ( $PPL_{\text{Herbivoria}}$ ) não foi diretamente medido no local, mas um valor médio foi originado a partir da análise visual do material foliar coletado nas armadilhas em uma área fértil no sudeste do Peru e em áreas inférteis no leste da Amazônia no Brasil (Farfan-Amezquita et al. No prelo; da Costa et al. No prelo; Doughty et al. No prelo) (Material suplementar 3 e Tabelas S1 e S2).

### *Produtividade primária líquida abaixo do solo ( $PPL_{\text{ABS}}$ )*

A produtividade de raízes finas ( $PPL_{\text{Raízes finas}}$ ) foi quantificada em 16 *ingrowth cores* (tubos de tela com 12 cm de diâmetro) instalados a 30 cm de profundidade dentro de cada parcela e removidos a cada três meses. As raízes finas foram manualmente removidas dos tubos de acordo com a metodologia usada por Metcalfe et al. (2007b).

A produtividade de raízes grossas (diâmetro  $\geq 5$  mm) ( $PPL_{\text{Raízes grossas}}$ ) é extremamente difícil de ser medida diretamente sem danificar as árvores, principalmente a grande biomassa imediatamente abaixo do tronco. Sendo assim, conforme Malhi et al. (2009a), consideramos que a  $PPL_{\text{Raízes grossas}}$  foi  $0,21 \pm 0,03 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  da  $PPL_{\text{TG}}$ , baseado em valores publicados da razão entre a biomassa de raízes grossas e a biomassa aérea (Jackson et al. 1996; Cairns et al. 1997).

### *Respiração autotrófica e heterotrófica*

O efluxo de  $\text{CO}_2$  total do solo ( $R_{\text{Solo}}$ ) foi registrado mensalmente em 25 pontos a cada 20 m em cada parcela com um analisador de gás infravermelho (IRGA) marca PP Systems (Hitchin, UK), modelo EGM-4 e câmara SRC-1 selado permanentemente a um anel de 12 cm de diâmetro inserido a 2 cm no solo. A temperatura da superfície do solo (sonda T260, Testo Ltd, Hampshire, U.K.) e umidade (sonda *Hydrosense*, Campbell Scientific Ltd, Loughborough, UK) foram também registradas em cada ponto.

A  $R_{\text{Solo}}$  foi particionada em respiração autotrófica ( $R_{\text{Rizosfera}}$ ) e heterotrófica ( $R_{\text{Solo het}}$ ), mensalmente, em quatro pontos em cada parcela. Cada ponto consistiu de dois tubos (12 cm de diâmetro): um inserido na superfície do solo, registrando a respiração de todos os

componentes da  $R_{\text{Solo}}$ , e o outro inserido a 30 cm de profundidade, medindo somente a leitura da  $R_{\text{Solo}}$ . A diferença média entre os quatro pares de tubos por parcela produziu uma estimativa da  $R_{\text{Rizosfera}}$ . A respiração foliar escura ( $R_{\text{Folhas}}$ ) não foi medida diretamente na Tanguro devido a restrições com equipamentos de coleta. Desse modo, estimamos a  $R_{\text{Folhas}}$  como uma média entre dois outros locais: Caxiuanã, um sítio pouco fértil no leste da Amazônia brasileira, porém com maior taxa de precipitação, e Kenia, um sítio com alta sazonalidade e baixa precipitação na Bolívia, mas com solo mais fértil. Multiplicamos a média  $R_{\text{Folhas}}$  para folhas sombreadas e ensolaradas pelas frações estimadas do IAF total sombreado e ensolarado, respectivamente, incorporando um fator para totalizar a inibição de luz diurna da  $R_{\text{Folhas}}$  (Material suplementar Tabelas S2).

O efluxo de  $\text{CO}_2$  dos troncos vivos ( $R_{\text{Troncos}}$ ) foi registrada a partir de 25 árvores em cada parcela, mensalmente, com o mesmo IRGA usado para medir a  $R_{\text{Solo}}$ , acoplado a um anel plástico permanentemente fixado à superfície do tronco com cola especial (por fora da casca) a 1,3 m de altura de cada árvore. O efluxo de  $\text{CO}_2$  medido por unidade de área do tronco foi multiplicado pela área superficial do tronco para cada árvore, utilizando-se a equação alométrica de Chambers et al. (2004). Foi então realizada regressão entre a  $R_{\text{Troncos}}$  da árvore inteira e a  $PPL_{TG}$  da árvore e essa relação foi aplicada para estimar a  $R_{\text{Troncos}}$  de todas as árvores em cada parcela usando os próprios dados de crescimento (Material suplementar Tabelas S1 e S2).

A respiração de raízes grossas ( $R_{\text{Raízes grossas}}$ ) tem sido raramente medida, portanto não foi incluída na nossa metodologia de particionamento da respiração. Estimamos essa variável separadamente multiplicando-se a  $R_{\text{Troncos}}$  por 0,21, que foi a mesma razão usada neste estudo para estimar a biomassa e crescimento de raízes grossas com base em valores publicados por Jackson et al. (1996) e Cairns et al. (1997).

*Cálculo da produtividade primária líquida (PPL), produtividade primária bruta (PPB) e eficiência do uso do carbono (EUC).*

Calculamos a PPL,  $PPL_{ACS}$  e  $PPL_{ABS}$  por meio das seguintes equações, respectivamente:

$$PPL_{ACS} = PPL_{TG} + PPL_{Serapilheira} + PPL_{Galhos\ turnover} - PPL_{Herbivoria}$$

$$PPL_{ABS} = PPL_{Raízes\ finas} + PPL_{Raízes\ grossas}$$

Para efeitos de cálculo da respiração autotrófica ( $R_a$ ) não foram considerados diversos pequenos componentes da PPL, como a PPL perdida por emissões orgânicas voláteis e pela serapilheira decomposta no dossel ou caída da flora abaixo das armadilhas,

A  $R_a$  foi estimada como:

$$R_a = R_{Folhas} + R_{Troncos} + R_{Rizosfera}$$

Contabilizamos os exsudados da raiz e transferência para micorrizas como uma porção da  $R_{Rizosfera}$  e não como PPL. Durante períodos acima de um ano, sob condições de estado quase estacionário (e em escalas de tempo anuais ou mais longos em que há um pequeno estoque líquido disponível de carboidratos não estruturais), a PPB tende a ser aproximadamente igual ao à CTCP. Por isso, estimamos a PPB na parcela controle como:

$$PPB = PPL_{Total} + R_a$$

Em sistemas perturbados, como a parcela queimada, as condições relativas de clímax (estado estável) das plantas podem não ser aplicáveis. Assim, interpretamos a soma de PPL e  $R_a$  na 'parcela queimada' como CTCP (Metcalfé et al. 2010b). Por meio desses dados, estimamos a EUC como a proporção do PPB/CTCP.

$$EUC = PPL_{Total} / PPB \text{ ou } CTCP = PPL_{Total} / (PPL_{Total} + R_a)$$

*Análise estatística e de erro*

A análise de variância (ANOVA) de medidas repetidas foi usada para testar mudanças sazonais nos componentes do C do ecossistema entre as parcelas. Foi aplicado o teste t de *student* para avaliar diferenças médias anuais entre as duas parcelas, assumindo-se que as medidas dos componentes dentro de cada componente foram réplicas independentes.

Todos os fluxos estimados relatados nesse estudo estão em  $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ , e todos os erros relatados mostram  $\pm 1$  EP. Os erros foram reproduzidos pelo quadrado de erros absolutos para adição e subtração e quadrado de erros relativos para divisão e multiplicação (Taylor et al. 1997; Malhi et al. 2009). Isso presume que as incertezas são independentes e possuem distribuição normal. Consideramos explicitamente dois tipos distintos de incerteza neste estudo. Primeiro, o erro de amostragem associado à variação espacial nas variáveis medidas. Segundo, a incerteza da medição devido ao funcionamento do equipamento, acurácia da medição e, especialmente, ao dimensionar a medição local para estimativas de toda a árvore e parcela. Neste estudo, consideramos que a maioria dos componentes da PPL está precisamente medida e amostrada sem grandes vieses, e, assim, o erro da PPL foi dominado pela incerteza da amostragem. Por outro lado, acreditamos que os principais componentes da  $R_a$  incluíram uma grande incerteza de medição, embora isso seja muito difícil de quantificar diretamente. A posição aqui tomada foi a de atribuir estimativas explícitas e conservativas da incerteza de medição para esses componentes. Alguns componentes não foram diretamente medidos no local ( $R_{\text{Folhas}}$ ,  $R_{\text{Raízes grossas}}$ ,  $PPL_{\text{Raízes grossas}}$ ,  $PPL_{\text{Troncos}} < 10 \text{ cm DAP}$ ), mas foram estimados a partir de medições em florestas amazônicas similares, ou a partir de resumos da literatura. Reconhecendo a incerteza implicada nesse estudo, determinamos valores particularmente grandes de erro para essas estimativas.

## Resultados

### *Clima*

A radiação solar foi alta ao longo do ano, apresentando variação sazonal moderada, com valores mínimos no final da estação úmida e valores máximos na segunda metade da estação seca (Figura 2). A radiação anual total esteve entre as mais altas registradas para a região amazônica. A temperatura média mensal variou entre 24 °C e 27 °C, com as temperaturas mais altas no final da estação seca. A precipitação foi altamente sazonal, com uma estação seca intensa de cinco meses (maio-setembro), seguida de períodos com elevada precipitação ( $>350 \text{ mm mês}^{-1}$ ) no pico da estação úmida (dezembro-janeiro). O teor de umidade médio da superfície do solo (0-30 cm) da parcela controle ( $10,7 \pm 0,20 \%$ ) não foi significativamente diferente ( $P < 0,001$ ) da ‘parcela queimada’ ( $10,8 \pm 0,2 \%$ ) (Figura 2). Os valores de umidade do solo da estação úmida apresentaram os valores mais altos em torno de 15 %, e o mínimo da estação seca foi cerca de 7 %. Os solos da ‘parcela queimada’ aparentemente tiveram a umidade do solo restabelecida mais rapidamente na estação úmida. O DHCM médio foi estimado em -482 mm, valores próximos do limite inferior para tolerância da floresta tropical (Malhi et al. 2009b).

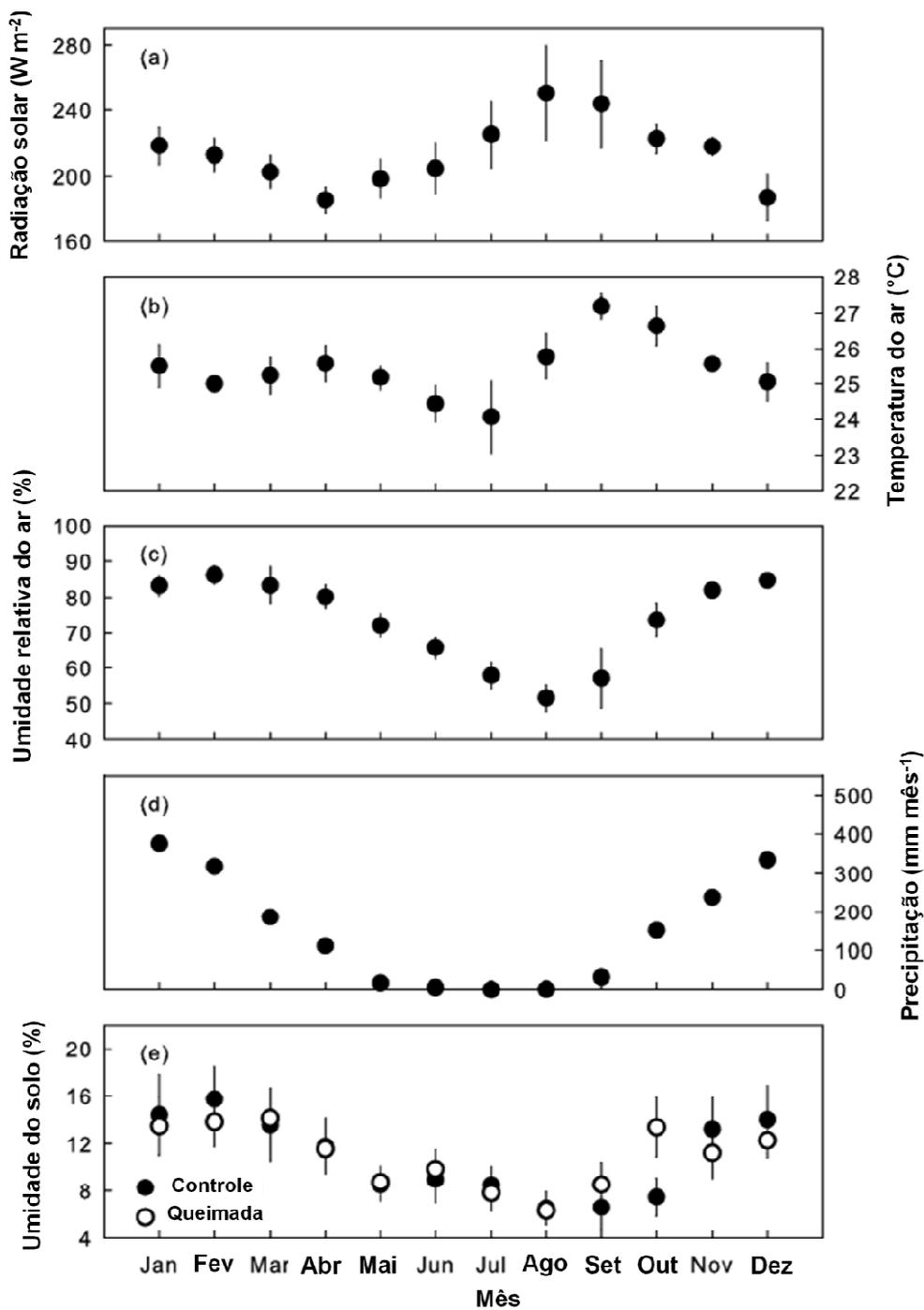


Figura 2. Dados climáticos da estação meteorológica da Fazenda Tanguro e umidade do solo registrada por sensores instalados em cada parcela. As barras de erro representam o erro padrão ao longo dos anos (2009 – 2011).

*Biomassa arbórea e PPL aérea*

A altura média das árvores do dossel (DAP > 40 cm) foi  $24,9 \pm 3,5$  m para a ‘parcela controle’ e  $22,1 \pm 2,4$  m para a ‘parcela queimada’. A biomassa aérea total para as árvores com DAP > 10 cm foi  $75,2 \text{ Mg C ha}^{-1}$  na ‘parcela controle’ e  $57,8 \text{ Mg C ha}^{-1}$  na ‘queimada’, indicando perda de 23,1% de biomassa aérea associada ao efeito do fogo. A PPL<sub>TG</sub> de árvores com DAP > 10 cm foi semelhante entre parcelas, com  $2,25 \pm 0,23 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para a ‘parcela controle’ e  $2,19 \pm 0,22 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para a ‘queimada’. Isso sugere que o menor número de árvores da ‘parcela queimada’ manteve, em geral, uma taxa de crescimento por árvore total maior que a ‘controle’. Incluindo-se árvores com DAP < 10 cm ( $17 \pm 6$  % do total), estimamos a PPL<sub>TG</sub> total em  $2,63 \pm 0,29$  e  $2,56 \pm 0,28 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para as parcelas ‘controle’ e ‘queimada’, respectivamente (Figura 3 e 4). Dividindo-se a biomassa do tronco pela PPL<sub>TG</sub> total, estimamos um tempo de residência da biomassa do tronco de aproximadamente 29 anos para a ‘parcela controle’.

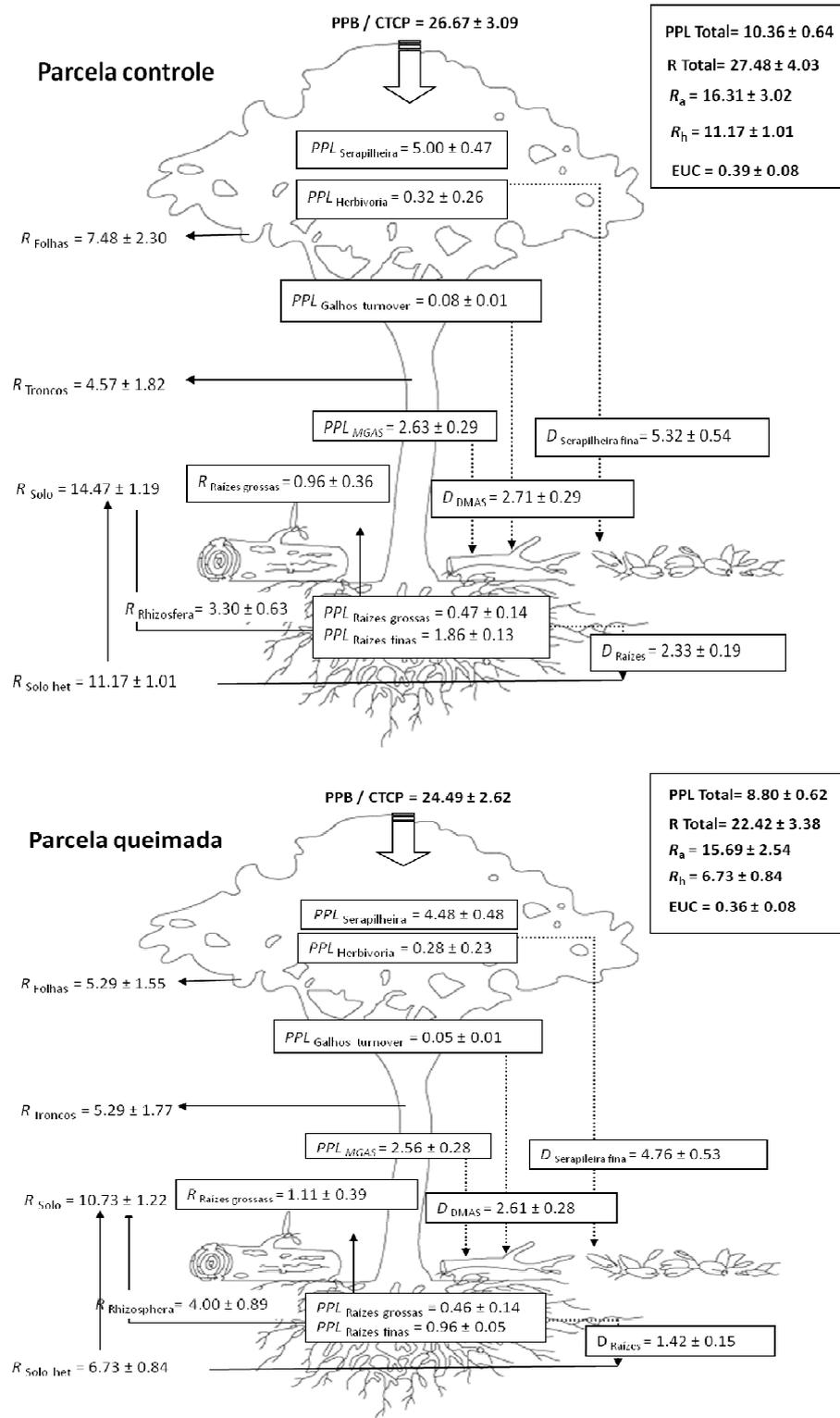


Figura 3. Diagrama mostrando a magnitude e o padrão de fluxos de C em 2009-2011 em ambas as parcelas inventariadas no presente estudo. Todos os valores estão em  $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ . Os componentes com prefixos R, PPL, D e F indicam respiração, produtividade primária líquida, decomposição e outros termos do fluxo de C, respectivamente.

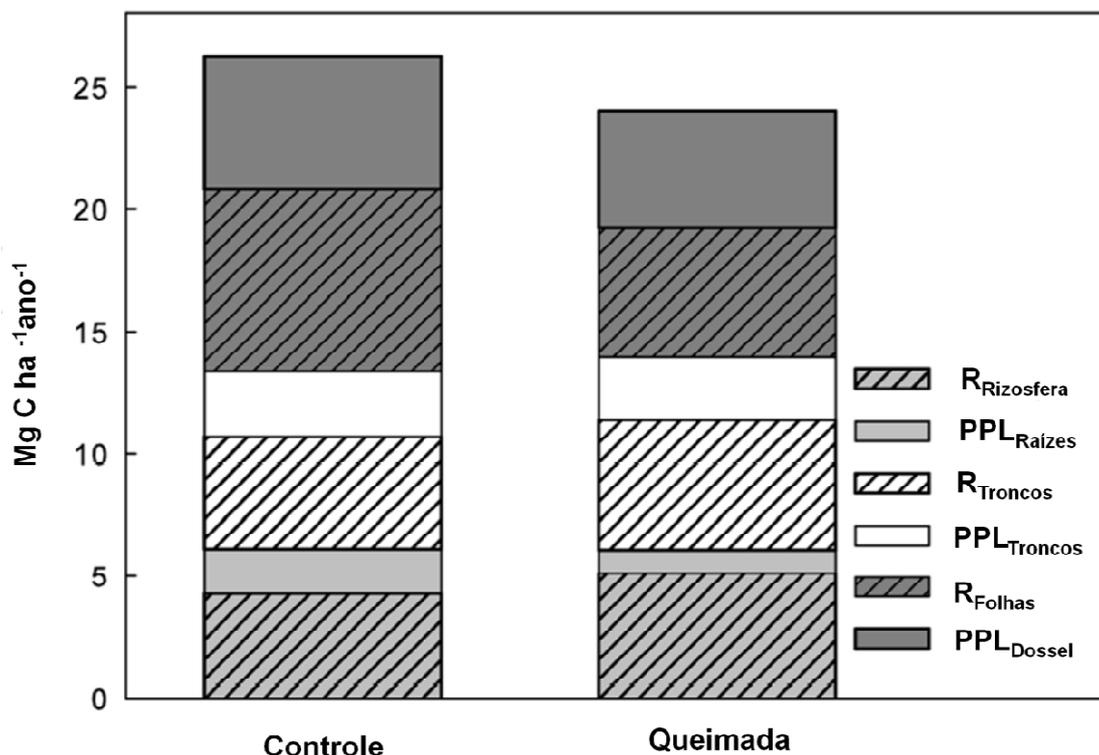


Figura 4. Alocação de carbono da planta para diferentes componentes em ambas as parcelas inventariadas neste estudo. A respiração de raiz e a PPL incluem contribuições da rizosfera (raízes finas, micorrizas e micróbios do solo dependentes de exsudatos) e raízes grossas. A PPL<sub>Dossel</sub> incorpora a queda de serapilheira fina, perdas por herbivoria e *turnover* de galho.

#### *PPL do dossel*

O IAF médio na ‘parcela controle’ foi  $4,13 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  diferiu significativamente ( $P < 0,001$ ) em relação à na ‘parcela queimada’ que apresentou média de  $2,53 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ . Surpreendentemente, houve baixa sazonalidade no IAF estimado, apesar do longo ciclo sazonal na queda de serapilheira. Isso sugere que houve *turnover* de folhas no dossel, com a produção de novas folhas sobrepondo a abscisão de folhas velhas.

O IAF anual médio na parcela queimada diminuiu de  $2,77 \pm 0,19 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  em 2009 para  $2,13 \pm 0,16 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  em 2011. Se considerarmos a área foliar específica como  $0,012 \pm 0,003 \text{ g m}^{-2}$  (valor médio entre uma floresta úmida em solo distrófico no leste da Amazônia e florestas decíduas mais férteis no oeste da Amazônia), isso seria equivalente a uma taxa de perda de biomassa do dossel de  $0,27 \pm 0,12 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ . Assim, nossa suposição de equilíbrio na biomassa do dossel não foi válida para a ‘parcela queimada’, pois as folhas caídas claramente

não foram substituídas por uma nova folhagem. Portanto, a  $PPL_{Serapilheira}$  na ‘parcela queimada’ foi calculada como a taxa de queda de serapilheira menos a taxa anual de perda de biomassa foliar (Figuras 3 e 4 e Material suplementar Tabelas S1 e S2). Na ‘parcela controle’, não houve mudança líquida significativa no IAF ao longo dos três anos. Por isso, assumimos que a serapilheira é uma variável aceitável para representar a produção de matéria orgânica fina do dossel.

