



**FLORESTA ATLÂNTICA
DE TABULEIRO:**
DIVERSIDADE E
ENDEMISMOS NA
RESERVA NATURAL VALE

Editores: Samir G. Rolim • Luis F. T. de Menezes • Ana C. Srbek-Araujo

Foto capa
FLÁVIO LOBOS MARTINS

Design e diagramação
FLÁVIA GUIMARÃES



Revisão de textos
RUBEM DORNAS

Fotos
FLÁVIO GONTIJO
(TODAS AS FOTOS COM EXCEÇÃO DAQUELAS DOS CAPÍTULOS)

Mapas (FIG. 1 CAP. 11 E FIG. 1 CAP. 06)
JOÃO PORTEIRINHA

Impressão
RONA EDITORA

Tiragem
1.000 EXEMPLARES

Direitos
Livro de divulgação científica para distribuição gratuita.
Cópias digitais estão disponíveis on-line.

Rolim, Samir Gonçalves; Menezes, Luis Fernando Tavares de; Srbek-Araujo, Ana Carolina (Editores).

Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale. Belo Horizonte. 2016
496p.: Il. color. 28 cm.

Inclui bibliografia
ISBN: 978-85-62805-63-9

1. Biodiversidade. 2. Endemismos. 3. Floresta Atlântica de Tabuleiro. 4. Reserva Natural Vale. 5. Ecologia. 6. Conservação. I. Título.

7 FORMAS DE HÚMUS COMO INDICADOR FUNCIONAL DE ECOSISTEMAS EMERGENTES NA FLORESTA DE TABULEIRO

Irene Garay, Ricardo Finotti, Andreia Kindel, Marcos Louzada, Maria Cecília Rizzini & Daniel Vidal Pérez

INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, estimativas revelam que somente menos da metade dos remanescentes florestais com dossel fechado permaneceram sem interferência humana e que 60% do total das florestas tropicais são florestas secundárias ou degradadas (UNEP, 2001; Itto, 2002; Asner *et al.*, 2005). Em tal perspectiva, o maior desafio é de considerar não somente o efeito do desmatamento extensivo da floresta primária ou o status de conservação da biodiversidade na escala local (p. ex., Achard *et al.*, 2002; Garay, 2001; Saatchi *et al.*, 2001), mas igualmente as consequências de impactos antrópicos, tais como o extrativismo seletivo e a abertura de clareiras para cultivos, sobre a biodiversidade e o funcionamento dos mosaicos florestais do trópico (Phillips, 1997; Peres *et al.*, 2010).

Porém, a enorme biodiversidade das florestas tropicais impede precisar de que maneira as atividades humanas presentes e passadas afetam o conjunto das populações biológicas e modulam, eventualmente, os novos ecossistemas que emergem (Gentry, 1992; Milton, 2003; Hobbs *et*

al., 2006). Assim, tornam-se necessárias pesquisas de indicadores biológicos e, mais ainda, ancorar essas pesquisas numa abordagem tal que possibilite avaliar o funcionamento dos ecossistemas em relação às mudanças na estrutura taxonômica da vegetação resultantes de impactos antrópicos (Dale & Beyeler, 2001; Garay, 2001).

Se durante séculos o bioma Mata Atlântica foi submetido a intenso desmatamento e extrativismo (Dean, 1997; Myers *et al.*, 2000; SOS Mata Atlântica, 2014), o movimento inverso inicia-se, sobretudo, na segunda metade do século XX, prolongando-se até o presente. Nesse processo, a Reserva Natural Vale representa um esforço pioneiro de conservação, englobando inclusive remanescentes florestais em diferentes estados de preservação, por exemplo, aqueles com interferência com extrativismo seletivo. No total, o mosaico florestal da Reserva Natural Vale e a contígua Reserva Biológica de Sooretama, constituem um núcleo endêmico de Floresta Atlântica de Tabuleiros e ecossistemas associados com cerca de 45.000 ha, sendo a maior área protegida entre o norte do Rio de Janeiro e o sul da Bahia (Thomas *et al.*, 1998; MMA, 2002; Jesus & Rolim, 2005; Pellens *et al.*, 2010).