Ambos os locais apresentaram um pico amplo na queda de serapilheira do dossel entre maio e outubro, acompanhando de perto o padrão sazonal da radiação solar (Figura 5). A  $PPL_{Serapilheira}$  foi significativamente maior ( $P < 0,001$ ) na ‘parcela controle’ ( $5,00 \pm 0,47 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) em relação à ‘parcela queimada’ ( $4,48 \pm 0,48 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) (Figuras 3 e 4 e Material suplementar Tabelas S1 e S2),

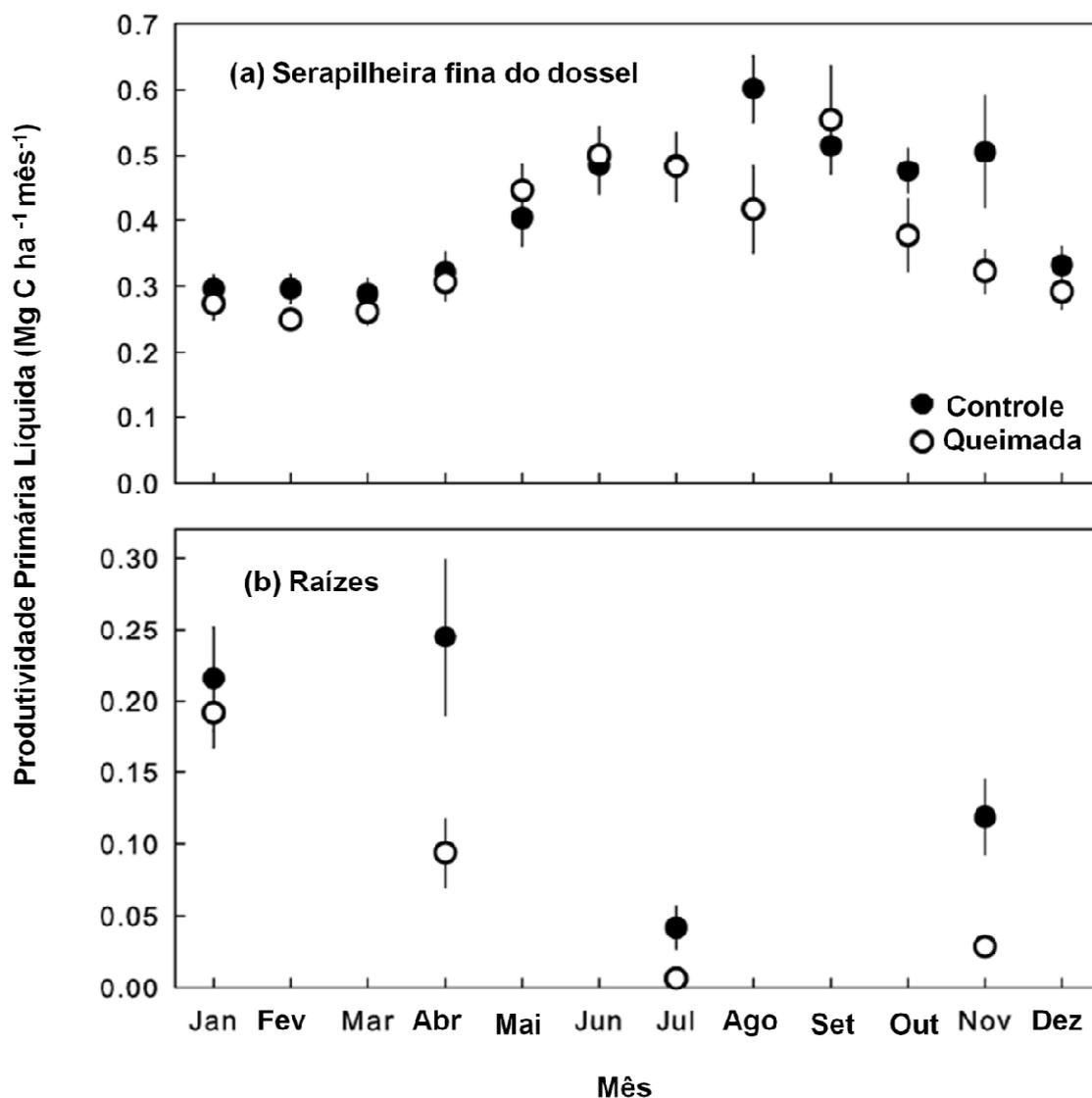


Figura 5. Produtividade primária líquida sazonal de (a) serapilheira fina do dossel e (b) raízes em ambas as parcelas inventariadas neste estudo. As barras representam erros padrões ( $n = 16$  para raízes e  $10$  para serapilheira fina de dossel).

A  $PPL_{Galhos\ turnover}$  apresentou média de  $0,08 \pm 0,01 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  na ‘parcela controle’ e foi baixa ( $0,05 \pm 0,01 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) na ‘parcela queimada’ (Figuras 3 e 4). Houve um ciclo sazonal considerável na ‘parcela controle’, com maior queda de galhos na estação úmida e menor na estação seca.

#### *PPL abaixo do solo*

A  $PPL_{Raízes\ finas}$  foi relativamente baixa quando comparada a outros componentes do ecossistema da PPL. Detectamos um efeito significativo do fogo ( $P < 0,001$ ) no ano de medição, com a PPL de raiz fina de  $1,86 \pm 0,13 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  na ‘parcela controle’ comparada com somente  $0,96 \pm 0,05 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  na ‘parcela queimada’ (Figura 3 e 4). Ambas as parcelas mostraram um forte ciclo sazonal na  $PPL_{Raízes\ finas}$ , diminuindo ao longo da estação seca (Figura 5). A  $PPL_{Raízes\ grossas}$  estimada foi de aproximadamente  $0,5 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  em ambas as parcelas (Figura 3 e 4).

#### *Efluxo de CO<sub>2</sub> do solo*

A  $R_{Solo}$  ( $R_{Rizosfera} + R_{Solo\ het}$ ) apresentou ciclo sazonal significativo em ambos os locais ( $P < 0,001$ ), diminuindo com a umidade do solo e apresentando o menor valor entre maio e setembro nas duas parcelas (Figura 6). O  $R_{Solo}$  anual total foi significativamente maior na parcela controle ( $14,47 \pm 1,19 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) em relação à queimada ( $10,73 \pm 1,22 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) (Figura 3). A  $R_{Rizosfera}$  apresentou ciclo sazonal significativo ( $P < 0,001$ ) bastante semelhante em ambos os locais e menor na estação seca (Figura 6). Analisando-se anualmente, a  $R_{Rizosfera}$  não diferiu significativamente entre as parcelas, com média de  $3,30 \pm 0,63$  e  $4,00 \pm 0,89 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  nas parcelas controle e queimada, respectivamente (Figuras 3 e 4 e Material suplementar Tabelas S1 e S2). A  $R_{Solo\ het}$  também mostrou ciclo sazonal significativo ( $P < 0,001$ ) na parcela controle e apresentou o valor mais baixo na estação seca (Figura 6). Na parcela queimada, o valor anual de  $R_{Solo\ het}$  foi inferior e o ciclo sazonal foi menos intenso, não apresentando valores altos na estação seca conforme observado na parcela Controle (Figura 6). A  $R_{Solo\ het}$  anual foi significativamente mais baixo

no local queimado ( $P < 0,05$ ), apresentando média de  $6,73 \pm 0,84$  comparada a  $11,17 \pm 1,01$   $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  na parcela controle ( Figura 3).

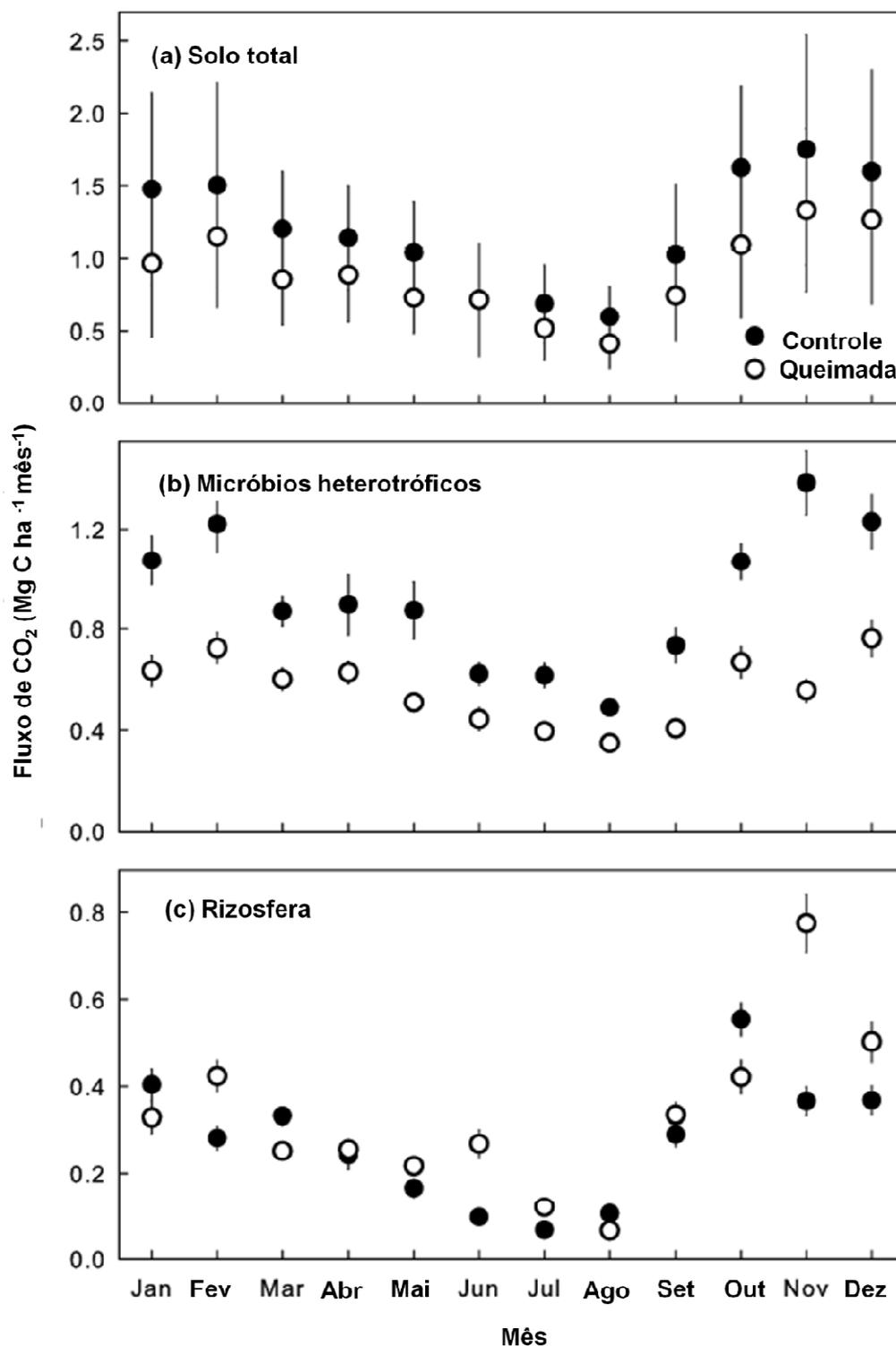


Figura 6. Efluxo sazonal de dióxido de carbono do solo (a) e a contribuição para esse total dos (b) microrganismos heterótrofos do solo não dependentes dos exsudados das raízes e (c) a

rizosfera (raízes, micorrizas, micróbios dependentes de exsudado). Estas estimativas não incluem a contribuição de raízes grossas. As barras de erro são erros padrão ( $n = 25$ ).

### *Efluxo de CO<sub>2</sub> do tronco vivo*

O efluxo de CO<sub>2</sub> por unidade de tronco foi significativamente mais baixo ( $P < 0,001$ ) na ‘parcela controle’ ( $0,91 \pm 0,04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) comparado ao valor médio de  $1,25 \pm 0,05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  da ‘parcela queimada’ (Figura 7). Houve uma relação linear positiva significativa entre  $\text{PPL}_{TG}$  e  $\text{R}_{Troncos}$  para ambas as parcelas (‘controle’ e ‘queimada’), embora o  $R^2$  para essa relação tenha sido inferior a 0,05 para as parcelas. A melhor equação ajustada para a ‘controle’ foi  $\text{R}_{Troncos} = 99 \times \text{PPL}_{TG} + 0,47$  e  $\text{R}_{Troncos} = 26 \times \text{PPL}_{TG} + 0,64$  para a ‘queimada’, onde  $\text{PPL}_{TG}$  e  $\text{R}_{Troncos}$  estão nas unidades  $\text{Mg C ha}^{-1} \text{mo}^{-1}$  e  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente.

Verificou-se ciclo sazonal significativo ( $P < 0,001$ ) na  $\text{R}_{Troncos}$  em ambos os locais, relacionado ao crescimento do tronco e ao ciclo de precipitação (Figura 7). Quando o efluxo de CO<sub>2</sub> por unidade de tronco foi dimensionado com estimativas de área do tronco para parcela, a estimativa resultante de  $\text{R}_{Troncos}$  foi significativamente maior ( $P < 0,01$ ) na ‘parcela queimada’ ( $5,29 \pm 1,77 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) do que na ‘parcela controle’ ( $4,57 \pm 1,82 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) (Figura 3 e 4).

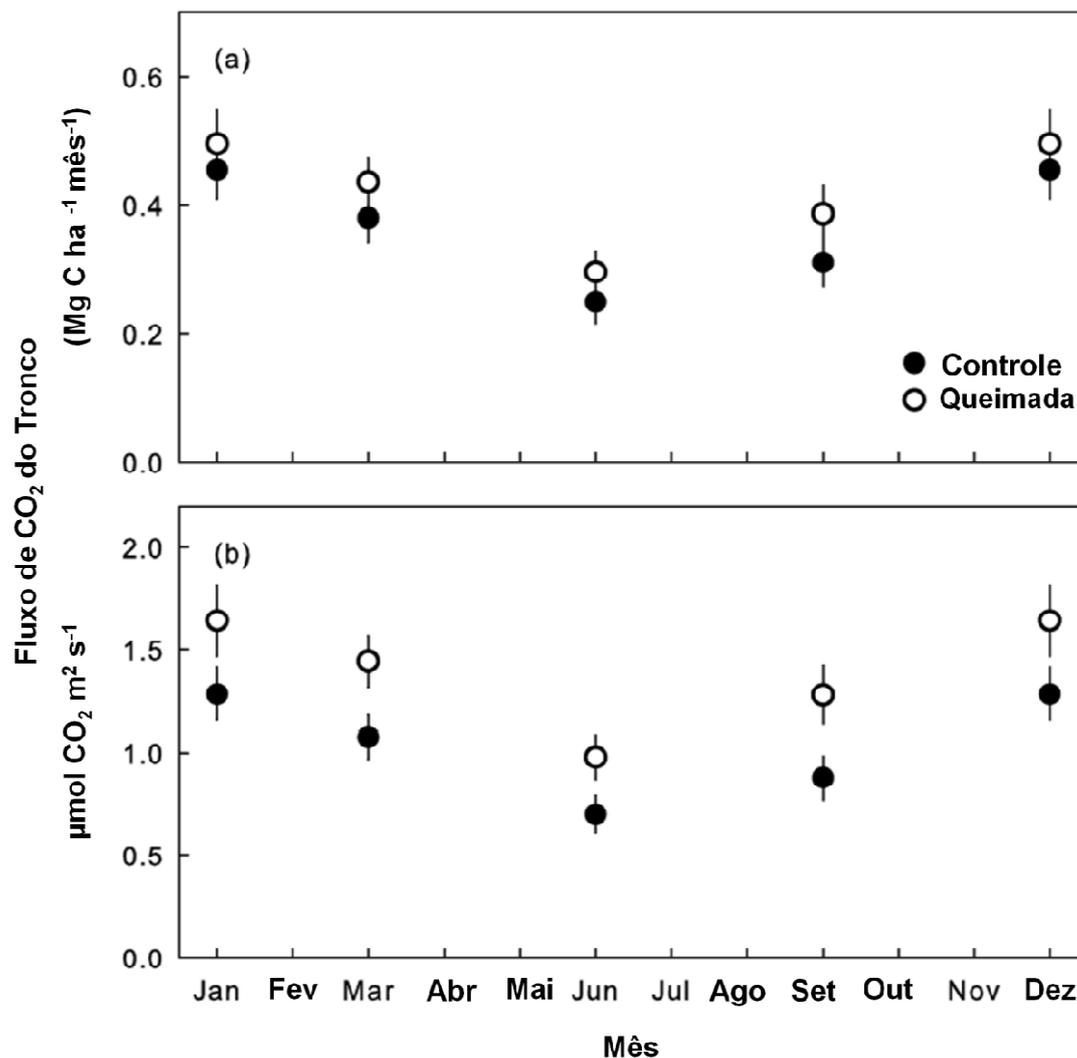


Figura 7. Sazonalidade do efluxo de CO<sub>2</sub> do tronco com base (a) em parcela e (b) área do tronco. As barras de erro são erros padrões ( $n = 25$ ) multiplicados pela área superficial arbórea.

#### *Respiração foliar e fotossíntese*

Com base nos dados de IAF dos locais estudados e na amplitude dos valores de respiração foliar encontrados em Caxiuanã (Pará – Brasil) e Kenia (Bolívia), estimamos uma  $R_{Folhas}$  total de  $7,48 \pm 2,30$  Mg C ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> na ‘parcela controle’ e  $5,29 \pm 1,55$  Mg C ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> na ‘queimada’ (Figura 3 e 4). A diferença entre ambas foi inteiramente devido à diferença no IAF da parcela.

*PPL, PPB e EUC totais.*

Os componentes individuais da PPL foram somados à estimativa total de PPL de  $10,36 \pm 0,64 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para a ‘parcela controle’ e  $8,80 \pm 0,62 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para a ‘queimada’ (Figura 3 e 4). Da mesma maneira, os componentes da  $R_a$  foram somados à estimativa total de  $16,31 \pm 3,02$  e  $15,69 \pm 2,54 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para as ‘parcelas controle’ e ‘queimada’, respectivamente (Figura 3 e 4). A soma de PPL e  $R_a$  produziu um CTCP estimado de  $26,67 \pm 3,09 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para a ‘parcela controle’ e  $24,49 \pm 2,62$  para a ‘parcela queimada’ (Figura 3 e 4). A razão entre PPL e CTCP gerou um EUC estimado de  $0,39 \pm 0,08$  na ‘parcela controle’ e  $0,36 \pm 0,08$  na ‘parcela queimada’ (Figura 3 e 4)

## Discussão

### *Amplas semelhanças entre parcela na ciclagem de carbono revelam a tolerância da floresta ao fogo*

Mesmo considerando a severidade do tratamento com fogo na área de estudo, encontramos alterações bastante sutis na ciclagem de C na ‘parcela queimada’ em relação à ‘controle’ (Figuras 3, 4 e 8). A PPL geral foi suprimida em 15%, enquanto a  $R_a$  foi somente 4% inferior na ‘parcela queimada’ em relação à ‘controle’ (Figura 8). No caso da PPL, todos os componentes individuais diminuíram, embora a  $PPL_{Raízes\ finas}$  e a  $PPL_{Serapilheira\ fina}$  tenha totalizado mais de 90 % da redução total em virtude das queimadas consecutivas (Figura 8). Por outro lado, a pouca diferença na  $R_a$  entre a ‘parcela queimada’ e ‘controle’ não deu visibilidade às respostas opostas dos componentes individuais. Assim, ambas as  $R_{Rizosfera}$  e  $R_{Troncos}$  na verdade aumentam na ‘parcela queimada’. Contudo, esse aumento é amplamente compensado por uma considerável diminuição estimada na  $R_{Folhas}$  (Figura 8). Essa ainda é uma conclusão bem provisória, mas, como as taxas de respiração foliar não foram medidas diretamente em ambas as parcelas, o valor aqui apresentado foi obtido de outras florestas de terras baixas na Amazônia. Então, o grande declínio estimado na  $R_{Folhas}$  na ‘parcela queimada’ é totalmente influenciado pelo IAF mais baixo nessa parcela comparado à ‘controle’. São necessárias medições da fisiologia e trocas gasosas nas folhas no local de estudo e são prioridades para futuros estudos determinar o balanço real de C da floresta na Tanguro.

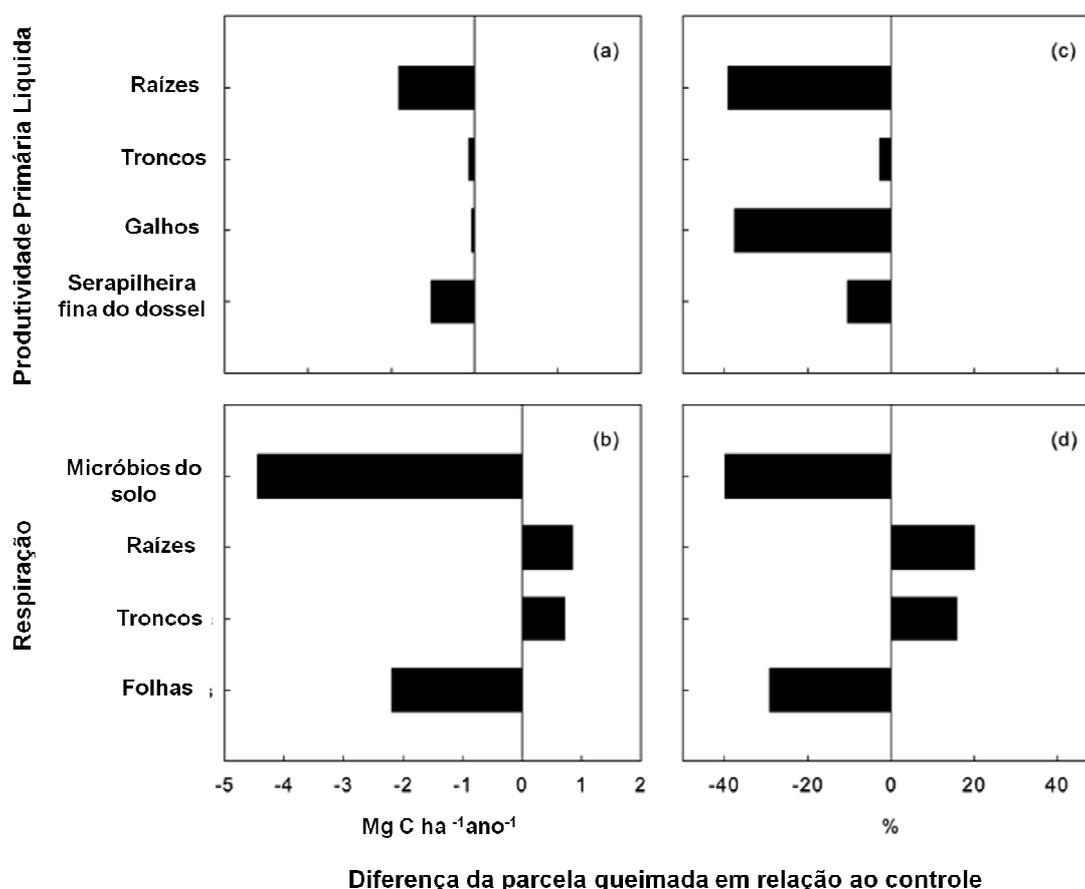


Figura 8. Diferenças absolutas (a, b) e relativas (c, d) no carbono alocado no ecossistema na ‘parcela queimada’ em relação à ‘controle’.

Os menores valores de  $R_{troncos}$  e  $PPL_{TG}$  na ‘parcela queimada’ podem estar refletindo um elevado consumo de carboidratos na manutenção da respiração do tecido lenhoso das árvores, talvez por conta dos custos de reparação dos danos causados pelo tratamento com fogo. Em relação à biomassa radicular, apesar do decréscimo de 48 % na  $PPL_{Raízes\ finas}$  causado provavelmente pela destruição de raízes superficiais associada ao fogo na ‘parcela queimada’, a  $R_{Rizosfera}$  na verdade aumentou em 21 % em relação à ‘parcela controle’ (Figura 8). Isso sugere que as taxas de respiração específica das raízes são altas ou que a alocação para outros componentes da rizosfera (micorrizas e micróbios do solo dependentes de exsudados) é consideravelmente mais elevada na ‘parcela queimada’ do que na ‘controle’.

Em uma análise mais independente na acurácia do particionamento da respiração do solo neste estudo, comparamos diretamente  $R_{Solo\ het}$  e entradas de C do solo de todos os componentes do PPL na ‘parcela controle’. Sob condições estáveis, esses dois componentes

deveriam coincidir aproximadamente (Raich & Nadelhoffer 1989), porém, na ‘parcela controle’ a  $R_{Solo\ het}$  diferiu do fluxo esperado com base nas entradas de C do solo em somente 8%. Sob as mesmas suposições de condição estável, a diferença entre as entradas de C do solo e a  $R_{Solo}$  deveria ser aproximadamente equivalente à alocação total abaixo do solo para as raízes. Comparando essa diferença com a soma de  $R_{Rizosfera}$  e  $PPL_{Raízes\ finas}$ , novamente encontramos considerável conformidade (26% de divergência entre a alocação total abaixo do solo medida e estimada, equivalente a  $1,1\ Mg\ C\ ha^{-1}\ ano^{-1}$ ), sugerindo que nossa abordagem conseguiu incluir com sucesso o amplo padrão de particionamento de  $CO_2$  do solo no local de estudo.

Houve forte sazonalidade na  $R_{Rizosfera}$  que seguiu a sazonalidade na  $PPL_{Raízes\ finas}$ , com os menores valores na segunda metade da estação seca (Figura 6). A  $R_{Solo\ het}$  também mostrou um ciclo sazonal claro, com o valor mínimo na metade da estação seca (Figura 6). Na ‘parcela controle’, a  $R_{Solo\ het}$  começou a aumentar no final da estação seca (Figura 6), possivelmente como uma consequência de maiores entradas de serapilheira e precipitação pluviométrica mais elevada (Figuras 2 e 5). Na ‘parcela queimada’, o aumento na  $R_{Solo\ het}$  na estação úmida foi bastante reduzido (Figura 6). Uma provável razão para isso foi o fato de grande parte da camada da serapilheira ter sido queimada no incêndio realizado anualmente em setembro (e entradas de serapilheira são mais baixas), provavelmente resultando em menores estoques de serapilheira acumulada sobre o solo e de matéria orgânica lábil do solo.

O produto líquido dessas alterações em PPL e  $R_a$  foi o fato de as parcelas terem mostrado, surpreendentemente, semelhança entre PPB / CTCP estimada (Figura 3 e Tabela 1 em anexos) em virtude da grande redução tanto na densidade de árvores quanto em IAF na parcela queimada. Percebemos que, como a parcela queimada está se degradando ao longo do tempo, nossa suposição de estado estacionário pode não ser válida, e, portanto, que o CTCP registrado no presente estudo pode ser maior que a captação de C via PPB. Uma estratégia comum da planta diante de um déficit de C pode ser a de usar reservas de C não estrutural, como por exemplo, carboidratos o que poderia totalizar um CTCP maior que a PPB por períodos de tempo limitados. Alternativamente, apesar de todo o esforço para minimizar erros, alguma parte da  $R_a$  registrada no presente estudo deve de fato ser proveniente de fonte heterotrófica. Por exemplo, alguma proporção da  $R_{Troncos}$  deve ser proveniente do  $CO_2$  gerado pelos micróbios do solo e subsequentemente retida na solução do xilema (Levy et al. 1999; Teskey e Mcguire 2002), embora o entendimento geral entre a  $R_{Solo\ het}$  estimada (a partir das entradas de C do solo) e registrada tenha indicado que isso não apresentou grande problema no local estudado. Além disso, a EUC estimada semelhante registrada para os dois locais

sugeriu que a ‘parcela queimada’ não apresentou  $R_a$  desproporcionalmente alta comparada com a PPL.