Com foco na conservação e uso sustentável das espécies nativas e na recuperação dos serviços ambientais da floresta, existe urgência em implementar ações de restauração em cumprimento à legislação brasileira (Garay, 2006; Brasil, 2012). Assim, os efeitos das intervenções antrópicas sobre a sustentabilidade e integridade do mosaico florestal como um todo devem ser avaliados a fim de subsidiar e monitorar ações de manejo e restauração (Kindel *et al.*, 1999; Garay & Kindel, 2001; Villela *et al.*, 2006; ITTO, 2012; van Andel & Aronson, 2012).

Formas de húmus e funcionamento de florestas

O conjunto das camadas orgânicas de superfície e os horizontes orgânico-minerais de topo do solo constituem as formas de húmus florestais consideradas estáveis em ecossistemas não perturbados pelo homem (Duchaufour & Toutain, 1985). A estrutura dos húmus reflete um conjunto de processos complexos do qual participam inúmeras espécies animais e de microorganismos que conduzem à decomposição da matéria orgânica e à reciclagem de nutrientes. Determinadas inicialmente pela qualidade e quantidade dos aportes orgânicos, sobretudo de origem vegetal, e pela natureza da rocha matriz, as formas de húmus sintetizam o conjunto destes processos e são, portanto, um indicador do funcionamento dos ecossistemas florestais (Garay & Kindel, 2001; Ponge, 2013; Cesário *et al.*, 2015).

Em florestas temperadas e boreais, as formas de húmus foram e são amplamente estudadas e classificadas, visando compreender a dinâmica florestal e subsidiar o manejo, destinado, em geral, à produção de madeira (Babel, 1971; 1975; Delecour, 1980; Garay, 1980; Klinka *et al.*, 1990; Green *et al.*, 1993; Berthelin *et al.*, 1994; Emmer & Sevink, 1994; Brethes *et al.*, 1995; Fons & Klinka, 1998; Fons *et al.*, 1998; Fischer *et al.*, 2002; Ponge *et al.*, 2002; Jabiol *et al.*, 2004; Feller *et al.*, 2005; Ponge & Chevalier, 2006; Zanella *et al.*, 2009, entre outros).

Pesquisas em florestas tropicais de terras baixas evidenciam que as formas de húmus predominantes e suas características morfológicas, que revelam padrões de

decomposição associados às interações vegetação-solo, acompanham a grande diversidade de situações próprias a esses ecossistemas e sua dinâmica (Garay *et al.*, 1995; Lips & Duivenvoorden, 1996; Kindel & Garay, 2002; Loranger *et al.*, 2003; Baillie *et al.*, 2006; Kounda-Kiki *et al.*, 2006; Descheemaeker *et al.*, 2009). A hipótese segundo a qual em florestas tropicais as altas temperaturas médias e umidade determinam uma rápida velocidade de decomposição e, portanto, uma única forma de húmus tipo mull, deve ser definitivamente descartada.

Avaliação dos ecossistemas emergentes no mosaico florestal com status de conservação por meio das formas de húmus

Sob a hipótese de que as formas de húmus florestais constituem um indicador global do funcionamento do ecossistema, isto é, das inter-relações entre a vegetação e o solo (Garay & Kindel, 2001), o presente trabalho apresenta um estudo comparativo entre diferentes fácies do mosaico florestal da Floresta Atlântica de Tabuleiros da Reserva Natural Vale.

Com base na escolha de quatro sistemas preservados de qualquer atividade antrópica desde os anos 60, quando da criação da Reserva, verificou-se a consequência das modificações da cobertura arbórea originadas pelas atividades humanas sobre o subsistema de decomposição. Dois dentre eles correspondem à floresta primária sem histórico de perturbação recente - Mata Alta e Mata Ciliar - que se contrapõem a uma mancha florestal, objeto de intenso extrativismo seletivo nos anos 50, e a uma parcela florestal de regeneração natural, adquirida pela Vale após corte, queima e plantio temporário de café, igualmente na década de 50.