*Padrões distintos de uso do carbono na floresta de transição no sul da Amazônia*

O alto valor da EUC é notável tanto na parcela controle quanto na queimada (Figura 3, Tabela 1 em Material suplementar). Foram previamente relatados valores da EUC de aproximadamente 0,30 em locais não perturbados na zona de floresta úmida da Amazônia brasileira (Malhi et al. 2009). Como não houve evidência de distúrbio recente na ‘parcela controle’, os altos valores de EUC do presente estudo aparentam ser uma consequência do alto dinamismo natural deste local, com taxas de *turnover* de 3 % na ‘parcela controle’ (Balch et al. 2011) comparado a  $\leq 2$  % na maioria das florestas Amazônicas úmidas. Isso resulta em um tempo de residência de biomassa arbórea relativamente baixo, por volta de 29 anos, na ‘parcela controle’, comparado a tempos típicos de residência para florestas Amazônicas entre 50 e 100 anos (Galbraith et al. No prelo). Essa conclusão requer mais testes e validação em outros locais semelhantes, para avaliar se essas propriedades são uma faceta geral destas florestas ecotonais ou se a área de estudo é diferente em relação a esse aspecto (Marimom et al. No prelo). Entretanto, um estudo em florestas localizadas no Kenia, na Bolívia, que apresenta regime semelhante de chuva e solos mais férteis, registra tempos de residência de biomassa arbórea semelhantes, de 22 – 26 anos e EUC de aproximadamente 0,40 (Araujo Murakami et al. No prelo). Conjuntamente, esses estudos mostram a primeira evidência de que a Floresta Amazônica é bordeada por uma característica zona de floresta periférica com florestas de transição com alto dinamismo e relativa EUC. Assim, apesar de taxas potencialmente menores de PPB na floresta adaptada à seca na área de estudo, as taxas de produção de biomassa não são muito diferentes daquelas já encontradas em florestas Amazônicas mais úmidas.

## **Conclusão**

Este trabalho apresentou a primeira quantificação abrangente do ciclo de C de florestas de transição não queimadas e anualmente queimadas na Amazônia. A característica mais notável foi a semelhança na respiração, produção e alocação de biomassa entre ambos os locais estudados, apesar do incêndio anual em uma parcela. Isso sugere que muitos aspectos da produtividade e ciclagem de C nessas florestas de transição não são consideravelmente afetados por incêndios frequentes e de baixa intensidade no sub-bosque da floresta. Além disso, nossas medições indicam que essa floresta é composta por árvores efêmeras com EUC mais elevado em relação a árvores em florestas mais úmidas e em terras baixas no interior da Amazônia. Este estudo mostrou o potencial de uma investigação com múltiplos componentes para quantificar e entender os mecanismos que controlam o ciclo de C de florestas tropicais.

## **Agradecimentos**

Este trabalho é um produto do consórcio da Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR) e da rede de pesquisa e Monitoramento Global dos Ecossistemas (GEM) tendo sido financiado por concessões à Rede Amazônica de Inventários Florestais advindas da Fundação Gordon e Betty Moore, e ao IPAM a partir da Fundação Nacional de Ciência. O Grupo Amaggi forneceu apoio em infraestrutura.

## Referências

- Alencar A, Asner GP, Knapp D, Zarin D. 2011. Temporal variability of forest fires in eastern Amazonia. *Ecological Applications* 21:2397-2412.
- Alencar A, Nepstad DC, Vera Diaz MC. 2006. Forest understory fire in the Brazilian Amazon in ENSO and non-ENSO Years: Area burned and committed carbon emissions. *Earth Interactions* 10:1-17.
- Alencar A, Nepstad D, Moutinho P. 2005. Carbon emissions associated with forest fires in Brazil. In: Moutinho P, Schwartzman S, editors. *Tropical deforestation and climate change*. Belém (Brazil): IPAM . p. 23-33.
- Alencar A, Nepstad D, McGrath D, Moutinho P. 2004. Desmatamento na Amazônia: indo além da “emergência crônica”. IPAM, Belém,
- Aragão LEOC, Shimabukuro YE .2010. The incidence of fire in Amazonian forests with implications for REDD. *Science* 328:1275-1278.
- Aragão LEOC, Malhi Y, Roman-Cuesta RM, Saatchi S, Anderson LO, Shimabukuro YE. 2007. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. *Geophysical Research Letters* 34, L07701, doi:10.1029/2006GL028946.
- Balch JK, Nepstad DC, Curran LM, Brando PM, Portela O, Guilherme P, Reuning-Scherer JD, de Carvalho Jr O. 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 261:68-77.
- Balch JK, Nepstad DC, Brando PM, Curran LM, Portela O, de Carvalho O, Lefebvre P. 2008. Negative fire feedback in a transitional forest of southeastern Amazonia. *Global Change Biology* 14:2276-2287.

- Behling H, Bauermann SG, Neves PCP. 2001. Holocene environmental changes in the São Francisco de Paula region, southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 14:631-639.
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, Bolker B, Christman MC, Coe M, Putz FE. 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density, and fire behavior. *Global Change Biology* 18:630-641.
- Bush MB, Gosling WD, and Colinvaux PA. 2007a. Climate change in the lowlands of the Amazon basin. In: Bush MB, Flenley JR, editors. *Tropical rainforest responses to climate change*. Chichester (UK): Praxis Springer. p. 55-79.
- Bush MB, Silman MR, Listopad CMCS. 2007b. A regional study of Holocene climate change and human occupation in Peruvian Amazonia. *Journal of Biogeography* 34:1342-1356.
- Bush MB, Silman MR, de Toledo MB, Listopad C, Gosling WD, Williams C, de Oliveira PE, Krisel C. 2007. Holocene fire and occupation in Amazonia: records from two lake districts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Biological Sciences* 362:209-218.
- Bush MB, de Oliveira PE, Miller MC, Moreno E, Colinvaux PA. 2004. Amazonian paleoecological histories: one hill, 3 watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214, 359–393.
- Cairns MA, Brown S, Helme EH, Baumgardner GA. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111:1–11.
- Cardoso MF, Hurtt GC, Moore B, Nobre CA, Prins EM. 2003. Projecting future fire activity in Amazonia. *Global Change Biology* 9:656-669.
- Carpenter SR. 1996. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology* 77:677–680.

- Chambers JQ, Higuchi N, Schimel JP, Ferreira LV, Melack JM. 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* 122:380–388.
- Chambers JQ, Tribuzy ES, Toledo LC, Crispim BF, Higuchi N, dos Santos J, Araujo AC, Kruijt B, Nobre AD, Trumbore SE. 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: Partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* 14:S72-S88.
- Chapin FS, Woodwell GM, Randerson JT, Lovett GM, Rastetter EB, Baldocchi DD, Lark DA, Harmon ME, Schimel DS, Valentini R, Wirth C, Aber JD, Cole JJ, Goulden ML, Harden JW, Heimann M, Howarth RW, Matson PA, McGuire AD, Mellilo JM, Mooney HA, Neff JC, Houghton RA, Pace ML, Ryan MG, Running SW, Sala OE, Schlesinger WH, Schulze ED. 2006. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methodology. *Ecosystems* 9: 1041-1050.
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard F, Higuchi N, Kira T, Lescure JP, Nelson BW, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145:87-99.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE .2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366.
- Clark DA, Brown S, Kicklighter DW, Chambers JQ, Thomlinson JR, Ni J. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11:356-370.
- Cochrane MA. 2001. Synergistic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conservation Biology* 15:1515-1521.
- Cochrane MA, Alencar A, Schulze MD, Souza CM Jr, Nepstad DC, Lefebvre P, Davidson EA. 1999. Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science* 284: 1832-1835.

- Cochrane M.A, Schulze MD. 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass, and species composition. *Biotropica* 31:2-16.
- DeLucia EH, Drake JE, Thomas RB, Gonzalez-Meler M. 2007. Forest carbon use efficiency: is respiration a constant fraction of gross primary production?. *Global Change Biology* 13: 1157-1167.
- Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, Baker TR, Lewis SL, Quesada CA, Affum-Baffoe K, Arets EJMM, Berry NJ, Bird M, Brondizio ES, de Camargo P, Chave J, Djangbletey G, Domingues TF, Drescher M, Fearnside PM, França MB, Fyllas NM, Lopez-Gonzalez G, Hladik A, Higuchi N, Hunter MO, Iida Y, Salim KA, Kassim AR, Keller M, Kemp J, King DA, Lovett JC, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Lenza E, Marshall AR, Metcalfe DJ, Mitchard ETA, Moran EF, Nelson BW, Nilus R, Nogueira EM, Palace M, Patiño S, Peh KS-H, Raventos MT, Reitsma JM, Saiz G, Schrodte F, Sonké B, Taedoumg HE, Tan S, White L, Wöll H, Lloyd J. 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8:1081-1106.
- Galbraith D, da Costa ACL, Portela BTT, Levy P, Williams M, Fisher RA, Meir P. In revisão. Effect of imposed drought on root biomass and its distribution with depth in an Amazonian rainforest. *Ecosystems*.
- Hammond DS, ter Steege H. 1998. Propensity for fire in the Guianan rainforests. *Conservation Biology* 12:944-947.
- Harmon ME, Whigham DF, Sexton J, Olmsted I. 1995. Decomposition and mass of dead wood in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27:305–316.
- Haugaasen T, Barlow J, Peres CA. 2003. Surface wildfires in central Amazonia: short-term impact on forest structure and carbon loss. *Forest Ecology and Management* 179:321-331.

- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED. 1996. [A global analysis of root distributions for terrestrial biomes](#). *Oecologia* 108:389-411.
- Kauffman JB, Cumming DL, Ward DE. 1998. Fire in the Brazilian Amazon: 2. Biomass, nutrient pools and losses in cattle pastures. *Oecologia* 113:415-427.
- Laurance WF, Williamson GB. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15:1529-1535.
- Malhi Y. 2012. [The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation](#). *Journal of Ecology* 100:65-75.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Galbraith D, Huntingford C, Fisher R, Zelazowski P, Sitch S, McSweeney C, Meir P. 2009a. [Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest](#). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106:20610-20615.
- Malhi Y, Aragão LEOC, Metcalfe DB, Paiva R, Quesada CA, Almeida S, Anderson L, Brando P, Chambers JQ, da Costa ACL, Hutrya LR, Oliveira P, Patino S, Pyle EH, Robertson AL; Teixeira LM. 2009b. [Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests](#). *Global Change Biology* 15:1255-1274.
- Malhi Y, Baker TR, Phillips OL, Almeida S, Alvarez E, Arroyo L, Chave J, Czimczik CI, Fiore AD, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance SG, Laurance WF, Lewis SL, Montoya LMM, Monteagudo A, Neill DA, Vargas PN, Patiño S, Pitman NC, Quesada CA, Salomão R, Silva JNM, Lezama AT, Martínez RV, Terborgh J, Vinceti B, Lloyd J. 2004. The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots. *Global Change Biology* 10:563–591.
- Malhi Y, Grace J. 2000. Tropical forests and carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution* 15:332-337.

- Martin AR, Thomas SC .2011. A reassessment of carbon content in tropical trees. *PLoS ONE* 6(8): e23533. doi:10.1371/journal.pone.0023533.
- Meir P, Grace J .2002. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant Cell and Environment* 25:963–973.
- Melillo JM, Houghton RA, Kicklighter DW, McGuire AD. 1996. Tropical deforestation and the global carbon budget. *Annual Revisão of Energy and the Environment* 21:293-310.
- Metcalfé DB, Meir P, Aragão LEOC, Malhi Y, da Costa ACL, Braga A, Gonçalves PHL, de Athaydes J, de Almeida SS, Williams M. 2007a. Factors controlling spatio-temporal variation in carbon dioxide efflux from surface litter, roots, and soil organic matter at four rain forest sites in the eastern Amazon. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences* 112: G04001. doi: 10.1029/2007JG000443.
- Metcalfé DB, Williams M, Aragão LEOC, Da Costa ACL, De Almeida SS, Braga AP, Gonçalves PHL, De Athaydes Silva J Jr, Malhi Y, Meir P. 2007b. A method for extracting plant roots from soil which facilitates rapid samples processing without compromising measurement accuracy. *New Phytologist* 174:697–703.
- Nepstad D, Lefebvre P, Lopes da Silva U, Tomasella J, Schlesinger P, Solórzano L, Moutinho P, Ray D, Guerreira Benito J. 2004. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. *Global Change Biology* 10:704-717.
- Nepstad D, Carvalho G, Barros AC, Alencar A, Capobianco JP, Bishop J, Moutinho P, Lefebvre P, Lopes Silva U, Prins E. 2001. Road paving, fire regime feedbacks, and the future of Amazon forests. *Forest Ecology and Management* 154:395-407.
- Nepstad DC, Verissimo A, Alencar A, Nobre C, Lima E, Lefebvre P, Schlesinger P, Potter C, Moutinho P, Mendoza E, Cochrane M, Brooks V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398:505-508.

- Patiño S, Fyllas NM, Baker TR, Paiva R, Quesada CA, Santos AJB, Schwarz M, ter Steege H, Phillips OL, Lloyd J. 2012. Coordination of physiological and structural traits in Amazon forest trees, *Biogeosciences* 9: 775-801
- Phillips OL, Aragão LE, Lewis SL, Fisher JB, Lloyd J, López-González G, Malhi Y, Monteagudo A, Peacock J, Quesada CA, van der Heijden G, Almeida S, Amaral I, Arroyo L, Aymard G, Baker TR, Bánki O, Blanc L, Bonal D, Brando P, Chave J, de Oliveira AC, Cardozo ND, Czimczik CI, Feldpausch TR, Freitas MA, Gloor E, Higuchi N, Jiménez E, Lloyd G, Meir P, Mendoza C, Morel A, Neill DA, Nepstad D, Patiño S, Peñuela MC, Prieto A, Ramírez F, Schwarz M, Silva J, Silveira M, Thomas AS, Steege HT, Stropp J, Vásquez R, Zelazowski P, Alvarez Dávila E, Andelman S, Andrade A, Chao KJ, Erwin T, Di Fiore A, Honorio C E, Keeling H, Killeen TJ, Laurance WF, Peña Cruz A, Pitman NC, Núñez Vargas P, Ramírez-Angulo H, Rudas A, Salamão R, Silva N, Terborgh J, Torres-Lezama A. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323:1344-1347.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Patino S, Baker TR, Czimczik C, Fyllas NM, Martinelli L, Nardoto GB, Schmerler J, Santos AJB, Hodnett MG, Herrera R, Luizao FJ, Arneith A, Lloyd G, Dezzee N, Hilke I, Kuhlmann I, Raessler M, Brand WA, Geilmann H, Moraes JO, Carvalho FP, Araujo RN, Chaves JE, Cruz OF, Pimentel TP, Paiva R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7:1515-1541.
- Osmond B, Ananyev G, Berry J, Langdon C, Kolber Z, Lin G, Monson R, Nichol C, Rascher U, Schurr U, Smith S, Yakir D. 2004. Changing the way we think about global change research: scaling up in experimental ecosystem science. *Global Change Biology* 10:393–407.
- Potter C, Klooster S, Huete A, Genovese V, Bustamante M, Guimaraes Ferreira L, Cosme de Oliveira R Jr and Zepp R. 2009a. Terrestrial carbon sinks in the Brazilian Amazon and Cerrado region predicted from MODIS satellite data and ecosystem modeling. *Biogeosciences* 6:937-945.

- Potter C, Klooster S and Genovese V 2009b Carbon emissions from deforestation in the Brazilian Amazon region. *Biogeosciences* 6:2369–2381.
- RADAM and BRASIL. 1974. Folha SA 22. Rio de Janeiro: DNP/MME. Projeto RADAM BRASIL. Vol. 5, 478 p.
- Silveira JAG, Araújo SAM, Lima JPMS, Viégas RA. 2009. Roots and leaves display contrasting osmotic adjustment mechanisms in response to NaCl-salinity in *Atriplex nummularia*. *Environmental and Experimental Botany* 66:1-8.
- Stokstad E. 2005. Experimental drought predicts grim future for rainforest. *Science* 308:346–347.
- Sullivan TJ. 1997. Ecosystem manipulation experimentation as a means of testing a biogeochemical model. *Environmental Management* 21:15–21.
- Turcq B, Sifeddine A, Martin L, Absy ML, Volkmer-Ribeiro C. 1998. Amazonia rainforest fires: A lacustrine record of 7000 years. *Ambio* 27:139-142.
- Veloso HP, Rangel Filho ALR, Lima JCA. 1991. *Classificação da vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal*, IBGE, Rio de Janeiro, Brazil.
- van der Werf GR, Randerson JT, Collatz GJ, Giglio L. 2003. Carbon emissions from fires in tropical and subtropical ecosystems. *Global Change Biology* 9:547-562.
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL, Miller RB, Swenson NG, Wiemann MC, Chave J .2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. doi:10,5061/dryad.234
- Zelazowski P, Malhi Y, Huntingford C, Sitch S, Fisher JB. 2011: Changes in the potential distributions of humid tropical forests on a warmer planet. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Biological Sciences* 369:137-160.

---

**INFORMAÇÕES SUPLEMENTARES**

---

**Tabela S1.** Resumo dos métodos de medição

	<b>Componente</b>	<b>Descrição do método</b>	<b>Período de amostragem</b>	<b>Intervalo de amostragem</b>
Produtividade primária líquida acima do solo ( $PPL_{ACS}$ )	Produtividade primária líquida de madeira grossa acima do solo ( $PPL_{TG}$ )	Inventário florestal: todas as árvores com DAP $\geq$ 10 cm foram inventariadas dentro de cada parcela da área de estudo para determinar a taxa de crescimento de árvores sobreviventes, mortalidade e recrutamento. A biomassa do tronco foi calculada usando a equação alométrica para florestas tropicais de Chave et al. (2005), incluindo dados de diâmetro, altura e densidade da madeira. O crescimento de árvores menores não foi diretamente medido, mas foi utilizado o valor a partir de um estudo em floresta similar na Bolívia (Araujo-Murakami et al. No prelo).	2009-2011	Anual
		Crescimento sazonal: dendrômetros foram instalados em aproximadamente 65% das árvores (DAP $\geq$ 10 cm) nas parcelas para determinar a variação espaço-temporal no crescimento.	2009-2011	Trimestral
	Produtividade primária líquida de <i>turnover</i> de galho ( $PPL_{Galhos\ turnover}$ )	Os galhos (excluindo os caídos de árvores mortas) foram inventariados dentro de um transecto de 1 m x 400 m em cada parcela; os galhos pequenos foram cortados para incluir somente o componente que cruzasse o transecto, removidos e pesados. Os galhos maiores foram medidos (diâmetros em três pontos) e a todos foi determinado um valor de densidade da madeira de acordo com sua classe de decomposição.	2009-2011	Trimestral
	Produtividade primária líquida de serapilheira ( $PPL_{Serapilheira}$ )	A produção de serapilheira de material orgânico morto com diâmetro $\leq$ 2 cm foi estimada por meio de coleta de serapilheira em vinte e cinco 50 x 50	2009-2011	A cada 15 dias

		cm armadilhas de serapilheira dispostas a 1 m de altura do nível do solo em intervalos de 20 m dentro de cada parcela.		
	Índice de Área Foliar (IAF)	O IAF foi registrado em 10 pontos por parcela por meio de um sensor LAI-2000. As medidas foram tomadas nas primeiras horas da manhã ou sob condições nubladas para minimizar a luz solar direta.	2009-2011	Mensal
	Perda por Herbivoria foliar ( $PPL_{Herbivoria}$ )	A herbivoria não diretamente medida no local, mas foi usado um valor médio entre um local fértil no sudeste do Peru e locais inférteis no leste do Brasil (Farfan-Amezquita et al. No prelo; da Costa et al. No prelo; Doughty et al. No prelo) onde as folhas foram coletadas em 25 armadilhas de serapilheira e fotografadas antes de secas. As imagens foram então analisadas para quantificar a porção de material foliar removido (Tabela 1, Tabela 2, Material suplementar).	n/a	Não medido diretamente
Produtividade primária líquida abaixo do solo ( $PPL_{ABS}$ )	Produtividade primária líquida de raiz grossa ( $PPL_{Raízes\ grossas}$ )	Este componente de produtividade não foi medido diretamente, sendo estimado considerando a produtividade de raiz grossa como $0,21 \pm 0,03$ da produtividade de madeira acima do solo, com base em valores publicados da razão entre biomassa de raiz grossa e a biomassa superficial (Jackson et al. 1996; Cairns et al. 1997).	n/a	Não medido diretamente
	Produtividade primária líquida de raiz fina ( $PPL_{raízes\ finas}$ )	Dezesseis <i>ingrowth cores</i> (tubos de rede com 12 cm de diâmetro instalados a 30 cm de profundidade) foram instalados em intervalos de 30 m em cada parcela. Os tubos foram extraídos e as raízes foram manualmente removidas das amostras de solo em quatro etapas de 10 min de duração, e o padrão de extração acumulativa ao	2009-2011	Trimestral

		longo do tempo foi usado para estimar a extração de raiz acima de 40 minutos (Metcalfé et al. 2007b). O solo sem raiz foi então reinserido no <i>ingrowth core</i> . As raízes coletadas foram rigorosamente limpas, secas em forno a 80 °C, até massa constante, e pesadas. Esse processo foi repetido para cada medição subsequente.		
Respiração autotrófica e heterotrófica	Efluxo total de CO <sub>2</sub> do solo ( $R_{\text{solo}}$ )	O efluxo total de CO <sub>2</sub> foi medido em 25 pontos a cada 20 m em cada parcela usando um método dinâmico de câmara fechada com um analisador de gás infra-vermelho (EGM-4) e câmara de respiração do solo (SRC-1) acoplada a um anel permanente no solo.	2009-2011	Mensal
	Efluxo de CO <sub>2</sub> particionado nos componentes autotrófico ( $R_{\text{Rizosfera}}$ ) e heterotrófico ( $R_{\text{Solo het}}$ )	Em quatro pontos em cada área de estudo colocamos pares de tubos plásticos (12 cm de diâmetro) com uma superfície, em cada par, permitindo tanto a $R_{\text{Solo het}}$ quanto a $R_{\text{Rizosfera}}$ , enquanto o outro tubo do par foi inserido a 30 cm de profundidade no solo, excluindo a $R_{\text{Rizosfera}}$ . No centro de cada área de estudo foi instalado um conjunto adicional de tubos para quantificar e corrigir os efeitos de distúrbio no solo durante a instalação do tubo. .	2009-2011	Mensal
	Respiração do dossel ( $R_{\text{Folhas}}$ )	A respiração do dossel não foi diretamente medida no local, sendo assim, usamos, para esse termo, um valor intermediário entre um local mais úmido no leste da Amazônia (da Costa et al. No prelo) e outro local seco no oeste da Amazônia (Araujo-Murakami et al. No prelo).	n/a	Não medido diretamente
	Respiração de madeira viva acima do solo ( $R_{\text{Troncos}}$ )	A respiração do tronco foi medida usando o método dinâmico de câmara fechada, a partir de 25 árvores distribuídas igualmente ao longo de	2009-2011	Mensal

		cada parcela, a 1,3 m de altura com um IRGA (EGM-4) e uma câmara de respiração do solo (SRC-1) conectada a um anel permanente, acoplado à superfície do tronco da árvore.		
	Respiração de raiz grossa ( $R_{\text{Raízes grossas}}$ )	Esse componente da respiração não foi medido diretamente, sendo, portanto, estimado multiplicando-se a respiração da madeira viva acima do solo estimada por 0,21 (mesma razão usada para estimar o crescimento da raiz grossa).	n/a	Não medido diretamente