Em uma primeira parte, a estrutura da vegetação é caracterizada do ponto de vista funcional, tanto em relação às características sucessionais quanto ao grau de esclerofilia das espécies arbóreas dominantes que determinam, em parte, a qualidade dos aportes foliares ao subsistema de decomposição. Em seguida, são apresentadas estimativas dos estoques de matéria orgânica nas camadas húmicas, da qualidade dos

restos foliares e das variáveis físico-químicas dos horizontes pedológicos (Berthelin *et al.*, 1994; Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2002). Ao final, o conjunto das variáveis analisadas permite estimar: 1) as velocidades de decomposição dos aportes orgânicos, 2) os estoques de nutrientes e 3) as formas de húmus tanto nas florestas primárias como secundárias. Trata-se assim de sintetizar e ampliar um conjunto de resultados de pesquisa que dizem respeito à relação vegetação-solo.

Confrontando a hipótese nula de que nas florestas secundárias estudadas após 50 anos, tanto a estrutura da vegetação quanto a forma de húmus são similares à da floresta primária original, a Mata Alta, mostraremos que as florestas secundárias apresentam diferenças, não somente com as florestas primárias, mas também entre elas. Essas diferenças, que expressam no tempo o histórico da perturbação antrópica, levantam a questão da manutenção desses ecossistemas e da sua contribuição para a conservação da biodiversidade.

MATERIAIS E MÉTODOS

De maneira geral, os dados que são apresentados e sintetizados no presente capítulo foram, em parte, publicados. Porém, a base de dados original do laboratório de Gestão da Biodiversidade foi completamente revista e, no que diz respeito à comunidade arbórea, em decorrência das mudanças taxonômicas, houve atualização.

Clima

O clima da Reserva corresponde, segundo a classificação de Köppen (1948), ao tipo Aw com marcada sazonalidade, que resulta da estação chuvosa em verão e seca no inverno. Entre maio e agosto, as precipitações não excedem 13% do total anual e aumentam entre outubro e março. Porém, é nos meses de verão que se registram os maiores valores, evidenciando uma alta variabilidade entre as estações. (Figura 1). Ciclos de verões secos se alternam de forma recorrente com anos de precipitações estivais bem superiores aos valores médios.

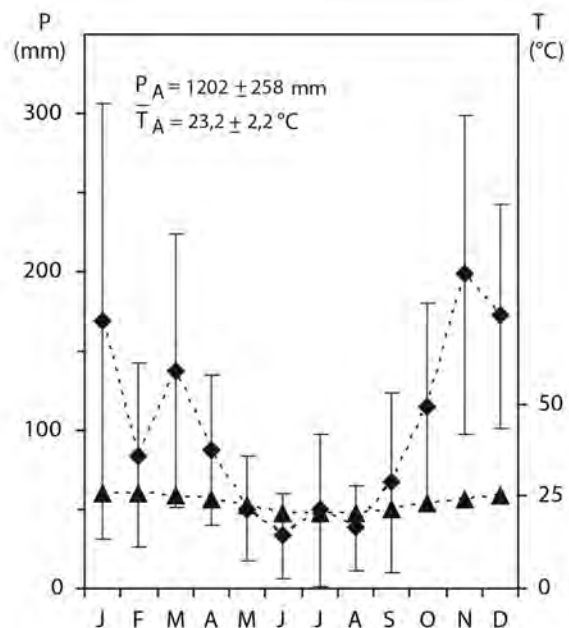


Figura 1: Diagrama ombrotérmico da Floresta de Tabuleiros, Linhares/ES. Período 1975-2000. $P_A = 1202 \pm 258$ mm. $T_A = 23,2 \pm 2,2$ °C. ▲: média mensal de temperatura; ◆: média mensal de precipitação, com \pm desvio padrão; $n=25$ anos. Dados cedidos pela Reserva Natural Vale (Linhares/ES – Brasil).