**Tabela S2.** Resumo das técnicas de processamento dos dados.

	<b>Componente</b>	<b>Descrição do processamento dos dados</b>
Produtividade primária líquida acima do solo ( $PPL_{ACS}$ )	Produtividade de madeira grossa acima do solo ( $PPL_{MGAS}$ )	A biomassa foi calculada usando a equação alométrica para florestas tropicais de Chave et al. (2005): $AGB = 0,0509 \times (\rho D^2 H)$ onde AGB é a biomassa superficial (kg), $\rho$ é a densidade da madeira ( $g\ cm^{-3}$ ), $D$ é o DAP (cm), e $H$ é a altura (m). Para converter os valores de biomassa em carbono, consideramos a biomassa seca do tronco como 47,3% de carbono (Martin e Thomas 2011). Os dados de altura de árvore foram estimados por meio da equação alométrica de Feldpausch et al. (2011).
	Produtividade primária líquida de <i>turnover</i> de galho ( $PPL_{Branch\ turnover}$ )	Veja o manual RAINFOR-GEM (Versão 2.2, 2012) para a descrição das fórmulas de estado de decomposição e área superficial. O manual está disponível <i>online</i> em <a href="http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/">http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/</a>
	Produtividade primária líquida de serapilheira ( $PPL_{Serapilheira}$ )	A serapilheira foi separada em material foliar e não foliar, seca em estufa a 80 °C até massa constante, e pesada. A serapilheira foi estimada como sendo 49,2% de carbono, baseada em valores médios da Amazônia (Patiño et al. 2012).
	Índice de Área Foliar (IAF)	O LAI-2000 calcula automaticamente o IAF com um algoritmo usando a fração de abertura do dossel em diferentes ângulos zenitais registrados por meio de um sensor de luz olho de peixe ( <i>fish-eye</i> ). O IAF foi particionado em frações ensolaradas e sombreadas por meio da seguinte equação: $F_{sunlit} = (1 - \exp(-K \cdot LAI)) / K$ onde $K$ é o coeficiente de extinção de luz, e $F_{sunlit}$ é a fração ensolarada da folha (Doughty e Goulden 2008). O modelo assume que as folhas são distribuídas aleatoriamente e que $K = 0,5 / \cos(Z)$ , onde $Z$ é o ângulo zenital do sol, considerado como 30° neste estudo.
	Perda para herbivoria foliar ( $PPL_{Herbivoria}$ )	A área foliar com e sem furos foi determinada por meio de um programa de análise de imagens (ImageJ, NIH, USA). A fração de herbivoria ( $H$ ) para cada folha foi então calculada como: $H = (A_{nh} - A_h) / A_{nh}$ , onde $A_h$ é a área de cada folha individual incluindo o dano decorrente de herbivoria e $A_{nh}$ é a área foliar antes da herbivoria. O valor médio de $H$ de todas as folhas coletadas por armadilha de

		serapilheira foi derivado e as médias das parcelas foram calculadas. O erro total foi calculado como o erro de amostragem acrescido de 20% do valor médio.
Produtividade primária líquida abaixo do solo ( $PPL_{ABS}$ )	Produtividade primária líquida de raiz grossa ( $PPL_{Raízes\ grossas}$ )	Veja o manual RAINFOR-GEM (Versão 2.2, 2012) para a descrição e variação das razões raiz/parte aérea. O manual está disponível <i>online</i> em <a href="http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/">http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/</a> . O erro total foi calculado como erro de amostragem acrescido de 20% do valor médio.
	Produtividade primária líquida de raiz fina ( $PPL_{Raízes\ finas}$ )	As raízes foram manualmente removidas das amostras de solo em quatro etapas de 10 min de acordo com o método que corrige a subestimação da biomassa de raízes de difícil extração (Metcalf et al. 2007b) e usadas para estimar a extração de raiz acima de 40 min (até 100 minutos). Essa tentativa acrescentou, em média, de 28 a 17% às estimativas iniciais de massa de raiz manualmente extraída dos tubos nas parcelas controle e queimada, respectivamente. A correção para produtividade de raiz fina abaixo de 30 cm de profundidade (Galbraith et al. No prelo) aumentou o valor em 39%.
Respiração autotrófica e heterotrófica	Efluxo de CO <sub>2</sub> total do solo ( $R_{Solo}$ )	As taxas de respiração foram calculadas a partir da taxa linear de aumento na concentração de CO <sub>2</sub> dentro da câmara (Metcalf et al. 2007a). As curvas foram cuidadosamente checadas para não-linearidades e anomalias antes do uso.
	Efluxo de CO <sub>2</sub> do solo particionado em componentes autotróficos ( $R_{Rizosfera}$ ) e heterotróficos ( $R_{Solo\ het}$ )	As taxas de respiração foram calculadas a partir da taxa linear de aumento na concentração de CO <sub>2</sub> dentro da câmara (Metcalf et al. 2007a). As curvas foram cuidadosamente checadas para não-linearidades e anomalias antes do uso. O efluxo de CO <sub>2</sub> dos tubos inseridos a 30 cm representa a $R_{Solo\ het}$ , incluindo alguns componentes de distúrbio associados com a instalação do tubo. Um experimento separado quantificando as mudanças no efluxo de CO <sub>2</sub> associadas com a instalação dos tubos na profundidade do solo foi usada para corrigir a $R_{Solo\ het}$ . A diferença no efluxo de CO <sub>2</sub> entre os tubos inseridos a 30 cm de profundidade no solo e os inseridos na superfície é a $R_{Rizosfera}$ . Veja o material suplementar para uma descrição mais detalhada.
	Respiração do dossel ( $R_{Folhas}$ )	Para dimensionar os valores da respiração escura de folhas sombreadas e ensolaradas para nível de dossel, esses foram multiplicados pelas respectivas frações estimadas do IAF total. A respiração média da estação úmida foi aplicada para todos os meses com precipitação $\geq 100$ mm; os meses da estação seca, a medida de respiração da estação seca foi linearmente dimensionada pela saturação

		de umidade do solo para permitir variação mais contínua da respiração foliar. Para totalizar a inibição de luz solar diurna da respiração foliar escura, aplicamos o fator de inibição aplicado em Malhi et al. (2009a) (67% do tempo diurno da respiração foliar noturna, 34% do total da respiração foliar noturna). O erro total foi calculado como erro de amostragem acrescido de 20% do valor médio.
	Respiração de madeira viva acima do solo ( $R_{\text{Troncos}}$ )	As taxas de respiração foram calculadas a partir da taxa linear de aumento na concentração de $\text{CO}_2$ dentro da câmara (Metcalf et al. 2007a). As curvas foram cuidadosamente checadas para não-linearidades e anomalias antes do uso. Para estimar o efluxo de $\text{CO}_2$ do tronco da parcela por unidade, a área do tronco foi multiplicada pela área superficial do tronco ( $AS$ ) para cada árvore, estimada com a seguinte equação (Chambers et al. 2004): $\log(SA) = -0,105 - 0,686 \log(D) + 2,208 \log(D)^2 - 0,627 \log(D)$ , onde $H$ é a altura da árvore, e $D$ é o diâmetro do tronco a 1,3 m de altura. Finalmente, para cada árvore individualmente, fizemos a regressão da respiração média anual do tronco contra o crescimento anual total. Essa relação ao longo de todas as 25 árvores para as quais medimos a $R_{\text{Troncos}}$ foi então aplicada para o resto da comunidade de árvores em cada parcela, para estimar a $R_{\text{Troncos}}$ com base nos próprios dados de crescimento anual.
	Respiração de raiz grossa ( $R_{\text{raízes grossas}}$ )	O erro total para esse componente foi calculado como erro de amostragem acrescido de 20% do valor médio.

## Descrição detalhada dos métodos.

### *Produtividade primária líquida*

Os protocolos usados abaixo estão amplamente baseados naqueles desenvolvidos pela rede RAINFOR-GEM, e as descrições detalhadas está disponível *online* ([gem.tropicalforests.ox.ac.uk](http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk)).

#### *i) Produtividade do tronco grossa acima do solo ( $PPL_{TG}$ )*

A  $PPL_{TG}$  de árvores com  $DAP \geq 10$  cm foi estimada por meio de censos anuais de árvores entre janeiro de 2009 e dezembro de 2011 no interior de um transecto de 500 m x 20 m paralelo e distante 250 m da borda da parcela. Para cada censo, o diâmetro do tronco de todas as árvores com  $DAP \geq 10$  cm foi registrado, e a mortalidade e recrutamento de árvores dentro da categoria de  $DAP \geq 10$  cm foram anotados (Clark et al. 2001, Abordagem 2). Os dados de DAP de cada árvore foram cuidadosamente checados em busca de valores anômalos, a mudança em diâmetro foi linearmente interpolada a partir dos registros imediatamente anteriores e posteriores a cada anomalia para cada árvore. A biomassa arbórea do tronco e da copa foi calculada usando a equação alométrica de Chave *et al.* (2005) para florestas tropicais, empregando dados específicos de diâmetro e altura para cada árvore.

$$\text{Biomassa do tronco (kg)} = 0,0509 \times \rho \times D^2 \times H$$

Onde  $\rho$  é a densidade da madeira ( $\text{g cm}^{-3}$ ),  $D$  é o DAP (cm), e  $H$  é a altura (m). A densidade da madeira foi estimada para cada espécie a partir de um banco de dados global de densidade de madeira tropical (Chave *et al.* 2009, Zanne *et al.* 2009), idealmente atribuído para espécie, porém também usado para o gênero ou família em que os dados da identidade da espécie ou dados de densidade da madeira para espécie não estejam disponíveis. Para converter valores de biomassa em C, consideramos a biomassa seca do tronco como constituída de 47.3 % de C, baseado em estudos recentes no Panamá que incluíram compostos voláteis de C não captados pela avaliação seca convencional (Martin et al. 2010). Para as poucas árvores das quais os dados de altura

não estavam disponíveis, estimamos a altura por meio da equação alométrica de Feldpausch et al. (2011) a partir dos parâmetros específicos para o sul da Amazônia.

A biomassa de todas as árvores com  $DAP \geq 10$  cm é então somada para estimar a biomassa arbórea grossa acima do solo por hectare. A produção superficial arbórea do tronco e da copa foi calculada com a soma do aumento em biomassa de árvores sobreviventes entre os intervalos dos censos. Assumimos um erro de 10% na medição para esse termo. Não contabilizamos a produtividade arbórea de lianas (embora sua produtividade de folha e raiz seja captada pelos métodos mencionados abaixo). Como o intervalo entre os censos era curto (1 ano), não aplicamos uma correção para esses intervalos (árvores que crescem e morrem entre intervalos sem terem sido registradas: Malhi et al. 2004).

Além do mais, instalamos bandas dendrométricas em dezembro de 2008 em 240 a 250 árvores em ambas as parcelas para determinar a variação sazonal de  $PPL_{TG}$ . As bandas dendrométricas foram medidas a cada três meses com paquímetros eletrônicos. Os dados foram extrapolados para um hectare por meio dos dados do censo anual completo para determinar a razão entre a  $PPL_{TG}$  de todas as árvores e a  $PPL_{TG}$  de árvores com as bandas. O multiplicador foi aplicado à produtividade sazonal das árvores com as bandas dendrométricas, com a suposição implícita de que a produtividade das árvores com as bandas é representativa de uma maior comunidade de árvores.

O crescimento de árvores pequenas ( $DAP < 10$  cm) não foi registrado. Sendo assim, estimamos a  $PPL_{TG}$  dessas árvores como  $17 \pm 6$  % da PPL arbórea de árvores grandes, com base em estudo similar em parcelas de floresta seca na Bolívia (Araujo-Murakami et al, No prelo).

#### ii) *Turnover de galhos ( $PPL_{Galhos\ turnover}$ )*

O *turnover* de galhos, no qual as árvores perdem os galhos e outros novos crescem, pode gerar um componente significativo da PPL arbórea que não é contabilizada pelas alometrias estáticas de árvores usadas acima (Malhi et al. 2004). Estimamos a  $PPL_{Galhos\ turnover}$  (para material arbóreo com diâmetro  $> 2$  cm, com casca) ao longo do período de 2009 a 2011, por meio de três censos mensais de galhos caídos ao longo de quatro transectos paralelos de 1 m x 100 m, igualmente espaçados a cada 20 m dentro da parcela. O primeiro inventário quantificou estoques de madeira morta ao invés de produção de novos galhos. Ao longo do transecto, no local onde foi encontrado um

galho novo verificamos que não havia árvores mortas acima, já que neste trabalho estávamos interessados somente na produção de galhos, e não em queda de galhos associada à mortalidade de árvores. Galhos que poderiam ser manualmente levantados foram cortados para incluir somente o componente que cruza o transecto, removidos e classificados em cinco classes de decomposição de madeira por avaliação visual, de acordo com Harmon et al. (2005), sendo pesados diretamente *in situ*. Um subconjunto desse material representando cada categoria de decomposição foi removido do campo, pesado, seco a 80°C a massa constante, e depois repesado. A proporção entre peso seco e peso úmido por classe de decomposição foi então multiplicada por peso úmido de amostras medidas em campo para estimar seus pesos secos. Finalmente, essas peças foram colocadas dentro de um cilindro preenchido com água para medição de volume e densidade média do tecido (massa seca / volume) para cada categoria de decomposição. Galhos maiores que não puderam ser manualmente removidos foram deixados no local, suas dimensões (diâmetro em três pontos) foram registradas, sendo a eles atribuídos valor de densidade da madeira segundo a respectiva classe de decomposição que multiplicamos pelo volume estimado para estimar massa seca.

*iii) Produtividade de serapilheira fina do dossel ( $PPL_{Serapilheira}$ )*

Sob condições estáveis a longo prazo (tipicamente um ano ou mais), a queda de serapilheira do dossel será aproximadamente equivalente à sua produção, excluindo qualquer apodrecimento e herbivoria no dossel. Usamos essa suposição para estimar a  $PPL_{Serapilheira}$  em escalas de tempo anuais ou mais longas. Todo material orgânico morto caído do dossel com menos de 2 cm de diâmetro foi coletado em dez armadilhas de rede com 0,48 m<sup>2</sup> (60 cm x 80 cm) em cada parcela de 1 ha, localizadas a 1 m de altura do nível do solo. Relatamos neste estudo dados de janeiro de 2009 até dezembro de 2011. Serapilheira recém-caída foi coletada das armadilhas a cada 15 dias para minimizar a decomposição dentro das mesmas. Em seguida, foi separada em diferentes componentes (folhas, frutos, flores), seca em estufa a 80°C até atingir massa constante e pesada imediatamente após a remoção da estufa. Consideramos que a serapilheira seca apresentava 49,2% de C, baseado na densidade média de C da folha medida em diversos locais por toda a Amazônia (Patiño et al. 2012).

iv) *Índice de Área Foliar (IAF)*

O IAF foi medido em intervalos de 50 metros ao longo de todos os transectos dentro de cada parcela ( $n = 600$ ), quatro vezes ao ano, usando um LAI-2000 (Licor Instruments, Nebraska, USA). Relatamos aqui somente um subconjunto desses dados ( $n = 10$  por parcela) do nosso transecto de medição principal, com 500 m de comprimento por parcela e distante 250 m da borda da floresta.

v) *Herbivoria foliar ( $PPL_{Herbivoria}$ )*

Uma fração da PPL do dossel é perdida para herbivoria antes da abscisão da folha. Houve poucas tentativas de medição direta da herbivoria do dossel (Clark et al. 2001). Para plenitude na comparação com outros locais, aqui tentamos quantificar a herbivoria para folhas do dossel de acordo com o seguinte procedimento. Usamos dados de herbivoria foliar fracionária coletada em uma floresta fértil no sudoeste do Peru (Tambopata:  $18,8 \pm 1,3$  %), e em locais inférteis no leste do Brasil (Caxiuanã:  $5,2 \pm 0,5$  %), escaneando as folhas para calcular a área foliar perdida (Farfan-Amezquita et al. No prelo; da Costa et al. No prelo; Doughty et al. No prelo). Aplicamos um valor médio de  $12,0 \pm 7,0$  %, com um intervalo de erro amplo o bastante para incluir ambos os locais de referência. Também estimamos o componente da serapilheira, a serapilheira foliar. Foi registrado em uma floresta seca e fértil no Kenia, Bolívia, uma fração de  $0,52 \pm 0,08$  e  $0,53 \pm 0,09$  ( $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) de serapilheira foliar em duas parcelas (Araujo-Murakami et al. No prelo), e em um local sobre solo barro-arenoso úmido e distrófica em Caxiuanã, Brasil, foi registrada uma fração foliar de  $0,54 \pm 0,01$  (da Costa et al. No prelo). Então aplicamos um multiplicador de  $0,53 \pm 0,09$  ao total dos dados de serapilheira da Tanguro para estimar a serapilheira foliar. Ao multiplicar a estimativa de serapilheira foliar pela fração de herbivoria, estimamos a PPL consumida pela Herbivoria foliar como sendo  $0,32 \pm 0,20$  e  $0,29 \pm 0,18$   $\text{Mg C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$  para as parcelas controle e queimada. Em virtude das incertezas associadas a essa estimativa, calculamos o erro total como o erro da amostragem acrescido de 20% do valor médio. Esse método não incluirá as contribuições de grandes herbívoros que podem consumir folhas inteiras instantaneamente, nem a herbivoria de fruta. Por outro lado, as taxas de herbivoria são maiores quando folhas estão jovens e menores que seu tamanho final, um viés que pode resultar em superestimação de herbivoria foliar.

vi) *Produtividade primária líquida de raiz grossa ( $PPL_{\text{Raízes grossas}}$ )*

Biomassa de raiz grossa (diâmetro > 5 mm) é extremamente difícil de ser diretamente amostrada sem danificar de árvores, especialmente para a grande biomassa imediatamente abaixo do tronco. Sua inacessibilidade e distribuição espacial heterogênea dificultam ainda mais a amostragem e, além disso, não há protocolo padrão amplamente aceito para medição desse componente da biomassa. Sendo assim, não medimos diretamente esse componente da produtividade e assumimos, conforme Malhi et al. (2009), a  $PPL_{\text{Raízes grossas}}$  como  $0,21 \pm 0,03$  do  $PPL_{\text{MGAS}}$ , baseado em valores publicados da razão entre a biomassa de raiz grossa e a biomassa aérea (Jackson et al. 1996, Cairns et al. 1997). Em virtude das incertezas associadas a essa estimativa, calculamos o erro total como o erro da amostragem acrescido de 20% do valor médio. Verificamos que em florestas secas é possível existir um padrão diferente de alocação de produtividade de raiz aérea em relação a florestas úmidas. Entretanto, esse é um componente relativamente pequeno da PPL total, e, assim, essa suposição não terá grande impacto nas nossas estimativas de PPL, PPB e EUC totais.

vii) *Produtividade primária líquida de raiz fina ( $PPL_{\text{Raízes finas}}$ )*

Para quantificar a  $PPL_{\text{Raízes finas}}$ , 16 *ingrowth cores* (tubos de rede com 12 cm de diâmetro, instalados a 30 cm de profundidade) foram instalados em fevereiro de 2009 (pela metodologia de Vogt et al. 1998). Os tubos foram colocados a 20 m de cada lado do transecto central de medição, ao longo do comprimento da parcela. A coleta de dados começou em fevereiro de 2009 e relatamos dados de até outubro de 2011. Os tubos foram extraídos a cada três meses e as raízes com diâmetro < 5 mm foram manualmente removidas das amostras de solo em quatro etapas com 10 minutos de duração, de acordo com um método que corrige a subestimação da biomassa de raízes de difícil extração (Metcalf et al. 2007). O padrão de extração cumulativa ao longo do tempo foi utilizado para prever a extração de raiz acima de 40 minutos (até 100 minutos). Essa tentativa de predição temporal acrescentou 28 % (parcela controle) e 17 % (parcela queimada) às estimativas iniciais de massa de raiz extraída de *ingrowth cores* ao longo da etapa de 40 minutos. Solos sem raízes foram então recolocados no solo, rodeados pela rede, e compactados para replicar a densidade aparente natural do solo o máximo possível. As raízes coletadas foram então rigorosamente limpas, secas em forno a 80°C até que fosse

atingida massa constante, e pesadas. Como o solo encontrava-se a muitos metros de profundidade, uma correção foi aplicada à  $PPL_{\text{Raízes finas}}$  com mais de 30 cm de profundidade (até 1 m de profundidade), com base no perfil de biomassa de raiz fina registrada em uma floresta de terras baixas na Amazônia (Galbraith et al. No prelo). A correção de profundidade aumentou a estimativa de  $PPL_{\text{Raízes finas}}$  em 39 %.

### *Fluxos de dióxido de carbono*

#### *i) Efluxo de CO<sub>2</sub> do solo (R<sub>Solo</sub>)*

Medimos a  $R_{\text{Solo}}$  todos os meses de janeiro de 2009 a junho de 2011, em 25 pontos em uma linha ao longo do comprimento de cada parcela, com um analisador de gás infravermelho ou IRGA (EGM-4 IRGA e câmara SRC-1, PP Systems, Hitchin, UK), cuja câmara estava ligada a um anel permanente (12 cm de diâmetro) inserido no solo a ~ 2 cm de profundidade. A temperatura da superfície do solo (sonda T260, Testo Ltd, Hampshire, U.K.) e umidade (sonda Hydrosense, Campbell Scientific Ltd, Loughborough, UK) foram também registradas em cada ponto após a medição do efluxo.

De janeiro de 2009 a dezembro de 2011, separamos a  $R_{\text{Solo}}$  total em respiração autotrófica ( $R_{\text{Rizosfera}}$ ) e heterotrófica ( $R_{\text{Solo het}}$ ). Em quatro pontos igualmente espaçados ao longo do transecto de medição principal, colocamos dois tubos plásticos com 12 cm de diâmetro (diâmetro apropriado para a câmara do analisador de gás EGM) ( $n = 8$  por hectare): um tubo curto inserido a cerca de 2 cm no solo permitindo tanto a respiração heterotrófica como a microbiana na rizosfera (idêntico aos usados para o efluxo de CO<sub>2</sub> total acima do solo) e um tubo mais longo inserido a 30 cm de profundidade do solo para excluir raízes e micorrizas. Subtraímos o efluxo de CO<sub>2</sub> dos anéis pequenos, do efluxo de CO<sub>2</sub> dos tubos mais longos, para estimar as contribuições de fontes autotróficas e heterotróficas da  $R_{\text{Solo}}$  total.

Um grande e potencial problema em inserir anéis a 30 cm de profundidade é que raízes cortadas irão causar uma descarga repentina de matéria orgânica morta dentro do solo do anel, o qual irá causar uma influência no efluxo de CO<sub>2</sub> do anel. Para evitar isso, antes da instalação dos anéis colocados a 30 cm de profundidade do solo, núcleos de solo foram extraídos nesses mesmos locais com lâminas opostas, todo o material da raiz foi removido, e o solo foi reinserido de volta dentro de seus respectivos buracos. Esse

processo introduz outro potencial viés nas mudanças de efluxo de CO<sub>2</sub> associadas com o distúrbio físico do solo, que quantificamos com o seguinte experimento: cinco pares de anéis foram instalados a 30 cm de profundidade no centro de cada parcela e os anéis de cada par foram colocados a 5 cm entre si para minimizar a variação espacial preexistente entre os pares. Um anel de cada par foi inserido diretamente no solo com um martelo, danificando raízes, mas causando relativamente pouca alteração na estrutura do solo. O outro anel de cada par foi primeiramente extraído como um *soil core* (núcleo de solo) e o solo foi manualmente separado, mas (ao contrário do principal experimento de particionamento) o material da raiz não foi removido antes de reinsertir tudo no buraco. Em todos esses núcleos, a serapilheira da superfície foi removida e repostada com uma camada ~ 2 cm espessa de cascalho inerte. Os núcleos de cada par possuíam, portanto, os mesmos componentes básicos do solo (raízes e micorrizas danificadas, solo mineral), diferindo somente na medida de distúrbio físico do solo. A  $R_{\text{Solo}}$  dos núcleos da parcela controle, não perturbada, não foram significativamente diferentes ( $P > 0,05$ ), com  $3,07 \pm 0,13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para os núcleos não perturbados e  $3,14 \pm 0,12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para os núcleos perturbados, uma diferença de 2 % na ‘parcela queimada’, houve diferença significativa ( $P < 0,05$ ) entre núcleos não perturbados ( $2,15 \pm 0,07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e perturbados ( $2,41 \pm 0,07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), uma diferença de 12 %. Não houve tendência significativa ( $P > 0,05$ ) nessa diferença em relação ao tempo em ambos os locais, nem tendência sazonal significativa. O fluxo de CO<sub>2</sub> causado somente por distúrbio foi quantificado mensalmente e adicionado aos fluxos médios do anel profundo no experimento de particionamento principal. Em seguida, as contribuições proporcionais dos componentes foram calculadas segundo:

$$R_{\text{Rizosfera}} = \text{fluxo médio do anel superficial} - \text{fluxo médio do anel profundo} / \text{fluxo médio do anel superficial}$$

$$R_{\text{Solo het}} = \text{fluxo médio do anel profundo} / \text{fluxo médio do anel superficial}$$

Para fins desse cálculo, todos os componentes do fluxo foram quantificados nas mesmas unidades. Finalmente, os valores absolutos do efluxo de CO<sub>2</sub> do solo de fontes autotróficas e heterotróficas foram calculados, multiplicando esses valores proporcionais pela média da parcela do total de efluxo de CO<sub>2</sub> do solo, a partir dos 25 pontos por parcela. As estimativas resultantes não incluem a contribuição de raízes

grossas, já que a estratégia de amostragem provavelmente não incluiu a maior parte desse fluxo, o qual esperamos que esteja concentrado ao redor dos troncos das árvores.

ii) *Respiração foliar ( $R_{Folha}$ )*

Em virtude de restrições quanto ao tempo de coleta, não pudemos medir diretamente a respiração escura na fazenda Tanguro. Estimamos a respiração escura por meio da respiração escura média por unidade de área foliar de dois outros locais: Caxiuanã, floresta de baixa fertilidade e precipitação mais elevada no leste da Amazônia Brasileira, e Kenia, local altamente sazonal, com baixa precipitação e fertilidade do solo mais elevada na Bolívia. A respiração escura média em Caxiuanã para folhas ensolaradas e sombreadas foi 0,52 e 0,35  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Doughty et al. No prelo, da Costa et al. No prelo). Para Kenia, a taxa média de respiração foliar escura registrada para folhas ensolaradas e sombreadas foi 0,82 e 0,66  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (Araujo-Murakami et al. 2013). Sendo assim, para a Tanguro aplicamos um valor médio para folhas ensolaradas e sombreadas de  $0,67 \pm 0,15$  e  $0,51 \pm 0,16$   $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, com barras de erro mais amplas incluindo uma diferença de duplo fator das taxas de respiração entre Caxiuanã e Kenia. Estimamos as frações de IAF de folhas ensolaradas e sombreadas por meio da seguinte equação (Doughty & Goulden 2008):

$$F_{\text{sunlit}} = (1 - \exp(-K \times \text{IAF})) / K$$

Onde  $K$  é o coeficiente de extinção de luz e  $F_{\text{sunlit}}$  é a fração foliar ensolarada. As suposições do modelo são uma distribuição esférica do ângulo da folha (Meir et al. 2000, AFM), e  $K = 0,5/\cos(Z)$ , onde  $Z$  é o ângulo zenital do solo, o qual foi estabelecido em  $30^\circ$  neste estudo. Para extrapolação para  $R_{Folha}$  do dossel, multiplicamos a respiração escura média para folhas ensolaradas e sombreadas pelas frações estimadas do IAF total sombreadas e ensolaradas, respectivamente. Os valores diurnos de respiração foliar foram atribuídos como 67 % inferiores aos valores de respiração noturna (Atkin et al. 2000; Lloyd et al. 2010).

iii) *Efluxo de CO<sub>2</sub> do tronco vivo acima do solo (R<sub>Troncos</sub>)*

O R<sub>Troncos</sub> foi registrado das mesmas 25 árvores de cada parcela mensalmente por meio de um IRGA (EGM-4 IRGA e câmara SRC-1, PP Systems, Hitchin, UK) fixado a um anel plástico permanente selado à superfície do tronco (acima da casca), a cerca de 1,3 m de altura em cada árvore. A coleta de dados começou em março de 2009 e aqui relatamos os dados de até dezembro de 2011. Uma árvore foi escolhida para medição de R<sub>Troncos</sub> por subparcela para que as 25 árvores selecionadas estivessem igualmente distribuídas ao redor de cada parcela. Para cada medição, as curvas de acumulação de CO<sub>2</sub> foram cuidadosamente checadas para assegurar que qualquer evento inicial de fluxo de CO<sub>2</sub> (p.e. ar rico em CO<sub>2</sub> preso no espaço aéreo da casca) não fosse incluído no cálculo dos fluxos. Para estimar a R<sub>troncos</sub> nas parcelas, o efluxo de CO<sub>2</sub> por unidade de área do tronco foi multiplicado pela área superficial do tronco (SA, m<sup>2</sup>) para cada árvore, estimado a partir da seguinte equação de uma área na Amazônia brasileira (Chambers et al. 2004):

$$\log(SA) = -0,105 - 0,686 \log(D_b) + 2,208 \log(D_b)^2 - 0,627 \log(D_b)^3$$

Onde D<sub>b</sub> é o diâmetro do tronco na base da árvore (cm) estimado a partir do diâmetro à altura do peito (1,3 m acima do solo) com uma função de *taper* (Chambers et al. 2000). Uma variação em R<sub>troncos</sub> para uma árvore específica ao longo do tempo está provavelmente relacionada ao crescimento do tronco (Meir e Grace 2002); portanto, para todas as 25 árvores conjuntamente, aplicamos a regressão da média anual de R<sub>troncos</sub> contra o crescimento anual total. Em seguida, usamos essa relação para estimar o R<sub>troncos</sub> a partir de dados de crescimento anual do tronco para o restante das árvores em cada parcela. Verificamos que as árvores medidas para R<sub>troncos</sub> cresceram mais rápido que a metade e reduzimos, por tal motivo, nossas estimativas para os fluxos respiratórios em 8 % na parcela controle e em 2 % na parcela queimada, ao extrapolar para parcela. A área total do tronco na parcela foi multiplicada por um fator de altura da árvore ( $h_{\text{Tanguro}}/h_{\text{Manaus}}$ ), em que h é a altura média de árvores de grande porte (DAP > 40 cm), e  $h_{\text{Manaus}}$  é considerada 25 m. A área total estimada da superfície do tronco de árvores de grande porte (diâmetro > 10 cm) foi 16.100 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> e 14.700 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> para as parcelas controle e queimada, respectivamente. A área total da superfície do tronco de árvores pequenas (diâmetro < 10 cm) foi estimada em 541 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> para controle e 271 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>

para queimada, com base em dados de parcelas semelhantes na Bolívia. Sendo assim, estimamos uma média do índice de área do tronco de  $1,66 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  e  $1,50 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$  nas parcelas controle e queimada, respectivamente.

iv) *Respiração de raiz grossa ( $R_{\text{Raízes grossas}}$ )*

Parte considerável da respiração da madeira deve ocorrer dentro ou perto do núcleo da raiz imediatamente abaixo do tronco, mas isso raramente tem sido medido e não está incluído na nossa metodologia de particionamento da respiração do solo. Além disso, mesmo raízes grossas pequenas possuem crescimento lento demais para estarem presentes em *ingrowth cores* trimestrais. Sendo assim, estimamos esse componente separadamente. A  $R_{\text{Raízes grossas}}$  foi estimada multiplicando-se a respiração da madeira viva acima do solo por  $0,21 \pm 0,03$ , sendo a mesma razão usada nesse estudo para estimar a biomassa de raiz grossa e o crescimento baseado em valores publicados (Jackson et al. 1996, Cairns et al. 1997) e não publicados (Higuchi, com. pess.) da razão da biomassa de raiz grossa em relação à biomassa aérea. Pelo nosso conhecimento, não há dados disponíveis de área superficial de raiz grossa abaixo do solo para florestas tropicais, sendo então utilizada uma aproximação baseada em massa. Reconhecendo-se a considerável incerteza nessa estimativa, calculamos o erro total como o erro amostral mais 20% do valor médio. Malhi *et al.* (2009) não contabilizou esse termo, mas sua inclusão pode ser apropriada para uma descrição mais completa da reserva de C abaixo do solo. Percebemos a possibilidade de a biomassa abaixo do solo e, conseqüentemente, a  $R_{\text{Raízes grossas}}$ , ser uma fração maior da biomassa total e da respiração autotrófica nessa área de transição seca.

---

CAPÍTULO 2- EFEITOS DA SECA E DO FOGO NA RESPIRAÇÃO DO SOLO E NO USO  
DE CARBONO NÃO ESTRUTURAL NAS RAÍZES EM UMA ÁREA DE FLORESTA DE  
TRANSIÇÃO NO SUL DA AMAZÔNIA.

---

**Resumo**

**Contexto:** Os eventos de seca e fogo alteram a capacidade da Floresta Amazônica em armazenar carbono. Em alguns casos, há uma redução substancial nos estoques de carbono. No entanto, os efeitos combinados da seca e do fogo na respiração do solo e na ciclagem de carbono subsuperficial permanecem pouco conhecidos em florestas de transição entre o Cerrado e a Floresta Amazônica mais úmida.

**Objetivos:** O objetivo deste estudo foi de entender quais fatores controlam a ciclagem de carbono em solos de uma floresta primária e outra afetada pelo fogo, bem como os efeitos da seca e de fogos repetidos anualmente na respiração do solo e na translocação de C não estrutural em raízes em uma floresta tropical estacional perenifólia no sul da Amazônia.

**Métodos:** De 2009 a 2012 foram estudadas duas áreas de 20 X 500 m dentro de duas áreas do Experimento Savanização: uma área de floresta intacta e outra queimada anualmente. Em cada parcela, mediu-se a respiração do solo (25 pontos em cada parcela) e realizou-se a coleta de raízes em 16 pontos em cada parcela referente a um período de três meses.

**Resultados:** Nossos resultados mostraram que fogos repetidos (combinado a um evento de seca) causaram uma redução na respiração do solo. Além disso, houve um aumento na idade do carbono alocado para a produção de raízes de plantas crescendo na parcela queimada anualmente, o que sugere a utilização pelas plantas de reservas antigas de carbono não estrutural.

**Conclusões:** Nosso estudo mostra que queimadas regulares associadas a eventos de seca ocasionam uma diminuição nas taxas de transferência do C do solo da floresta para a atmosfera. Os nossos resultados mostram também que muitas plantas sobrevivem a esses eventos através da utilização de C não estrutural.

**Palavras-chave:** Eventos de seca, Fogo, Floresta de transição estacional perenifólia, alocação de carbono.

**Abstract**

**Background:** Drought events combined with disturbance by fire can alter the carbon balance of Amazon forests. In some cases, these combined processes can cause substantial reductions in forest carbon stocks. However, the effects of drought and fire on soil respiration and belowground C allocation remain poorly understood in transitional forests between the Cerrado and the Amazon rainforest wetter.

**Aims:** The objective of this study was to understand the factors that control C cycling in soils of primary forest and another one that was burned annually for 5 years.

**Methods:** Our study was conducted in two areas of 20 X 500 m within the 'Savanização Experiment': one intact forest and other burned annually. In each plot, we measured soil respiration (25 points per plot) and collected roots growing in ingrowth cores (16 points per plot).

**Results:** Our results show that the combined effects of consecutive fires and a drought event caused a reduction in soil respiration. Our results also show that there was an increase in the age of non-structural carbohydrates used by plants to grow roots.

**Conclusions:** Our study shows that fire and drought disturbances caused a decrease in soil respiration. Also, we found that plants may survive through disturbances by using old storage reserves.

**Key words:** drought, fire, Forest "transition" evergreen seasonal, carbon allocation.

## EFEITOS DA SECA E DO FOGO NA RESPIRAÇÃO DO SOLO E NO USO DE CARBONO NÃO ESTRUTURAL NAS RAÍZES EM UMA ÁREA DE FLORESTA DE TRANSIÇÃO NO SUL DA AMAZÔNIA.

### Introdução

Na Amazônia, grandes extensões de florestas são afetadas por eventos de seca (Nepstad et al. 1999). Esses eventos podem causar a redução da capacidade de florestas em armazenar carbono. Além disso, eventos de seca podem mudar o ciclo global de carbono, não somente por causar a mortalidade de árvores, mas, também, por reduzir o seu crescimento (Alencar et al. 2006). Por exemplo, durante os eventos de seca de 2005 e 2010, registrou-se a liberação potencial de grande quantidade de C da floresta para a atmosfera, em torno de 1,6 Pg e 2,2 Pg de C. Isto fez com que a floresta provavelmente deixasse de absorver e passasse, então, a liberar C para a atmosfera (Lewis et al. 2011). Estudos prévios já haviam registrado efeitos similares de secas nos estoques de carbono de florestas da Amazônia como, por exemplo, em 1992 e 1998 (Nepstad et al. 2004).

Nepstad et al. (1999) citam também que, durante episódios de seca, grandes áreas de florestas na Amazônia podem se tornar suscetíveis ao fogo. Esses autores citam que durante a seca de 1998, por exemplo, um terço da Amazônia se tornou inflamável. Visto que a ocorrência de secas na Amazônia poderá se tornar mais frequentes no futuro devido a mudanças climáticas (IPCC, 2007), o fogo pode ser um componente ainda mais importante na ecologia das florestas da Amazônia.

A floresta de transição encontra-se entre o cerrado e a Floresta Amazônica mais úmida. A floresta de transição (i) é uma formação vegetal caracterizada por ter uma estatura relativamente baixa (altura da copa em torno de 15 a 22 m), (ii) por apresentar um índice de área foliar máximo em torno de 5, (iii) por ter baixa diversidade de espécies e (iv) por possuir um alto nível de dominância (10 espécies representam 60% do índice de valor de importância) (Balch et al., 2008; Ivanauskas; Monteiro; Rodrigues, 2004).

A floresta de transição é um dos ecótonos mais ameaçado em toda a região amazônica. Além de estar sujeita a secas severas (decorrentes da maior intensidade da sazonalidade), este tipo de floresta tem sido exposta a incêndios iniciados em áreas de pecuária e áreas agrícolas. Por exemplo, a expansão da soja desloca o gado para novas regiões da fronteira e provoca o aumento nas taxas de desmatamento (INPE, 2006;

Morton et al. 2006; Soares-Filho et al. 2006). Como consequência, estas regiões têm sido expostas a muitos incêndios florestais ocasionados pela ação antropogênica (Alencar et al. 2004).

Estudos atuais sobre incêndios florestais que ocorrem na floresta de transição tendem a quantificar apenas as emissões de carbono acima do solo, que ocorrem em decorrência da queima do material depositado no piso da floresta. Porém há uma grande incerteza em relação à transferência de CO<sub>2</sub> do solo para a atmosfera dentro desses episódios de seca e fogo nas florestas da Amazônia. Isso gera dúvidas sobre se a seca diminuiu ou aumentou a respiração dos solos nessas florestas (Lewis et al.2011). Vogt et al. (1996) por exemplo, consideram que uma grande porção do C em florestas tropicais está armazenada abaixo do solo, e que, a biomassa das raízes, corresponde a metade do C que é reciclado anualmente por algumas florestas. Trumbore (2006) ressalta que a porção de carbono estocada no solo varia em função da temperatura e umidade do solo. Episódios de secas severas e fogos acidentais afetam essas e outras variáveis que influenciam a ciclagem de carbono abaixo do solo (Trumbore 2006).

O fogo tem muitos efeitos na dinâmica de ecossistemas florestais. Primeiro há o consumo da camada de combustíveis finos no piso da floresta como, por exemplo, galhos e folhas secas e, posteriormente, a mortalidade de árvores e lianas (Nepstad et al. 1999 b). Porém, efeitos adicionais podem acontecer, com diferentes consequências para a ciclagem de carbono em florestas. Árvores que permanecem vivas após a passagem do fogo, por exemplo, podem ter a sua capacidade de absorver C reduzida. Para que consigam sobreviver, as árvores afetadas pelo fogo tendem a utilizar reservas de C não estrutural (carboidratos) para produzir novas estruturas vegetativas como. Por outro lado, com a elevada mortalidade de árvores causada por fogos intensos, pode haver um aumento em recursos básicos para o crescimento de árvores como, por exemplo, luz no sobosque da floresta e umidade do solo.

Portanto, em anos mais secos, a disponibilidade de luz solar pode aumentar a fotossíntese. Porém, existe um limiar durante o período de seca no qual a água que está presente no solo começa a limitar a produção de carboidratos pelas plantas (Revisão bibliográfica em anexos). Nesses períodos de seca prolongadas as plantas precisam utilizar reservas para a manutenção de processos básicos, como, por exemplo, respiração e crescimento e, conforme esses períodos de seca vão se prolongando, suas

reservas são utilizadas e isso pode ser visto através da idade do C presente em suas estruturas (Revisão bibliográfica em anexos). No entanto, ainda não sabemos quais são os efeitos da combinação da seca e fogo nos processos de respiração do solo e alocação de C nas plantas das florestas de transição entre o Cerrado e Amazônia.

Portanto, uma necessidade de um maior entendimento sobre os padrões de respiração do solo, alocação de carbono não estrutural em plantas submetidas ao estresse da seca e do fogo em florestas de transição. Assim, no presente estudo propusemos uma investigação sobre os processos de respiração do solo e alocação de carbono não estrutural em raízes finas em uma parcela submetida ao estresse do fogo dentro e em outra parcela que serve como controle e não sofre ação do fogo no Experimento Savanização (Balch et al. 2008),.

### **Objetivo geral:**

O objetivo deste estudo foi entender quais fatores controlam a ciclagem de carbono em solos de uma floresta primária e uma afetada pelo fogo, bem como os efeitos da seca e de fogos repetidos anualmente na respiração do solo e na translocação de C não estrutural em raízes em uma floresta tropical estacional perenifólia no sul da Amazônia.

### **Objetivos específicos:**

1. Quantificar os efeitos de incêndios florestais na produção de serapilheira, na produção de raízes e na respiração do solo.
2. Quantificar como a produção de serapilheira e raízes afeta a respiração do solo de uma parcela de floresta queimada anualmente e de uma parcela de floresta primária.
3. Verificar se há uma mudança na idade do carbono alocado na produção de raízes novas em uma floresta primária e uma queimada anualmente, anterior e posteriormente a um evento de seca.

4. Quantificar as relações entre a produção da serrapilheira e a taxa de respiração do solo em uma área de floresta queimada experimentalmente.

**Hipóteses:**

1. O efluxo de CO<sub>2</sub> do solo é menor na floresta queimada anualmente em relação a uma área não queimada devido à menor produção de raízes e de serrapilheira na área sob a influência do fogo. Essa redução na respiração do solo ocorre mesmo com o aumento na temperatura e umidade do solo e na produção de necromassa na floresta queimada.
2. As florestas de transição alocam reservas de C não estrutural mais antigo para a produção de raízes em resposta aos distúrbios causados pelo fogo e pela seca.

## **Material e métodos.**

### *Local de estudo.*

A área de estudo localiza-se na Fazenda Tanguro (~ 85.000 ha), estado de Mato Grosso, a cerca de 30 km ao norte da fronteira sul da Floresta Amazônica no Brasil (130 04'35. 39 "S, 520 23'08. 85 W") (Figura 1) e está situada na área de transição ecológica entre a floresta ombrófila aberta e a savana (IBGE, 1993). A precipitação média anual na Fazenda é de aproximadamente de 1770 mm (2005-2011), com uma estação seca bastante intensa, quando a precipitação mensal entre os meses de maio e agosto fica abaixo de 10 mm. A média anual da temperatura do ar é de cerca de 25 °C, com uma variação diurna e sazonal em torno de menos 5 °C da média. O tipo de solo no local é um Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico (Radam Brasil, 1974; classificação do solo brasileiro). A água subterrânea está a 15 m de profundidade, sem camadas de solo que impeçam a penetração das raízes através do perfil do solo. Apresenta um dos solos menos férteis da Amazônia (Tabela S1 em anexo), e está espalhado por toda a Amazônia Oriental (Quesada et al. 2010). O estudo localiza-se dentro de uma área fragmentada de floresta de transição, a qual é mantida como uma reserva florestal protegida pelo proprietário, de acordo com a legislação brasileira. A vegetação natural da fazenda (44.000 ha) é classificada como Floresta Estacional Perenifólia (Ivanauskas et al. 2008). O dossel da floresta tem uma altura média de 20 metros, e a diversidade de espécies de plantas é relativamente baixa (97 espécies de árvores e cipós maiores que 10 cm DAP (diâmetro à altura do peito 1,3 m acima do solo)) quando comparada com as florestas mais úmidas típicas da Amazônia central (Balch et al. 2008).

### *Dados meteorológicos.*

A radiação solar, a temperatura do ar, a umidade relativa e as séries temporais de precipitação foram coletadas em uma estação meteorológica automática (AWS), localizada a 13,08 ° S, 51,48 ° W. Os dados originais foram medidos em resolução horária para o período de janeiro de 2009 a dezembro de 2012.

### Respiração do solo, Temperatura e Umidade.

A respiração total do CO<sub>2</sub> do solo para cada mês foi medida em 25 pontos (Figura 1) ao longo do comprimento de cada parcela a 250 metros da borda com um analisador de gás infravermelho ou IRGA (EGM-4 IRGA e SRC-1 com uma câmara, PP Systems, Hitchin, Reino Unido), cuja câmara era acoplada a um tubo de plástico (PVC) fixado permanentemente no solo. Esses tubos tinham 12 cm de diâmetro e 10 cm de comprimento, com uma pequena porção inserida a uma profundidade de 2 cm no solo. A temperatura da superfície do solo foi medida com um termômetro (T260 sonda, Testo Ltd, Hampshire, Reino Unido) e a umidade foi medida utilizando uma sonda *Hydrosense*, Campbell Scientific Ltd, Loughborough, UK. Tanto a temperatura quanto a umidade do solo foram registradas em cada ponto durante a medição de efluxo de CO<sub>2</sub>.

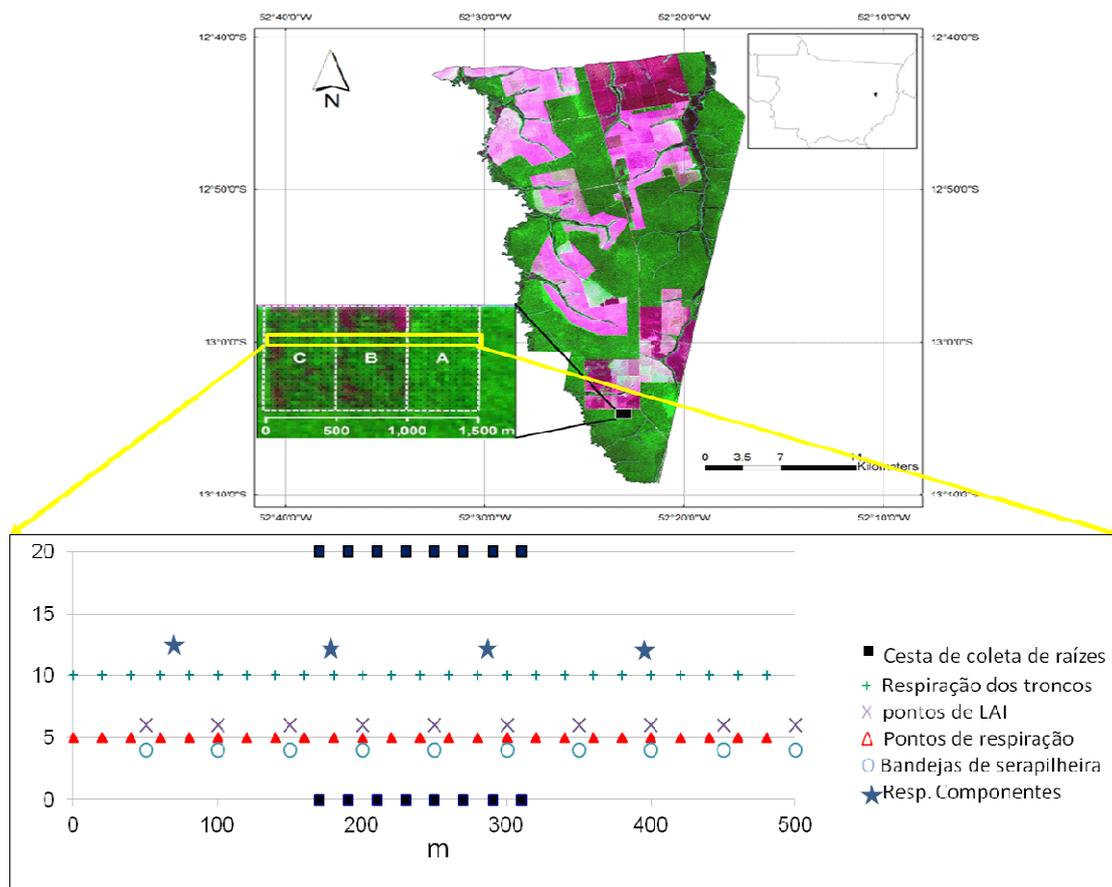


Figura 1. Localização da área de estudo na Fazenda Tanguro (Centro da imagem). As cores indicam o tipo de vegetação e uso da terra (floresta = verde, lavoura = rosa/roxo). A é a parcela controle, B é a parcela queimada a cada três anos (não estudada aqui), e C é a parcela queimada anualmente, destacada neste estudo (esta parcela será referida daqui em diante como

‘parcela queimada’). As Tarjas amarelas indicam o transecto F onde estão localizados todos os pontos de coletas nas parcelas A e B no Experimento Savanização.

#### *Coleta da serapilheira*

Para a coleta da serapilheira fina do dossel foram instaladas 25 bandejas (60 cm de comprimento por 40 cm de largura) a 1 metro de altura do solo e a cada 20 m dentro de cada parcela a 250 m da borda do campo de soja (Figura 1). As coletas ocorreram quinzenalmente e a serapilheira coletada foi dividida em material foliar e não foliar. Em seguida foi armazenada em sacos de papel previamente identificados e levados ao laboratório para secagem em estufa a 65 °C por 48 horas e depois pesada.

#### *Coletas de raízes.*

Para a coleta de produção de raízes, foram instaladas em cada parcela (controle e queimada) dezesseis cestas para coleta de raízes (do inglês *ingrowth cores*) com dimensão de 40 cm de comprimento e 20 cm de diâmetro para a entrada das raízes finas. Essas cestas foram instaladas de acordo com Vogt et al. (1998) a cada 20 m em cada parcela (Figura 1). As coletas tiveram início em fevereiro de 2009 e término em outubro de 2011. As cestas foram arrancadas do solo a cada três meses, e em seguida as raízes foram removidas manualmente a partir das amostras de solo de cada cesta de acordo com a metodologia de extração de raízes de Metcalfe et al. (2007). Em seguida, o solo de cada cesta foi devolvido novamente para os seus pontos em cada parcela. As raízes coletadas em cada cesta então foram lavadas cuidadosamente, secas em estufa a 65 °C por 48 horas até a massa constante, e depois foram pesadas. O padrão de extração cumulativo ao longo do tempo foi utilizado para prever a extração de raiz para além de 40 minutos (até 100 minutos), conforme Metcalfe et al. (2007). Depois de pesadas às amostras de raízes coletadas foram armazenadas e guardadas em sacos de papel lacrados.

#### *Análises do <sup>14</sup>C nas raízes.*

Para as análises de <sup>14</sup>C, foram amostradas raízes que estavam presentes cestas (Figura 1), as quais tinham idades conhecidas (até três meses). No total, foram selecionadas 15 amostras por parcela (controle e queimada): 10 referentes ao período

chuvoso e pós-fogo para cada ano (2009 e 2010); e cinco referentes ao período seco para cada ano (2009 a 2011). A seleção das amostras também levou em consideração amostras com maior quantidade de biomassa de raízes e meses do ano mais seco.

Em seguida, essas amostras foram armazenadas e enviadas para o laboratório de Biogeoquímica do Instituto Max Planck na Alemanha, onde foram então convertidas em grafite e analisadas em um Acelerador de Espectrometria de Massa (AEM) para então se verificar a idade do C alocado em cada amostra de raiz. O AEM faz a detecção direta dos átomos de  $^{14}\text{C}$  individuais, acelerando-os a alta energia, sendo este o método mais usado para a contagem do decaimento de  $^{14}\text{C}$ , além de nos permitir fazer a medição da idade de uma amostra de 1 miligrama em apenas 45 minutos.

O  $\Delta^{14}\text{C}$  é a diferença (em partes por mil (‰)) entre as amostras de raízes e um padrão que é seguido dos encontrados em madeira do período pré-industrial e é análogo aos seguidos para notação delta para isótopos estáveis, ou seja, de 0 ‰  $\Delta^{14}\text{C}$  significa que o  $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$  do padrão é igual ao da amostra. Geralmente a análise da idade do carbono é feita através da presença do  $\Delta^{14}\text{C}$  e que encontramos na atmosfera o  $\Delta^{14}\text{C}$ - $\text{CO}_2$  e usamos a análise da presença do  $\Delta^{14}\text{C}$  nas amostras de raízes coletadas tanto na parcela queimada quanto na parcela controle durante o período de três anos que foi de 2009 a 2011.