Vegetação

Peixoto & Gentry (1990) classificam a cobertura vegetal da RNV como pertencente à Floresta Ombrófila Semidecídua e acrescentam que possui características fisionômicas e florísticas distintas da Floresta Atlântica em sua forma mais típica. De fato, em razão de uma estação seca relativamente marcada, a floresta apresenta características semidecíduais.

A Figura 2 mostra a distribuição dos trechos de florestas primárias e secundárias na RNV. A aplicação do índice normalizado de diferenciação da vegetação (NDVI) permite estimar que dos 232,45 km² da área total, 127,28 km² correspondem à Floresta Densa de Cobertura Uniforme ou Mata Alta, representando 54,8% da superfície. As florestas secundárias, independentemente do tipo de interferência sofrido, ocupam uma área importante da RNV, totalizando 83,29 km², o que equivale a 35,8% (Vicens *et al.*, 1998).

As áreas de floresta secundária localizam-se nos extremos da Reserva, talvez associadas às áreas de aquisição menos antiga pela companhia Vale, e ao

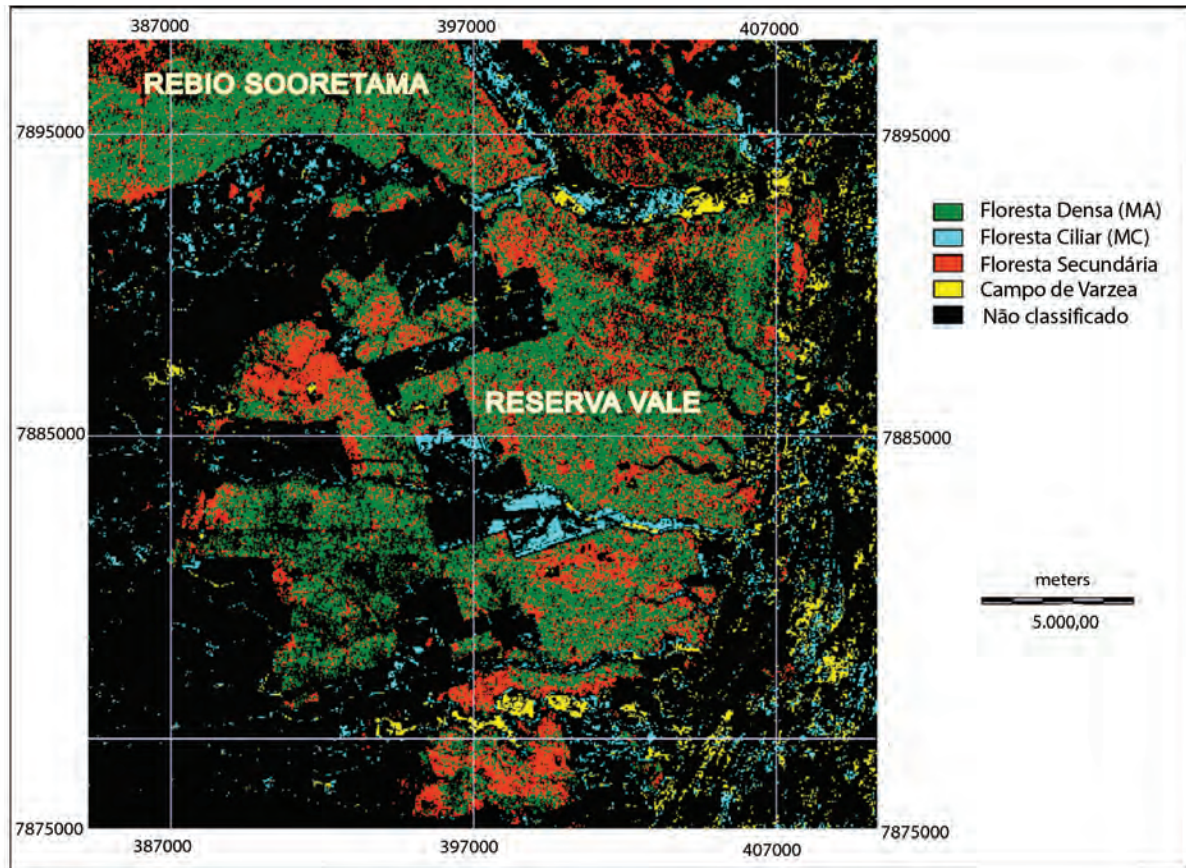


Figura 2: Cobertura vegetal da Reserva Natural Vale com base na Classificação Supervisionada por Distâncias Mínimas. Segundo Vicens *et al.* (1998), modificado.

longo das estradas abertas na Floresta Alta, onde as espécies próprias de fisionomias secundárias ocupam as margens (Vicens *et al.*, 1998). Das restantes formações, 4,81 km² pertencem à Mata Ciliar, ou seja, 2,1% da área total da Reserva. A Mata Ciliar corresponde às formações ripárias que percorrem a Reserva ao longo dos córregos, com significativo valor para a conservação das Áreas de Preservação Permanente (Vicens *et al.*, 1998).

No interior da Reserva, foram escolhidas quatro áreas: duas de floresta primária, Mata Alta (MA) e Mata Ciliar (MC) e duas de floresta secundária (SE e SQ). O sítio MA escolhido se encontra a 23 km da linha da costa e em 19°08'32" S e 39°55'21" W. A Mata Ciliar (MC) está situada em 19°11'54" S e 39°57'24" W e a 28 km da costa. Ambos os sítios, considerados *a priori* de floresta primária, não apresentam histórico conhecido de extração ou corte e queima (Jesus, 1987). O terceiro sítio, uma floresta secundária (SE), está localizado em 19°08'15" S e 40°05'04" W e possui um histórico de intenso extrativismo seletivo das maiores

árvores, nos anos 50, quando a parcela pertencia ao Ministério de Minas e Energia. A segunda área de floresta secundária (SQ), situada em 19°08'23" S e 39°56'02" W, foi formada após corte e queima seguidos de plantio temporário de café, também no início da década de 50. Em ambas as florestas secundárias não houve nenhuma intervenção nem manejo após a integração à RNV (Jesus, 1987).

Solos

Os solos que correspondem aos sítios de estudo são do tipo Ultisol, denominados, segundo a classificação brasileira, de Argissolo Vermelho-amarelo Distrófico (Tabela 1) (Garay *et al.*, 1995; Santos *et al.*, 2004; Embrapa, 2006). O horizonte A possui textura arenosa, porém, a quantidade de argila aumenta com a profundidade, alcançando mais de 50% na base do horizonte B, de estrutura homogênea; a camada laterítica se localiza, em geral, a 3 metros da superfície (Garay *et al.*, 1995; Santos *et al.*, 2004).

Nos quatro sítios de estudo, os solos são

Tabela 1: Características físicas e químicas dos solos da Floresta Atlântica de Tabuleiros – Mata Alta e Mata Ciliar – da Reserva Natural Vale – Linhares/ES. Segundo Santos *et al.* (2004). C: carbono orgânico; N: nitrogênio; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; V: saturação em bases.