#### *Análises estatísticas*

As possíveis diferenças na respiração entre as parcelas estudadas (controle e queimada) e entre as estações (seca e chuva) foram verificadas por meio do teste de análise de variância (ANOVA) com dois fatores, seguido, quando necessário (teste F significativo) pelo teste de Tukey. Uma análise de regressão simples foi utilizada para verificar a relação entre a respiração e a Umidade e Temperatura do solo e respiração e produção de serapilheira.

Ao longo do texto as médias são seguidas pelo erro padrão ( $\pm\text{EP}$ ). Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o programa R (R-Development Team, (2009)).

## Resultados

### *O clima*

Durante o período de estudo, as variáveis climáticas apresentaram uma alta variação sazonal (Figura 2). O período entre maio e setembro foi o mais seco, com precipitação mensal  $< 5$  mm. Em contraste, os meses de outubro, dezembro, janeiro e fevereiro foram os mais chuvosos, com precipitação mensal entre 240 e 461 mm. A umidade do solo (em ambas as parcelas) também variou de acordo com a sazonalidade; os maiores valores de umidade do solo foram observados entre os meses de janeiro e abril (21,36 - 14,84%) enquanto os menores valores foram observados entre os meses de maio e outubro (6 - 5,16%). As temperaturas médias do ar mais baixas foram observadas no final da estação chuvosa (25 - 26 °C), enquanto as mais elevadas no final da estação seca (30 - 32 °C), nos meses de agosto e setembro (Figura 2).

Houve também variabilidade climática pronunciada entre os anos do estudo: entre 2009 e 2012, as temperaturas médias do ar mais altas foram observadas em 2010 e 2011 (Figura 2), com valores de 30 e 31°C, respectivamente. Esses valores contrastaram com a média entre 2004 e 2009, quando a temperatura do ar máxima atingiu 27°C.

Além de apresentar os maiores valores de temperaturas do ar, os anos de 2010 e 2011 foram os que apresentaram DHCMs (Déficit Hídrico Climatológico Máximo) mais negativos (quanto mais negativo, mais intensa a seca). Por exemplo, os valores de DHCM em 2010 e 2011 foram de -578 e -511 mm, respectivamente, sendo que em 2009 este índice foi de -168 mm.

### *Diferenças entre parcelas*

A umidade do solo até 20 cm de profundidade variou pouco entre as parcelas controle e queimada (Figura 2 e Tabela 1). Os menores percentuais de umidade do solo foram observados no final do período seco de 2010, em ambas as parcelas (5,16% e 5,32%; 'controle' e 'queimada', respectivamente). Em contraste, os maiores índices de umidade foram observados nas 'parcelas queimada' (22,48%) e 'controle' (21,36%) durante o período chuvoso de 2012 e 2009.

Os meses com as maiores taxas de umidade do solo na parcela controle foram observados na segunda metade do período chuvoso, em fevereiro de cada ano (Figura 2

e Tabela 1). De maneira similar, os meses com as maiores taxas de umidade na parcela queimada foram observados em março de 2009 e janeiro de 2012, também segunda metade do período chuvoso de cada ano (Figura 2 e Tabela 1). No entanto, as menores taxas de umidade do solo na parcela controle e queimada diferiram. Na parcela controle, por exemplo, os valores mínimos ocorreram em setembro (5,16%) e maio (6,00%) de 2010, enquanto na parcela queimada ocorreram em setembro (5,32%) de 2010 e setembro de 2011 (5,68) (Figura 2 e Tabela 1).

A temperatura média do solo variou de acordo com a sazonalidade e parcelas (Figura 2d). As temperaturas mais altas do solo foram registradas na ‘parcela queimada’ (26 - 28° °C) entre os meses de setembro e dezembro e as mais baixas foram registradas na ‘parcela controle’ (20 – 21 °C) entre meses de maio e julho. Houve também uma variação grande na temperatura do solo entre anos (Figura 2 e Tabela 1). Por exemplo, em 2009, foram observadas as maiores temperaturas do solo nos meses de março (25,6°C) e setembro (24,8°C). No entanto, em 2010 as maiores foram registradas nos meses de dezembro (27,4°C) e outubro (25,3°C). Já as maiores de 2011, foram registradas no período seco em agosto e dezembro (27,9 e 26,7°C). Por final, em 2012, as maiores temperaturas registradas de 28,3°C em setembro e de 25,7°C em abril (Figura 2, 3b e Tabela 1).

Tabela 1. Variação de temperatura (°C) e umidade do solo com mínimas e máximas registradas nas parcelas controle e queimada durante o período amostral.

	Umidade do solo (%)				Temperatura do solo (°C)			
	Controle		Queimada		Controle		Queimada	
	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima	Mínima	Máxima
<b>2009</b>	6,44	21,36	6,28	21,00	22,43	24,86	22,78	25,67
<b>2010</b>	5,16	14,04	5,32	13,36	20,94	25,33	21,25	27,4
<b>2011</b>	6,84	14,84	5,68	16,92	21,32	26,76	23,76	27,98
<b>2012</b>	5,84	19,36	5,80	22,48	22,66	25,74	23,66	28,31

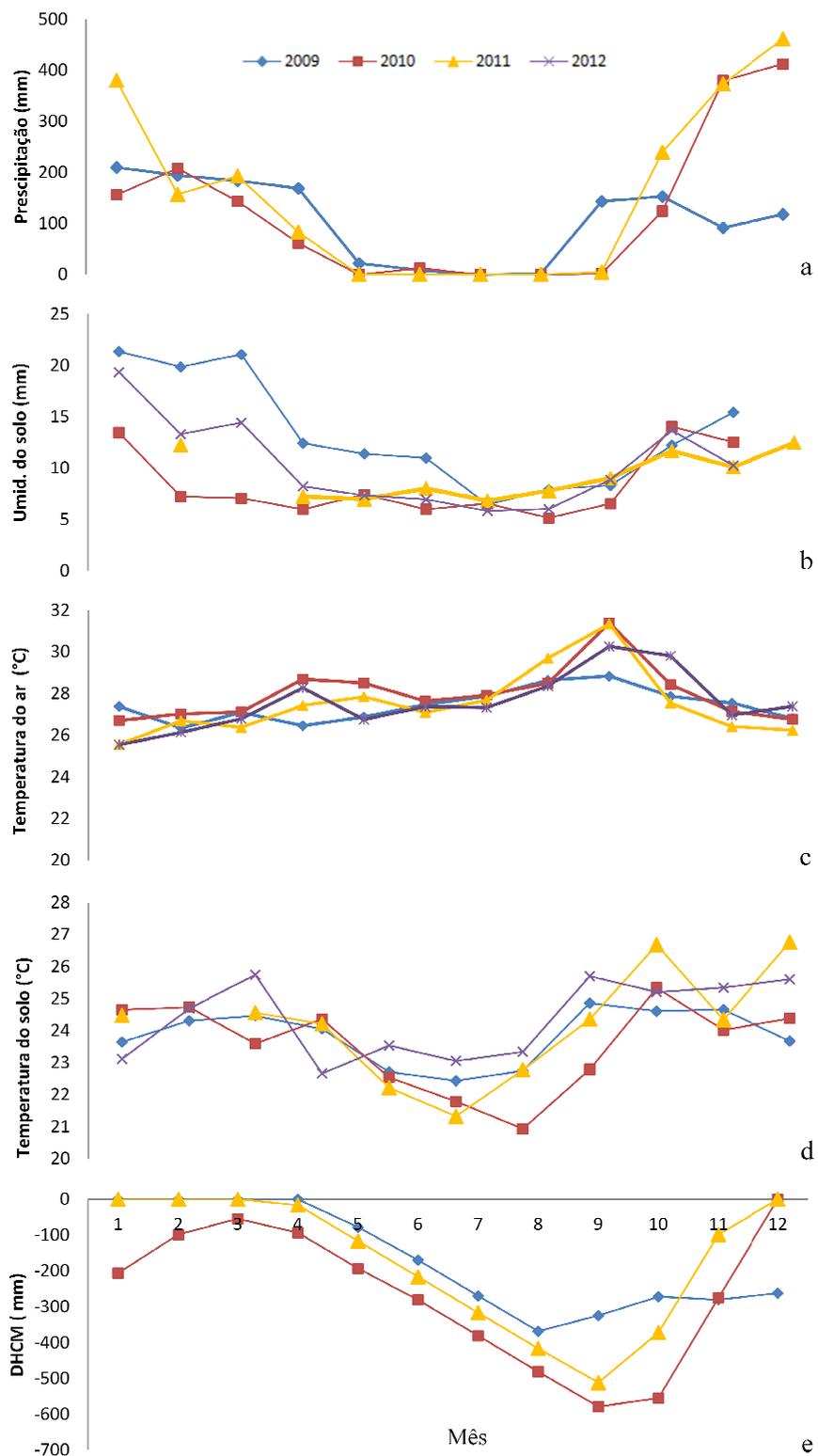


Figura 2. Médias dos dados sazonais do clima para (a) precipitação mensal (2009 – 2011), (b) umidade do solo (2009 – 2012), (c) temperatura do ar, (d) temperatura do solo e (2009 – 2012) (e) DHCM déficit Hídrico Climatológico Máximo no solo entre os anos de 2009 a 2011. Todas as variáveis foram registradas na estação meteorológica localizada em área aberta perto das

parcelas estudadas, exceto a umidade do solo que foi registrada por meio de sensores instalados em cada parcela.

### *Respiração do solo*

O efluxo de CO<sub>2</sub> do solo variou entre os tratamentos, estações seca e chuvosa e os anos do estudo (2009-2012) (Figura 3, Tabela 2 e 3). Em geral, a respiração do solo média durante todos os anos foi de 0,36 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>, sendo 18,7% menor na ‘parcela queimada’ em relação à ‘parcela controle’. Apesar dessa diferença, ambas as parcelas apresentaram um padrão sazonal similar: menores taxas de respiração do solo durante a estação seca e maiores taxas no período chuvoso (Figura 3). Por exemplo, em média, a respiração do solo foi 14,8% maior em ambas as parcelas na estação chuvosa em relação à estação seca.

Tabela 2. Médias ± erro padrão das variações nos fluxos de CO<sub>2</sub> (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) do solo para as estações seca e chuvosa para cada ano para as parcelas controle e queimada durante o período amostral.

<b>Respiração (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>)</b>				
	<b>Controle</b>		<b>Queimada</b>	
	<b>Chuvoso</b>	<b>Seco</b>	<b>Chuvoso</b>	<b>Seco</b>
<b>2009</b>	0,55 ± 0,046	0,39 ± 0,036	0,36 ± 0,030	0,28 ± 0,028
<b>2010</b>	0,55 ± 0,053	0,24 ± 0,017	0,47 ± 0,045	0,2 ± 0,014
<b>2011</b>	0,5 ± 0,041	0,2 ± 0,012	0,34 ± 0,033	0,19 ± 0,017
<b>2012</b>	0,5 ± 0,042	0,23 ± 0,020	0,37 ± 0,036	0,22 ± 0,020

Além da variabilidade na respiração do solo entre as duas parcelas e estações, observou-se também variabilidade na respiração do solo entre os anos do estudo (Tabela 3). Em particular, os anos mais secos (2010 e 2011) apresentaram menor respiração do solo em ambas as parcelas. Por exemplo, em 2010, a menor média de respiração de CO<sub>2</sub> (0,16 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) foi registrada em agosto e a maior em novembro (0,76 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>). No ano de 2011 a menor (0,13 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) foi registrada em julho e a maior (0,65 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) em fevereiro. Por outro lado em 2009, a média mais altas (0,69 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) foi registrada em outubro e a mais baixa (0,16 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) em agosto. O ano de 2012 teve a média na taxa na respiração mais alta (0,68 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) em outubro e a mais baixa (0,18 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup> s<sup>-1</sup>) em agosto (Figura 3 e Tabela 3).

Tabela 3. Variação nos fluxos de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ) do solo com as mínimas, médias e máximas para cada ano nas parcelas controle e queimada durante o período amostral.

<b>Respiração (<math>\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}</math>)</b>						
<b>Controle</b>			<b>Queimada</b>			
	<b>Mínimo</b>	<b>Média/ano</b>	<b>Máximo</b>	<b>Mínimo</b>	<b>Média/ano</b>	<b>Máximo</b>
<b>2009</b>	0,27	0,48	0,69	0,16	0,32	0,47
<b>2010</b>	0,16	0,41	0,76	0,13	0,34	0,61
<b>2011</b>	0,13	0,35	0,65	0,17	0,27	0,46
<b>2012</b>	0,18	0,38	0,68	0,2	0,3	0,41

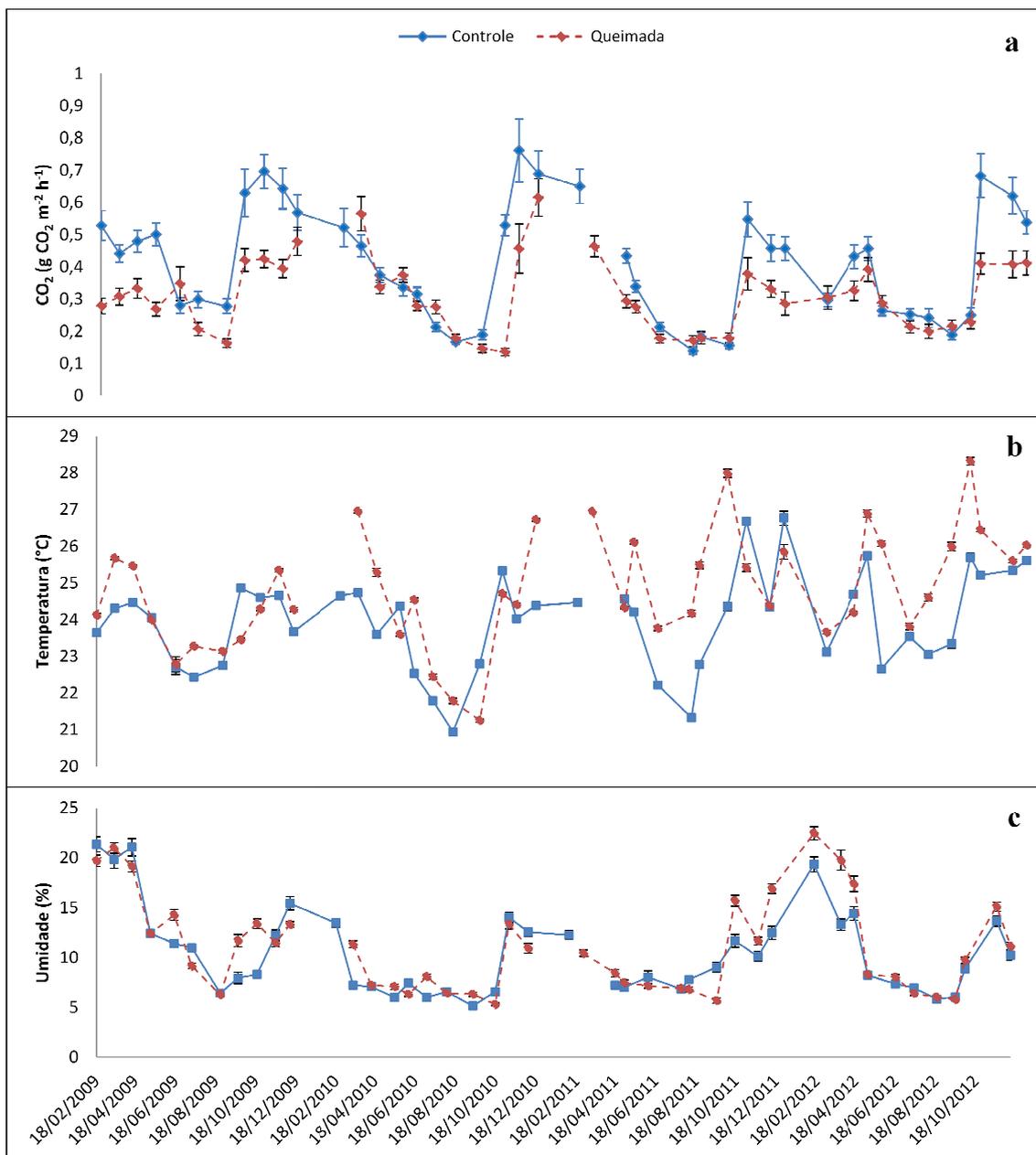


Figura 3. Médias e erro padrão da variação sazonal nas parcelas controle e queimada de dióxido de carbono no solo (a), temperatura do solo (b) e umidade do solo (c) medidos no momento das coletas entre os anos de 2009 a 2012.

A respiração do solo foi fortemente influenciada tanto pela umidade quanto pela temperatura do solo (Figura 4 A e B). A respiração do solo aumentou significativamente em função da temperatura do solo ( $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0,32$ ; Figura 4 A) (Figura 4 A). A relação entre a respiração do solo em função da umidade do solo também foi positiva e significativa ( $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0,26$ ; Figura 4 B).

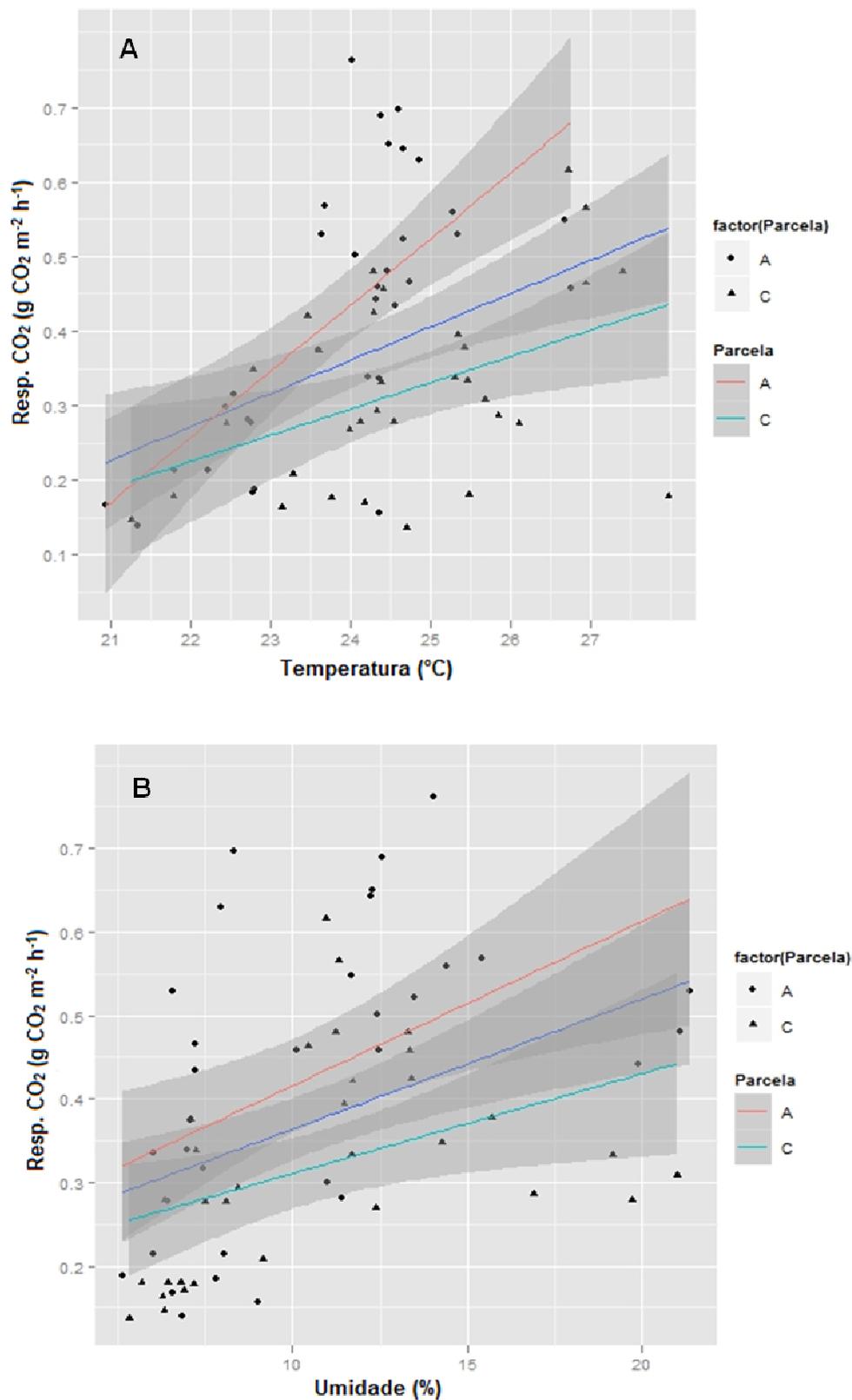


Figura 4. Variação e erro padrão entre o efluxo de CO<sub>2</sub> do solo com a temperatura (A) e umidade (B) do solo em ambas as parcelas. A parcela controle é representada pela letra A e a queimada pela letra C durante todo o período de observações.

### Produção de raízes finas

A produção de raízes finas (coletadas através das cestas de *ingrowth cores*) variou com a sazonalidade e entre parcelas (Figura 5). Por exemplo, no ano de 2009, a ‘parcela controle’ apresentou uma produção média de raízes finas de  $(4,14 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1})$  se comparada a  $2,34 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  da ‘parcela queimada’. Em 2010 houve uma redução na produção de ambas as parcelas, mas a produção média de raízes na ‘parcela controle’ ainda foi bem maior ( $1,25 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ ) em relação à produção da ‘parcela queimada’ ( $0,29 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ ). Em 2011, as médias na produção de raízes, em ambas as parcelas, continuaram a cair, mas as diferenças entre parcelas permaneceram similares àquelas dos anos anteriores - Ambas as parcelas apresentaram um padrão de redução nas médias de produção de raízes ao longo do tempo, que foi mais pronunciado na ‘parcela queimada’. Por exemplo, no primeiro ano do estudo, a produção de raízes foi de  $2,34 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ , mas no último ano foi de  $0,10 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  (Figura 5).

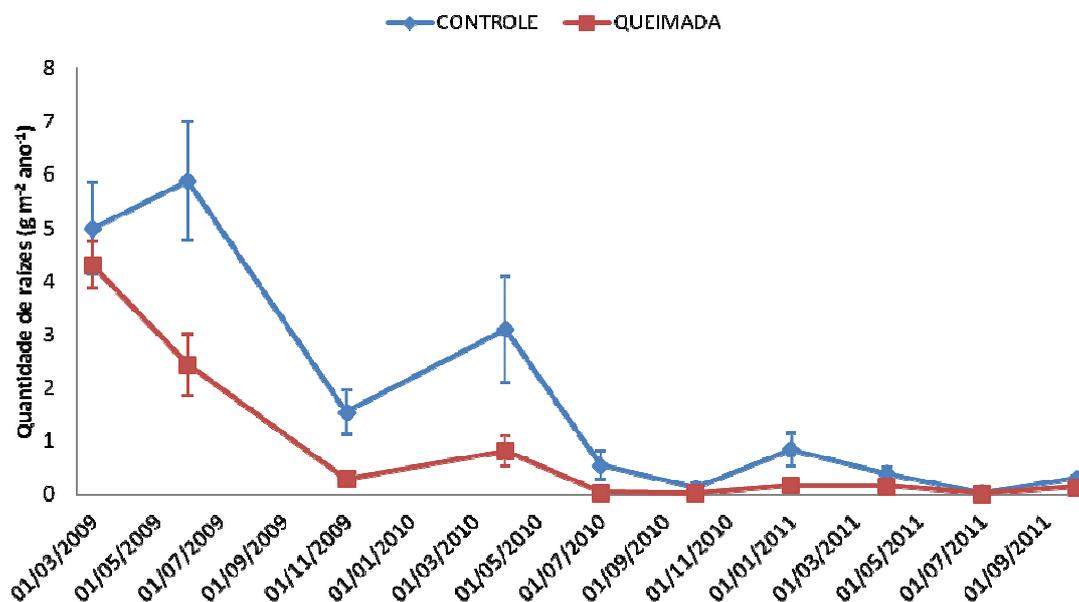


Figura 5. Médias e erro padrão do crescimento de raízes nas cestas de *ingrowth cores* até 30 cm de profundidade na parcela queimada (vermelho) e na parcela controle (Azul) durante todo o período de coletas.

### Datação do C de raízes

A idade do carbono não estrutural (alocado para a construção de raízes) variou substancialmente entre 2009 e 2011. Em 2009, a maior parte das amostras (80%) apresentou valores de  $\Delta^{14}\text{C}$  similares àqueles encontrados na atmosfera em 2009 ( $\Delta^{14}\text{C}$  de 70 ‰, versus 52 ‰ da atmosfera), ou seja, o carbono alocao para a construção de raízes em 2009 apresentou idade similar à idade das raízes. Este padrão foi observado tanto na ‘parcela controle’ quanto na ‘queimada’, com uma exceção. Na ‘parcela controle’, uma das amostras apresentou um valor de  $\Delta^{14}\text{C}$  bastante elevado (79,3 ‰), sugerindo que o C usado para produção de raízes nesta amostra tinha cerca de 8 anos de idade ( Figura 6). Em 2011 houve uma pequena mudança no padrão de alocao de carbono em relação a 2009. Em 2011, as amostras de ambas as parcelas apresentaram valores de  $\Delta^{14}\text{C}$  mais elevados do que os valores encontrados na atmosfera. Por exemplo, o  $\Delta^{14}\text{C}$  das amostras da ‘parcela controle’ foi em média de 52,1‰ e o da ‘parcela queimada,’ de 56,2 ‰, enquanto o  $\Delta^{14}\text{C}$  da atmosfera foi de 46,26‰. Ou seja, a idade do carbono encontrado nas amostras de 2011 foi em média de sete anos.

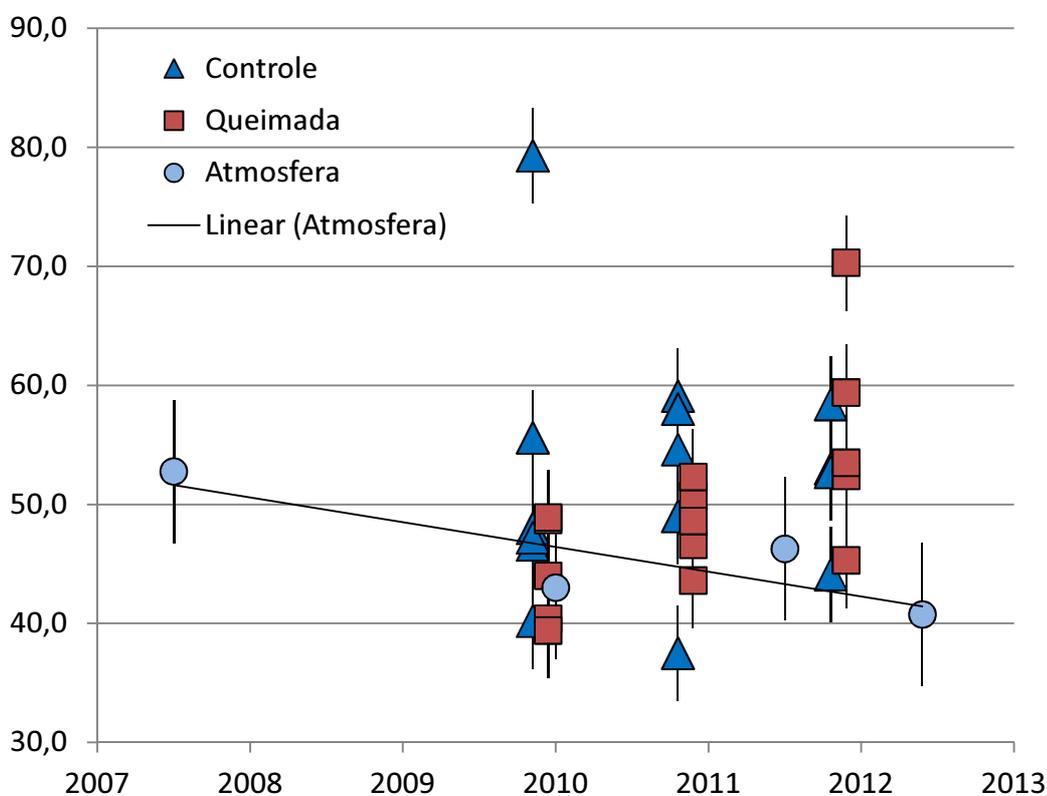


Figura 6. Diferenças no período de alocação do carbono  $\Delta^{14}\text{C}$  (‰) encontrado nas análises das raízes das parcelas ‘queimada’ e ‘controle’ (2009 – 2011). A parcela ‘controle’ está identificada na cor azul, a ‘queimada’ em vermelho e em azul claro o  $^{14}\text{CO}_2$  atmosférico monitorado ao longo do tempo em todo o planeta com a linha de tendência.

#### *Produção de serapilheira e respiração do solo*

Entre 2009 e 2012, a produção de serapilheira foi maior durante o período mais seco (maio e setembro) e menor durante o período mais chuvoso (outubro e abril). Na ‘parcela controle’, por exemplo, a maior média da produção mensal (12 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) no período seco de 2009 e a menor (2,58 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) no período chuvoso de 2012. No entanto, na ‘parcela queimada’ a maior média mensal da produção de serapilheira foi durante o período seco de 2009 (11,52 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) e a menor (1,61 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ ) em março de 2012 (Tabela 4), no período chuvoso.

Tabela 4. Produção da serapilheira (Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{mês}^{-1}$ ) com as mínimas, médias e máximas durante os anos de estudo entre as parcelas controle e queimada.

Produção de serapilheira (Mg de biomassa $\text{ha}^{-1} \text{m}^{-1}$ )						
	Controle			Queimada		
	Mínimo	Média/ano	Máximo	Mínimo	Média/ano	Máximo
<b>2009</b>	3,22	6,16	12	2,36	5,51	11,5
<b>2010</b>	2,64	6,22	10	2,47	5,39	9,5
<b>2011</b>	2,63	5,07	9,3	1,73	4,67	8,03
<b>2012</b>	2,58	6,12	11,45	1,61	4,00	6,89

Observou-se também alta variabilidade entre os anos do estudo. Por exemplo, o ano de 2009 apresentou uma produção média na serapilheira de 6,16 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$  na parcela controle, enquanto na parcela queimada foi de 5,51 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$ . O ano de 2010 teve uma produção média de serapilheira de 6,22 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$  na parcela controle e 5,39 Mg biomassa  $\text{ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$  na parcela queimada. No entanto, em 2011, houve redução na produção média de serapilheira na parcela controle

que foi de 5,07 Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> e, também, na parcela queimada que foi de 4,67 Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>. A produção voltou a aumentar na ‘parcela controle’ (6,12 Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) em 2012, porém continuou baixando na ‘parcela queimada’ (4,00 Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup>) (Tabela 4, Figura 7).

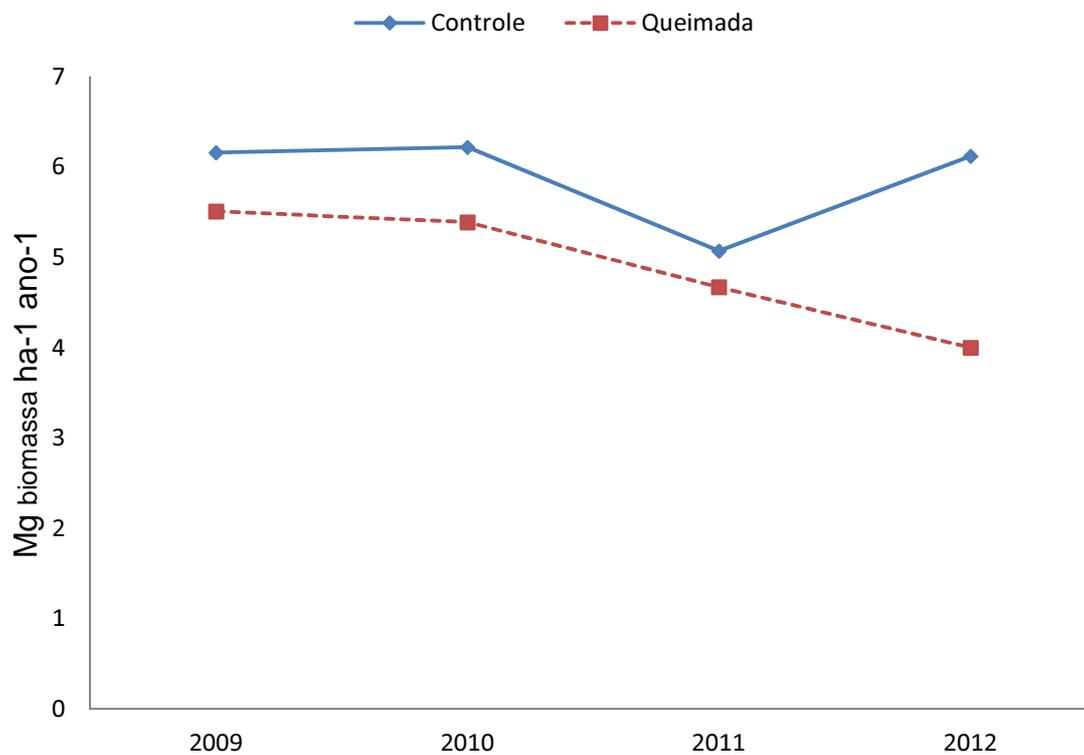


Figura 7. Médias mensais de produção de serapilheira em Mg biomassa ha<sup>-1</sup> ano<sup>-1</sup> nas ‘parcela controle’ e ‘queimada’ para todo o período de observações (2009 – 2012).

### Relação entre serapilheira e respiração do solo

A relação entre a respiração do solo e a produção de serapilheira foi bastante fraca (Figura 8 e 9).

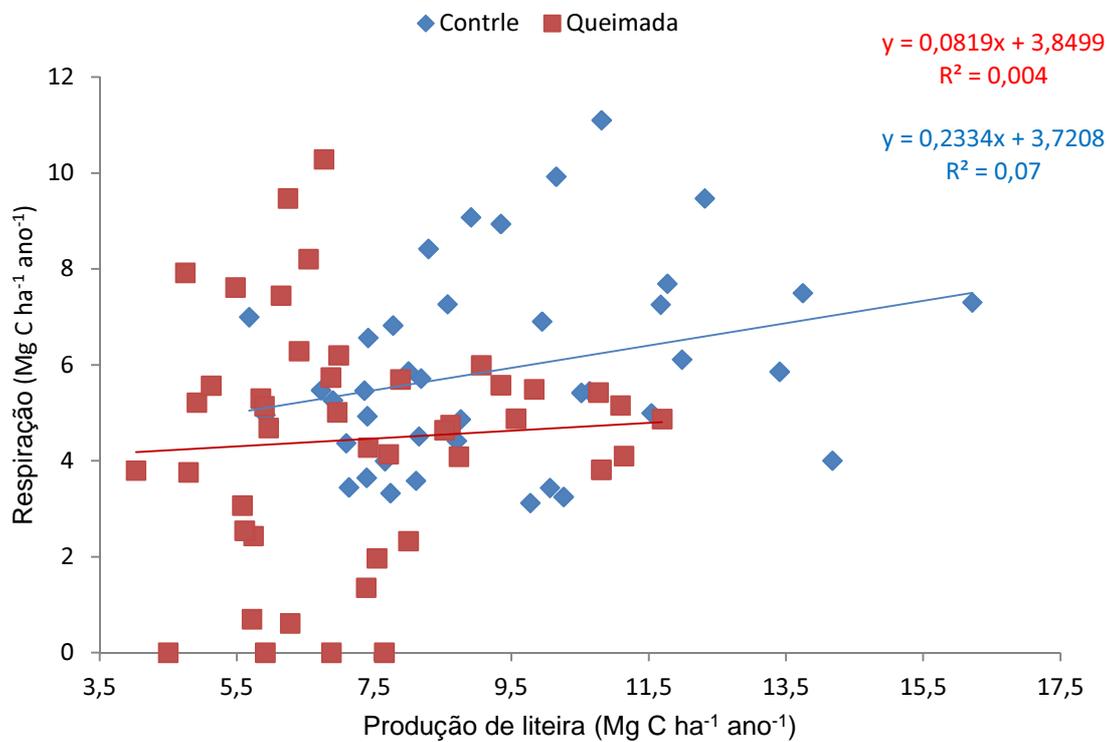


Figura 8. Relação entre respiração do solo e produção de serapilheira – Linha F – Experimento Savanização, parcelas ‘controle’ e ‘queimada’, (2009 – 2012).

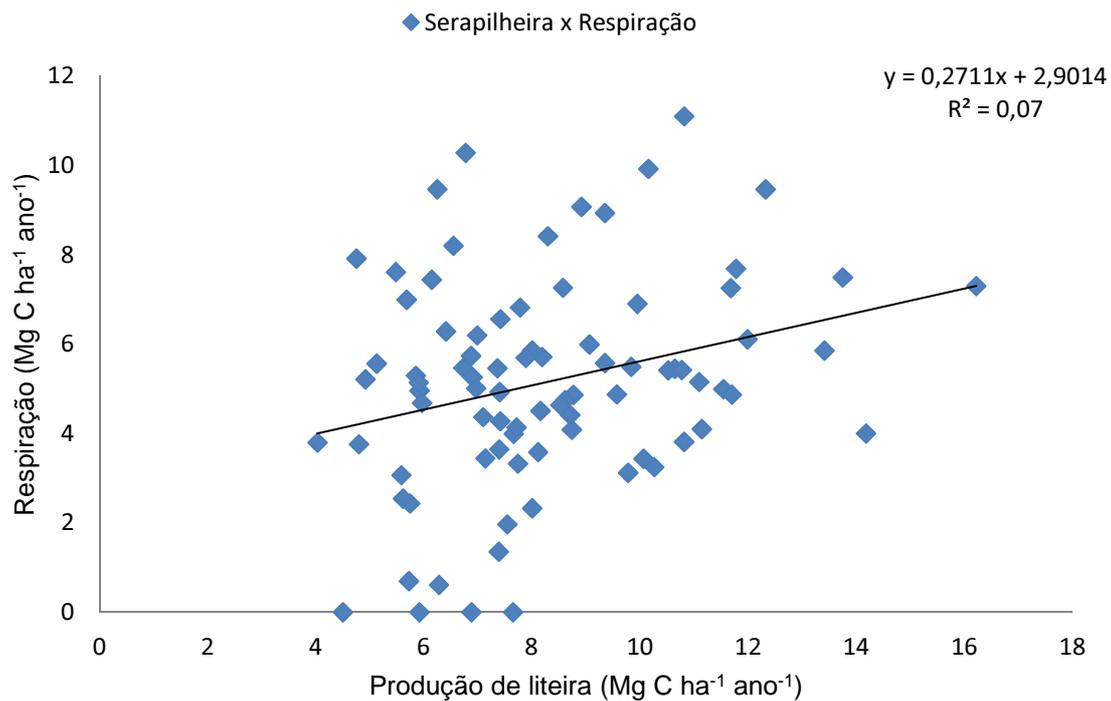


Figura 9. Relação entre a respiração do solo e a produção de serapilheira total entre as parcelas 'controle' e 'queimada' – Linha F no período de 2009 – 2012.

De todo o efluxo de CO<sub>2</sub> mensurado nos solos de ambas as parcelas, cerca de 1/3 desse efluxo foi proveniente da produção de serapilheira (Figura 10).

A razão entre a respiração do solo e a produção de serapilheira entre as parcelas foi de 0,29 na parcela controle e 0,32 na parcela queimada (Figura 10).

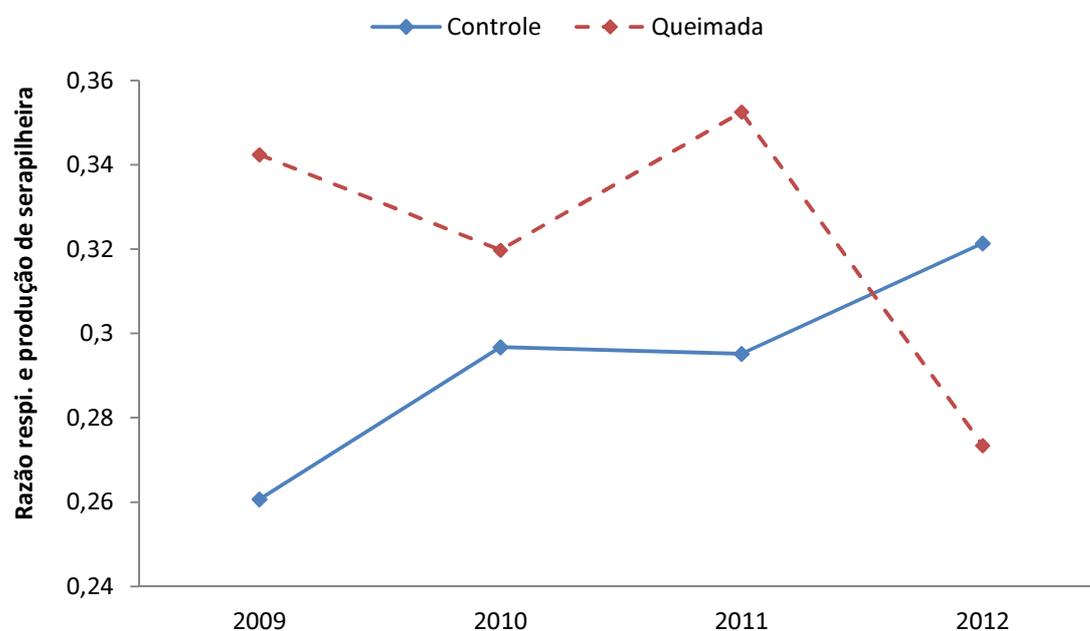


Figura 10. Razão entre a respiração do solo ( $\text{Mg CO}_2 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ) e a produção de serapilheira ( $\text{Mg biomassa ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ ) entre parcelas no período de 2009 – 2012.

## Discussão

Os resultados deste estudo mostram que os fogos consecutivos em uma área experimental causaram uma redução significativa na respiração do solo. Esse resultado corrobora parcialmente a hipótese geral do estudo. No entanto, os efeitos isolados da seca (exemplo, sem os efeitos do fogo) foram menos evidentes, apesar de terem sido significativos em vários casos. Em conjunto, o fogo e a seca aparentemente provocaram uma alteração nos padrões de alocação de carbono para as raízes, ou seja, um aumento na idade do carbono utilizado para a construção de raízes.

A redução na respiração do solo na área queimada anualmente foi um resultado parcialmente inesperado. A alta mortalidade de árvores observada na parcela queimada anualmente poderia ter causado um aumento na quantidade de matéria orgânica e, assim, na respiração do solo (Balch et al 2008, 2011; Brando et al. 2012; Rocha et al. No prelo). No entanto, observou-se o oposto, ou seja, uma redução no efluxo de CO<sub>2</sub> do solo na parcela 'queimada' em relação ao 'controle'. Três processos provavelmente influenciaram essa redução.

(1) A produtividade de raízes foi menor na parcela 'queimada' em relação à 'controle'. Devido à alta mortalidade de árvores após a passagem dos fogos experimentais de 2007, o número de árvores crescendo na parcela queimada anualmente foi reduzido drasticamente e, assim, também, a respiração de raízes.

(2) A entrada de carbono no solo pode ter sido reduzida devido à mortalidade de árvores. Por exemplo, houve uma redução significativa na produção de folheto na parcela queimada anualmente em relação à 'controle'. Os nossos resultados sugerem que, do total da redução da respiração do solo, a serapilheira contribuiu com 30% desta redução.

(3) A alocação de carbono para as raízes pode ter sido menor em relação à alocação de carbono para a produção de folhas e troncos.

Assim, em virtude dos vários fogos na parcela queimada, foram encontradas diferenças nos fatores que influenciam a respiração do solo. Por exemplo, houve uma redução na parcela queimada (em relação à parcela controle) na malha de raízes (Figura 5), na produção de serapilheira (Figura 7) e no IAF (Balch et al. 2008; Balch et al. 2011, Brando et al. 2012).

*O fogo e a seca induzem mudanças nos componentes do solo na floresta de transição.*

Em nosso estudo, a sazonalidade teve uma forte influência na produção de serapilheira. Os períodos de maior produção de serapilheira ocorreram entre os meses de maio e setembro (Figura 7), quando a precipitação foi bastante reduzida. Outros autores também encontraram em outras florestas tropicais semidecíduas um aumento na serapilheira durante o período mais seco do ano (Dantas e Phillipson, 1989; Scott et al. 1992; Boinskins 1989; Songwe et al. 1988). De onde se conclui que, em nosso estudo, dentre todos os anos, 2010 foi o que apresentou menor produtividade tanto na ‘parcela controle’ quanto na ‘parcela queimada’ em relação aos outros anos.

Verificamos que houve uma redução na produção de raízes finas na ‘parcela queimada’. Isso provavelmente ocorreu devido ao número reduzido de árvores crescendo na parcela queimada em relação à parcela controle (Balch et al. 2000; Balch et al 2011; Brando et al. 2012). Entretanto, verificamos também uma redução gradativa na produção de raízes na parcela controle ao longo do tempo. Esse padrão de redução na produção de raízes em ambas as parcelas foi inesperado, visto que não houve grandes alterações na dinâmica e na estrutura da parcela controle. Assim, levantamos duas hipóteses que poderiam explicar esses padrões. Primeiro, ao realizar a reposição das cestas de raízes (*ingrowth core*), houve redução tanto na quantidade de solo colocado nas cestas de raízes quanto na fertilidade deste solo, o que poderia reduzir também a quantidade de raízes produzidas em cada cesta. Segundo, durante reposição das cestas no solo, o solo pode ter sido mais compactado em comparação às condições naturais, o que dificultaria a entrada de novas raízes nas cestas. O mesmo problema foi observado em outros sítios de estudo do Rainfor (Informação não publicada de Daniel Metcalfe).

*Mudanças nos processos de respiração do solo.*

Neste estudo, verificou-se que o fogo, em conjunto com os episódios de seca, causou diminuições nas taxas de respiração do solo (Figura 3). Esse resultado mostra que os efluxos de CO<sub>2</sub> oscilaram de forma bem distinta entre parcelas amostradas (Figura 3). As maiores taxas de respiração foram na parcela controle, durante o período chuvoso. Salimon et al.(2004) encontraram resultados similares em trabalho realizado em uma floresta secundária, em uma floresta primária e em uma área de pastagem no sudeste do Acre, onde observaram que os maiores efluxos de CO<sub>2</sub> ocorreram durante a

estação chuvosa. Então, a umidade é um fator determinante no aumento e diminuição nas taxas de respiração no solo nessa também na floresta de transição.

Além do fogo, durante o decorrer do estudo houve períodos de secas mais intensas, especialmente em 2010. Todas essas mudanças ocasionadas pelo fogo na ‘parcela queimada’ e a influência da sazonalidade proporcionaram uma diminuição considerável da respiração no solo da ‘parcela queimada’ em relação à ‘parcela controle’ (Figura 2).

*O fogo e a seca causam a translocação e o uso de C não estrutural nas plantas.*

Neste estudo, verificou-se que o fogo e a seca, além de causar diminuição nas taxas de respiração do solo, provavelmente causaram um aumento na idade do carbono alocado para a construção de raízes (Figura 7). Os nossos resultados mostram a alocação de carbono não estrutural relativamente antigo em ambas as parcelas. Assim, foi observado que: as árvores da ‘parcela queimada’ aparentemente utilizaram reservas de C mais antigas com o passar do tempo e a continuidade dos fogos; a ‘parcela queimada’ é menos variável espacialmente; e que a plantas da ‘parcela queimada’ utilizaram reservas mais antigas em 2011 do que em 2009.

## Conclusão

Os resultados deste estudo mostram que os fogos consecutivos na área queimada causaram uma redução significativa na respiração do solo. Isso possivelmente aconteceu devido a dois processos: menor produtividade de raízes na ‘parcela queimada’ em ‘relação à controle’ e redução nas entradas de carbono no solo devido à mortalidade de árvores.

A sazonalidade teve uma forte influência na produção de serapilheira. Dentre os anos de estudo, 2010 apresentou menor produtividade na ‘parcela controle’ e na ‘parcela queimada’ em relação aos outros anos devido ao episódio de seca daquele ano.

Houve uma redução na produção de raízes finas na ‘parcela queimada’. Entretanto, também houve uma redução gradativa na produção de raízes na ‘parcela controle’. Esse resultado foi inesperado, visto que a parcela controle não sofreu alterações antes e durante o estudo. Portanto, a continuidade desse e de outros estudos poderão nos mostrar quais possíveis erros podem estar acontecendo.

Nosso estudo também nos mostrou que árvores submetidas ao estresse do fogo e de seca alocam carbono não estrutural, relativamente mais antigo, para a construção de novas estruturas. Portanto, em conjunto, o fogo e a seca provocaram uma alteração nos padrões de alocação de carbono para as raízes nas ‘parcelas queimada’ e ‘controle’ respectivamente, aumentando a idade do carbono utilizado para a construção dessas raízes.

## Referências

- Anderson, J. M. 1992. Responses of soil to climate-change. *Advances in Ecological Research*, Washington, v. 22, p. 163-210, May.
- Coelho, M. M. 2005. Estudo da respiração do solo em floresta de transição no sudoeste da Amazônia. *Física e Meio Ambiente*, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 46 p. p.
- Balch JK, Nepstad DC, Curran LM, Brando PM, Portela O, Guilherme P, Reuning-Scherer JD, de Carvalho Jr O. 2011. Size, species, and fire behavior predict tree and liana mortality from experimental burns in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 261:68-77.
- Balch JK, Nepstad DC, Brando PM, Curran LM, Portela O, de Carvalho O, Lefebvre P. 2008. Negative fire feedback in a transitional forest of southeastern Amazonia. *Global Change Biology* 14:2276-2287.
- Baggs E. M., 2006. Partitioning the components of soil respiration: a research challenge, *Plant Soil* 284 1–5.
- Boinskis, S. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica*, Kansas, v.21, n.33, p.223-233.
- Bouma T.J., A.G.M. Broekhuysen, B.W. Veen, 1996. Analysis of root respiration of *Solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake and maintenance of biomass, *Plant Physiol. Biochem.* 34 795–806.
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, Bolker B, Christman MC, Coe M, Putz FE. 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density, and fire behavior. *Global Change Biology* 18:630-641.
- Carvalho, M.A.M. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.L. 2001. Frutanos: ocorrência, estrutura e utilização, com ênfase em plantas do cerrado brasileiro. Pp. 77-89. In: Lajolo,

F.M.; Saura-Calixto, F.; Penna, E.W. & Menezes, E.W. (eds.). *Fibra Dietética en Iberoamérica: Tecnología y Salud*. São Paulo, Livraria Varela.

Chambers, J. Q.; Tribuzy, E. S.; Toledo, L. C.; Crispim, B. F.; Higuchi, N.; Dos Santos, J.; Araujo, A. C.; Kruijt, B.; Nobre, A. D.; Trumbore, S. E. 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, Washington, v.14, n.4, p. S72–S88.

Chapin F.S., Schulze E.D. & Mooney H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 423–447.

Cisneros Dozal L. M., Trumbore S. E., Hanson P. J. 2005. Partitioning sources of soil-respired CO<sub>2</sub> and their seasonal variation using a unique radiocarbon tracer. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01061.x

Coelho, M. M. 2005. Estudo da respiração do solo em floresta de transição no sudoeste da Amazônia. *Física e Meio Ambiente*, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 46 p. p.

Dantas, M. Phillipson, J. 1989. Litterfall and litter nutrient content in primary and secondary Amazonian “Terra firme” rain forest. *Jornal of Tropical Ecology*, n,5, p.27-36.

Davidson, E.A.; Verchot, L.V.; Cattanio, J.H.; Ackerman, I.L.; Carvalho, J.E.M. 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazônia. *Biogeochemistry*, v.48, p.53-69.

Davidson, E. A.; Trumbore, S. E., Amundson, R. *Biogeochemistry*. 2000. Soil warming and organic carbon content. *Nature*. London, v. 408, n. 6814, p. 789-790, Dec.

Dias, J. D. 2006. Efluxo do CO<sub>2</sub> proveniente da respiração do solo em áreas de floresta nativa da Amazônia. *Ecologia de Agrossistemas*, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, USP, Dissertação de mestrado. Piracicaba.

Dixon, R.K., S. Brown, R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler and J. Wisniewski. 1994a. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263:185-190.

- Farrar, J.; Pollock, C. & Gallagher, J. 2000. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science* 154: 1-11.
- Farrar J. F., 1985. The respiratory source of CO<sub>2</sub>, *Plant Cell Environ* 8 427–438.
- Fang, C., Moncrieff, J. B. 2001. The dependence soil CO<sub>2</sub> efflux on the temperature. *Soil Biology & Biochemistry*. v.33, p.155-165.
- Fernandes, S. A. P.; Bernoux, M.; Cerri, C. C.; Feigl, B.J.; Piccolo, M. C. 2002. Seasonal variation of soil chemical properties and CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> fluxes in unfertilized and P-fertilized pastures in an Ultisol of the Brazilian Amazon. *Geoderma*, v.107, p.227-241,
- Franco, A.C.; Souza, M.P. & Nardoto, G.B. 1996. Estabelecimento e crescimento de *Dalbergia miscolobium* em áreas de campo sujo e cerrado no DF. Pp. 84-92. In: H.S. Miranda; B.F.S. Dias & C.H. Saito (orgs.). *Impacto de Queimadas em Área de Cerrado e Restinga*. Brasília, ECL/Universidade de Brasília.
- Gaudinski J. B., Trumbore S.E., Davidson E. A. et al. (2000) Soil carbon cycling in a temperate forest: radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes. *Biogeochemistry*, 51, 33–69
- George K., R.J. Norby, J.G. Hamilton, E.H. DeLucia, 2003, Fine-root respiration in a loblolly pine and sweetgum forest growing in elevated CO<sub>2</sub>, *New Phytol* 160 511–522.
- Gomes, A. G. & Varriale, M. C. 2001. *Modelagem de ecossistemas: Uma introdução*. Santa Maria: UFSM,.501p.
- Grace, J. Carbon cycle. 2001. *Encyclopedia of Biodiversity*, New York, v.1, p. 69-629, Mar.
- Grace, J., Malhi, Y., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A.; Meier, P. & Miranda, H. 1996. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest, *Global Change Biology*, v.2, p209-217.

- Gill RA, Jackson RB. 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 147: 13–31.
- Hansen J., E. Beck, 1994. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees, *Trees* 8 172–182.
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* 48:115–46.
- Hoffmann, W. A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA - IBGE. 1993. *Mapa de vegetação do Brasil*. Rio de Janeiro.
- INPE (2006) Monitoring of the Brazilian Amazon forest by satellite: Project PRODES. (<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.html> -Accessed: June 15, 2006).
- IPCC 2007. *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability*. IPCC Secretariat, Geneva. 22 pp.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R. R. Structure of patch of Amazonian Forest in the alto rio Xingu Basin. *Acta Amazônica*, Manaus, v. 34, n. 2, p. 275–299, jan. 2004.
- Ivanauskas, N. M.; Monteiro, R.; Rodrigues, R. R. 2004. Structure of patch of Amazonian Forest in the alto rio Xingu Basin. *Acta Amazônica*, Manaus, v. 34, n. 2, p. 275–299, jan.
- Keller, M.; Kaplan, W. A. & Wofsy, S. C. 1986. Emissions of N<sub>2</sub>O, CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> from tropical forest soils. *Journal of Geophysical Research (Atmospheres)* 91(D11): 11.791-11.802.

- Keller, F. & Pharr, D.M. 1996. Metabolism of carbohydrates in sinks and sources. Galactosyl-Sucrose. Pp.157-184. In: Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships. New York, Marcel Dekker, Inc.
- Kuzyakov Y., A.A. 2005. Larionova, Root and rhizomicrobial respiration: a review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in soil, *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 168 503–520.
- Lambers, H. & Chapin, S. F. & Pons, T. 2008. *Plant Physiological Ecology*, Second edition. Springer. 640p.
- Lal, R. Fausey, N. R.; Eckert, D. J. 1995. Land use and soil management effects on emissions of radiatively active gases from two soils in Ohio. In. LAL, R.; Kimble, J.; Levine, E.; Stewart, B. A. (Ed). *Soil management and greenhouse effect*. Boca Raton, FL: CRC Press, p. 41-57.
- Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, Van der Heijden GMF & Nepstad D. 2011. The 2010 Amazon Drought. *Science* 331: 554.
- Lewis, D.H. 1984. *Storage carbohydrates in vascular plants: distribution, physiology and metabolism*. London, Cambridge University.
- Majdi H, Ohrvik J. 2004. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in northern Sweden. *Global Change Biology* 10: 182–188
- Malhi, Y., Baldocchi, D. D. & Jarvis, P. G. 1999 The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ.* 22, 715–740
- Martinez F., Y.O. Lazo, J.M. Fernandez-Galiano, J. Merino, 2002. Root respiration and associated costs in evergreen species of *Quercus*, *Plant, Cell Environ* 25 1271–1278.
- Medina, E. & Silva, J.F. 1990. Savannas of northern South América: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17: 403-413.

- Meier, P.; Grace; Miranda, A.C.; 1996. Lloyd,. Soil respiration in a rainforest in Amazônia and cerrado in central Brazil. In: Gassh, .H.C.; Nobre, C.A.; Roberts, .M.; Victoria, R. L. (Eds.). Amazonian deforest and climate. Wiley, Chichester. p. 319-330.
- Metcalf DB, Williams M, Aragão LEOC, Da Costa ACL, De Almeida SS, Braga AP, Gonçalves PHL, De Athaydes Silva J Jr, Malhi Y, Meir P. 2007b. A method for extracting plant roots from soil which facilitates rapid samples processing without compromising measurement accuracy. *New Phytologist* 174:697–703.
- Montagnini, F., Jordan, C. F. (2002). Reciclaje de nutrientes. In: Guarigura, M. R.; Kattan, G. H. (Ed.). *Ecología e conservación de bosques neotropicales*. Cartago: Ed. LUR, p. 167 – 191,
- Mooney H. A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 315–346.
- Nepstad D. C., de Carvalho CR, Davidson E. A. et al. (1994). The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*, 372, 666–669. Hendrick RL, Pregitzer KS. 1993. Patterns of fine root mortality in two sugar maple forests. *Nature* 361: 59–61.
- Nepstad, D. C.; Moreira, A. G. & Alencar, A. A. 1999 b. Floresta em chamas: origens, impacto e prevenção do fogo na Amazônia, 2º edn. Programa Piloto para a Proteção das Florestas do Brasil: Brasília, Brasil.
- Ong, M.H.; Jumel, K.; Tokarazuk, P.F.; Blanshard, J.M.V. & Harding, S.E. 1994. Simultaneous determination of the molecular-weight distributions of amyloses and the fine structures of amylopectins of native starches. *Carbohydrate Research* 260: 99-117.
- Panosso, A. R. ; Marques Júnior, José ; Pereira, Gener Tadeu ; La Scala Jr, N. . 2008. Variabilidade espacial emissão de CO<sub>2</sub>, temperatura e umidade em latossolo após colheita mecanizada sem queima e manual com queima. In: V Encontro de Pós-Graduandos da Unesp, 2008, Jaboticabal - SP. V Encontro de Pós-Graduandos da Unesp.

- Pinto júnior, O. B. ; Sanches, Luciana ; Nogueira, José de Souza ; Vourlitis, George Louis, 2006. Estimativa de Q10 por meio do efluxo de CO<sub>2</sub> no solo na estação seca numa floresta tropical de transição amazônica. *Revista Brasileira de Meteorologia (Impresso)*, v. 21, p. 1-5.
- Pooter, Ho., Remkers, C. & Lambers, H. 1990. Carbon and Nitrogen Economy of 24 Wild Species Differing in Relative Growth Rate. *Plant Physiology* 94:621-627
- Post, W.M.; Emanuel, W.R.; Zinke, P. J.; Stangeberger. 1992. Soil carbon pools and word life zones. *Nature, London*, v. 298, p. 156-159, fevereiro.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Patino S, Baker TR, Czimczik C, Fyllas NM, Martinelli L, Nardoto GB, Schmerler J, Santos AJB, Hodnett MG, Herrera R, Luizao FJ, Arneith A, Lloyd G, Dezzeo N, Hilke I, Kuhlmann I, Raessler M, Brand WA, Geilmann H, Moraes JO, Carvalho FP, Araujo RN, Chaves JE, Cruz OF, Pimentel TP, Paiva R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7:1515-1541.
- R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3 – 900051-07-0, URL: // [www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Raich, J.; Ewel, J.; Oliveira, M. 1985. Solil CO<sub>2</sub> efflux in simple and diverse ecosystems on volcanic soil in Costa Rica Turialba. v.35 n° 1, p.33-42.
- Raich, J. W.; Schlesinger, W. H. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus, Stockholm*, v. 44, n. 2, p. 81–99.
- Rezende, M. O. O. 2004. A importância da matéria orgânica do solo no ciclo do carbono. (Parte I – O ciclo do carbono na natureza e a qualidade do solo do ponto de vista químico). Disponível em: [WWW.unb.br/iq/enqamb/aimportanciadoC.pdf](http://WWW.unb.br/iq/enqamb/aimportanciadoC.pdf).
- Reth, S.; Markus, R.; Falge, E. 2005. The effect of soil water content, soil temperature, soil pH-value and the root mass on soil CO<sub>2</sub> efflux – A modified model. *Plant and Soil, Dordrecht*, v. 268, n. 1-2, p. 21-33

- Ribeiro, C. E. R. Avaliação da influencia da temperatura e umidade do solo na variação espaço-temporal da emissão de CO<sub>2</sub> por um latossolo. 2005. 55f. Dissertação de Mestrado - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal.
- Rosenzweig, C.; Hiellel, D. 2000. Soil and global climate change: challenger and opportunities. *Soil Science*, New Yor, v. 165, p. 47-56.
- Salimon, C. I.; Davidson, E. A.; Victoria, R. L.; Melo, A. W. F. 2004. CO<sub>2</sub> flux from soil in pastures and forests in southwestern Amazonia. *Global Change Biology*, v. 10, n. 5, p. 833-843.
- Scott, D.A., Proctor, J., Thompson, J. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brasil. II litter and nutrient cycling. *Jornal os Ecology*, new Tork, n.80 p.705-715.
- Schlesinger, W. H. 1997. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Sistematic*. v. 8. P.51-81.
- Schwendenmann, L.; Veldkamp, E.; Brenes, T.; O'brien, J. J.; Mackensen, J. 2003. Spatial and temporal variation in soil CO<sub>2</sub> efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry*, Dordrecht, v. 64, n. 1, p. 111-128.
- Sombroek, W., 2001. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall: consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio*, 30, 388–396
- Songwe, N.C., Fasehun, F. E., Okali, D.U.V. 1988. Litterfall and productivity in a tropical rain forst, Southern Bakindu Forest Rserve, Cameron. *Jornal of Tropical Ecology*, Aberdeen, n.4 p.25-37.
- Subke J. A., Hahn V., Battipaglia G. et. al., (2004) Feedback interactions between needle litter decomposition and rhizosphere activity. *Oecologia*, 139, 551–559.
- Trumbore, S. 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 12:141–153.

- Trumbore S. E., 2000. Constraints on below-ground carbon cycling from radiocarbon: the age of soil organic matter and respired CO<sub>2</sub>, *Ecological Applications*, V10(N2):399-411.
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187: 159–219.
- Veen B.W., Energy costs of ion transport, in: D.W. Rains, R.C. Valentine, A. Hollaender (Eds.), 1980. *Genetic Engineering of Osmoregulation. Impact on Plant Productivity for Food, Chemicals and Energy*, Plenum Press, New York, pp. 187–195.
- Vogt, K. A.; Vogt, D. J.; Bloomfield, J. 1998. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forest at in ecosystem level. *Plant and Soil, Netherlands*, v. 200, n. 1, p. 71-89.
- Waldrop M. P., Firestone M. K., 2004 b. Microbial community utilization of recalcitrant and simple carbon compounds: impact of oak-woodland plant communities. *Oecologia*, 138, 275–284.
- Wang Y, Amundson R, Niu X. F., 2000 Seasonal and altitudinal variation in decomposition of soil organicmatter inferred from radiocarbon measurements of soil CO<sub>2</sub> flux. *Global Biogeochemical Cycles*, 14, 199–211.

---

## Apêndice

---

Tabela A1 – Parâmetros químicos do solo para as três áreas do ‘Experimento savanização’.

	Parcela	Tratamento	Areia (%)	Silte (%)	Argila (%)	Ph H <sub>2</sub> O	Ph KCl	MO (g/kg)	P (mg/kg)	K (mmolc/kg)	Ca (mmolc/kg)	Mg (mmolc/kg)
Média	A	Controle	60	5,7	34,3	4,5	3,38	53,2	7	0,94	1,4	1,2
Média	C	Fogo anual	65,8	4,4	29,8	4,42	3,6	39,8	6,8	0,64	2,6	1,4
Média	B	Fogo tri-anual	69,25	3	27,75	4,38	3,6	38,6	7,6	0,74	2,6	2,6

Al (mmolc/kg)	H+Al (mmolc/kg)	SB (mmolc/kg)	T (mmolc/kg)	V(%)	M(%)	15N	N%	13C	C%	C/N
17,4	87,2	3,54	90,74	4	83	5,56	0,16	-28,38	2,44	15,05
15,6	67	4,64	71,64	6,4	77,6	5,28	0,13	-28,46	2,07	15,63
15,4	75,2	5,94	81,14	7,2	72,20	4,53	0,15	-28,51	2,33	15,83

Fonte: Figueira, Adelaine Michela e Silva.

## Revisão Bibliográfica A2.

### *Translocação de C nas plantas*

Cerca de 40-50 % da massa seca das plantas é constituída de carbono, o qual é fixado via fotossíntese (Lambers et al. 2008). Por isso, esse processo de fixação do C é o tema central de muitos estudos que buscam entender o princípio da variação no crescimento das plantas (Poorter et al. 1990). Tendo em vista que a energia solar é assimilada e o CO<sub>2</sub> da atmosfera é convertido em carbono orgânico para construção de novas estruturas, a fotossíntese realizada pelas plantas constitui um importante sumidouro terrestre para esse gás. O ciclo de redução do carbono na planta resulta na produção de carboidratos, que possuem diversas atribuições nos vegetais como, por exemplo, o armazenamento e translocação de carbono e a proteção contra vários tipos de condições ambientais adversas (Keller & Pharr, 1996). Os vegetais apresentam diferentes tipos de carboidratos de reserva, solúveis e insolúveis. A estrutura química e a concentração desses compostos variam entre espécies, órgãos, tecidos e células, bem como ao longo do dia, e nas diferentes estações anuais (Lewis 1984).

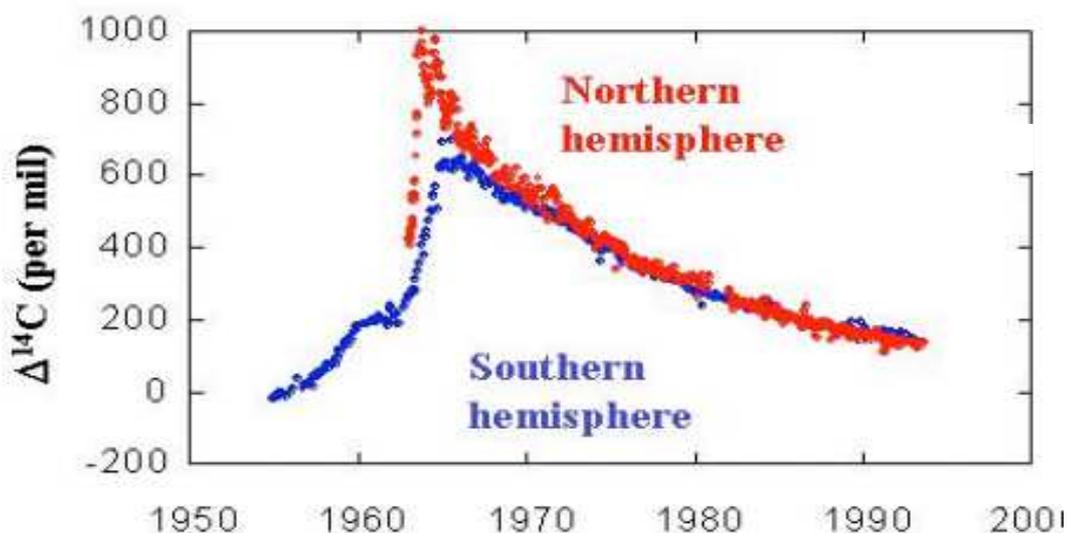
Uma grande percentagem do C fixado durante a fotossíntese é alocado para a construção de novas raízes (Vogt et al. 1996). No entanto, a respiração das raízes é, em parte, alimentada por C não estrutural, que varia em magnitude dentro da planta em função de condições ambientais (Hansen, & Beck, (1994), Mooney 1972; Chapin, Schulze e Mooney 1990. A quantidade de C liberado pela respiração do solo é o resultado da respiração autotrófica (rizosfera), heterotrófica (matéria orgânica em decomposição) (Trumbore 2006).

Através da fotossíntese, as plantas absorvem o carbono-14 (<sup>14</sup>C) presente na atmosfera (CO<sub>2</sub>), convertendo-o em compostos orgânicos, incorporando assim a tecidos vivos. À medida que a planta cresce, mais aumenta a quantidade de <sup>14</sup>C por ela incorporada. Contudo, uma vez que a planta tenha morrido, não ocorrerá mais a incorporação de <sup>14</sup>C aos seus tecidos. Porém, parte do <sup>14</sup>C não é utilizada para o crescimento da planta, mas é armazenado na forma não estrutural como carboidrato, o qual, por muitas vezes, é utilizado pela planta como carbono de reserva durante episódios de secas e fogo.

Até pouco tempo atrás era muito difícil quantificar a idade do C, mas hoje os cientistas conseguem medir a presença do <sup>14</sup>C porque essa substância tem uma característica

essencial para tal função. Ela diminui ao longo do tempo, pois durante toda a vida, esses vegetais absorveram o  $^{14}\text{C}$  presente no  $\text{CO}_2$  na atmosfera. Depois da morte da planta, a quantidade de  $^{14}\text{C}$  cai pela metade a cada 5 730 anos. Então, com base no comportamento do  $^{14}\text{C}$ , é feito um cálculo e, por meio de comparação entre o  $^{14}\text{C}$  encontrado em um determinado material e o  $^{14}\text{C}$  atmosférico, é possível obter a idade aproximada da amostra.

Durante a década de 60, houve a liberação de uma grande quantidade de radiocarbono no  $\text{CO}_2$  atmosférico em decorrência da guerra fria, tanto que a quantidade ficou quase dobrada (Figura A1) e, em seguida esse  $^{14}\text{C}$  presente no  $\text{CO}_2$  atmosférico foi sendo absorvido pelos reservatórios de C tanto no mar quanto na terra. (Trumbore, 2006). Hoje existem produtos fotossintéticos que apresentam traços elevados de  $^{14}\text{CO}_2$  contemporâneo (Trumbore, 2006) e tendo em vista que a respiração autotrófica apresenta produtos fotossintéticos com C recente, os traços de radiocarbono do  $\text{CO}_2$  respirado nos fornecem uma maneira de separar quantitativamente o C recente do mais antigo (Gaudinski et al, 2000; Wang et al., 2000, citados por Trumbore, 2006).



Fonte: Notas sobre Radiocarbono – Trumbore

Figura A1. Gráfico mostrando a curva de aumento e decaimento de radiocarbono na atmosfera durante os testes com bombas nucleares durante a década de 60 e Guerra Fria.

### *Produção de serapilheira*

Uma das principais via de transferência de carbono da vegetação para o solo da floresta é através da serapilheira (Xu, 2002). A produção da serapilheira é importantíssima, pois atua na superfície do solo como a principal entrada de nutriente e material orgânico que vem da vegetação e, a sua decomposição, é o principal processo de ciclagem de nutrientes nos ecossistemas florestais (Montignini; Jordan, (2002), que permanece no solo até ser fragmentada e decomposta pelos vários processos biogeoquímicos que ocorrem nessa importante fração do solo (Anderson, 1992). O acúmulo de material orgânico presente no solo é importante para a manutenção do estoque de C, e constitui cerca de duas a três vezes a quantidade de C armazenado na atmosfera (Grace, 2001; Post et al, 1992; Rozenzweig; Hillel, 2000).

Alguns danos como, por exemplo, as queimadas, além de ocasionar mudanças nas taxas de crescimento, sucesso reprodutivo (Hoffmann, 1999) e no estabelecimento de plântulas (Franco et al. 1990), reduzem a biomassa vegetal e a serapilheira, alterando assim, os fluxos de energia, água e nutrientes no solo (Medina & Silva, 1996) e, conseqüentemente, as taxas de respiração desse solo para a atmosfera.

### *Efluxo de CO<sub>2</sub> no solo.*

A superfície do nosso planeta é um grande reservatório de C com aproximadamente  $8.06 \times 10^{22}$  Pg de C presente nas rochas sedimentares e compostos orgânicos. Os continentes terrestres possuem, aproximadamente, 40.000 Pg de C, e é o maior reservatório do planeta. Em seguida vem à atmosfera com 750 Pg de C e depois vegetais com mais ou menos 560 Pg de C estocados.(Grace, 2001; Schlesinger et al.1997).

O solo recebe toda a matéria orgânica produzida pelas plantas. Essa matéria é convertida em CO<sub>2</sub> em taxas que variam de acordo os fatores climáticos, gradientes de temperatura e umidade, concentrações de dióxido de carbono no sistema solo-atmosfera, flutuações de pressão do ambiente e por fim propriedades físicas do solo (Raich, 1985). A respiração do solo, além de estar associada com as condições de temperatura e umidade, é dependente da variabilidade temporal e espacial dessas variáveis. Fang & Moncrieff (2001) observaram que em períodos de altas temperaturas a respiração fica mais sensível e a atividade microbiana se reduz. Portanto, quando há um aumento na temperatura e uma

diminuição na umidade, a atividade microbiana que depende da temperatura do solo é reduzida. Porém, nos solos desprovidos de vegetação, a emissão de CO<sub>2</sub> não vem das raízes, mas está relacionada com as atividades microbianas juntamente com os processos de emissão e transporte desse gás do interior do solo até a superfície, segundo equação de difusão de Ribeiro, (2005).

Portanto, entender o efluxo de CO<sub>2</sub> do solo, é de fundamental importância para o entendimento das trocas do efluxo entre solo-planta-atmosfera (Meier et al. 1996; Davidson; Trumbore; Amundson, 2000; Chamber et al. 2004), pois no final, o saldo entre a fotossíntese e a respiração total da planta é a assimilação líquida do carbono pelo vegetal.

#### *A contribuição das raízes no efluxo de CO<sub>2</sub> do solo.*

A mortalidade, crescimento e senescência das raízes são processos dinâmicos e são muito sensíveis às alterações ambientais (Gill & Jackson, 2000; Majdi & Ohrvik, 2004). E, essas raízes são a principal fonte de C para os micro-organismos que constituem a rizosfera. Esses organismos são responsáveis pela transformação desse C em energia para que possam se desenvolver e, quando na ausência desses organismos no solo todas as reações bioquímicas poderão ser paralisadas e, afetam assim a produção de CO<sub>2</sub> do solo para a atmosfera. Durante a produção e a decomposição dessas raízes há um importante efluxo de C no ecossistema e, isso pode influenciar o estoque total e o tempo que esse C permanece ou é reciclado nos solos (Silver et al. 2005). Nepstad et al. (1994), observando a importância e distribuição de raízes no ciclo do C e, através de estimativas do estoque, observaram a perda de carbono e que essa perda coincide com a pequena massa de raízes finas e aparente redução na entrada de C na superfície do solo em pastagens degradadas.

#### *Respiração do solo em florestas tropicais.*

As florestas tropicais são os ecossistemas de maior diversidade e produtividade em nosso planeta. A Floresta Amazônica se destaca entre elas porque cobre uma vasta área que chega a 60% das florestas tropicais que existem no globo (Dixon et al. 1994) e, é a mais importante para o equilíbrio do carbono global, pois armazena uma gigantesca quantidade de C em sua biomassa vegetal e no solo do que existe hoje na atmosfera. Os solos dessas florestas atuam como um sorvedouro de vários gases de efeito estufa, pois têm participação fundamental na dinâmica de processos químicos e físicos da atmosfera e, dentre os gases

absorvidos o CO<sub>2</sub> é o principal (Keller; Kaplan; Wofsy, 1986) e tem uma atuação muito significativa no balanço global do C e, segundo Malhi, Baldocchi; Jarvis (1990) 2/3 desse C que foi drenado para essas florestas tropicais maduras podem estar sendo acumulados em forma de matéria orgânica, ou seja, como humo, no entanto, Talles et al. (2003) mostram que o C nos solos dessas florestas está praticamente em equilíbrio, mas como se apresentam como em um mosaico, esses estoques são muito variáveis e pouco se sabe sobre a sua dinâmica e o tempo que ele permanece nesses solos. E, Lewis et al. (2011) sugerem que as emissões de CO<sub>2</sub> advindas do solo é uma das principais causas da alta incerteza no balanço de carbono em florestas tropicais.