PROF.	areia cm	silte %	argila %	C %	N g kg ⁻¹	C/N g kg ⁻¹	pH	SB (H ₂ O)	CTC cmolc kg ⁻¹	V %	P mg kg ⁻¹	
PERFIL A – MATA ALTA												
A1	0-11	91	4	5	0,90	0,07	12,9	5,3	2,6	4,2	62	2
A2	11-41	79	5	16	0,60	0,07	8,6	5,2	1,5	3,6	42	2
AB	41-60	68	6	26	0,36	0,06	–	4,7	0,9	3,5	–	1
Bt1	60-100	50	5	45	0,26	0,06	–	4,6	0,6	3,4	–	1
Bt2	100-150	42	5	53	0,23	0,06	–	4,6	0,3	3,7	–	1
Bt3	150-190+	46	1	53	0,24	0,05	–	4,6	0,3	3,5	–	1
PERFIL A – MATA CILIAR												
A1	0-10	74	9	17	1,99	0,17	12	4,0	1,0	7,2	14	2
A2	10-20	65	8	27	1,00	0,14	7	4,3	0,4	4,0	10	1
AB	20-40	59	8	33	0,65	0,13	–	4,4	0,4	3,1	–	1
Bt1	40-60	54	13	33	0,44	0,08	–	4,4	0,3	2,2	–	1
Bt2	60-100	43	7	50	0,37	0,08	–	4,5	0,1	2,0	–	1

similares com uma distribuição do tamanho das partículas no horizonte A, dominada pela fração areia (67% a 80% entre 0 – 12 cm de profundidade). Os horizontes hemiórgânicos Ai e A apresentam uma fração agregada, com maiores teores de argila que representa, todavia, somente entre 14% a 33% do peso total (Tabela 2). Esses agregados, anteriormente descritos, parecem resultar da ação de térmitas húmívoras (Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2002).

A forma de húmus da Floresta de Tabuleiros foi classificada como mull mesotrófico tropical

(Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2002). Ele apresenta uma camada de interface, camada Ai, entre as camadas orgânicas de folhiço e o primeiro horizonte pedológico A, na qual se acumulam a matéria orgânica, o nitrogênio e as bases de troca. A camada Ai constitui um horizonte hemiórgânico com profundidade que varia entre 1 e 3 cm, marcando uma continuidade entre os restos foliares e o horizonte A o que indica um funcionamento superficial do subsistema de decomposição. A segunda característica é a presença dos mesoagregados imersos numa matriz particulada.

Tabela 2: Características granulométricas e estrutura do primeiro horizonte orgânico mineral A em florestas primárias e secundárias da Floresta Atlântica de Tabuleiros na Reserva Natural Vale – Linhares/ES. Média ± erro padrão (n=10 para fração fina; n=3 para fração agregada). Teste t; *: $\alpha \leq 0,05$; **: $\alpha \leq 0,01$; ***: $\alpha \leq 0,001$. MA: Mata Alta; MC: Mata Ciliar; SE: floresta secundária após extrativismo seletivo; SQ: floresta secundária após corte e queima. % agregados: corresponde aos valores médios inverno-verão.

	% areia grossa	% areia fina	% silte	% argila	% agregados
Fração Fina (particulada)					
MA	79,8 (1,0)	8,7 (0,6)	4,4 (0,4)	7,2 (0,4)	–
MC	67,0 (1,4)***	17,6 (0,8)***	5,2 (0,4)	10,2 (0,5)***	–
SE	69,4 (1,5)***	11,2 (0,8)*	6,9 (0,9)*	12,5 (0,6)***	–
SQ	73,7 (2,9)*	9,9 (1,1)	2,4 (0,6)***	14,0 (1,8)***	–
Fração Agregada (mesoagregados)					
MA	59,5 (1,5)	15,4 (0,5)	6,1 (0,6)	19,0 (0,7)	14,0 (3,9)
MC	37,0 (1,1)***	25,9 (0,5)***	12,3 (0,5)***	24,9 (0,8)***	30,9 (2,2)
SE	44,7 (1,1)***	18,4 (0,5)***	9,6 (0,5)***	27,3 (0,9)***	29,7 (3,6)
SQ	44,0 (1,2)**	18,3 (0,8)**	8,3 (0,4)*	29,3 (0,8)**	32,8

Amostragem e tratamento das amostras

Caracterização do estrato arbóreo

Para o estudo das interações vegetação-solo foram delimitadas parcelas permanentes de 25 m x 50 m, contíguas e distantes entre si em 50 m, a razão de três em cada sistema de estudo: i.e., MA, MC, SE e SQ. Assim, a área total delimitada em cada sistema foi de 0,375 ha, totalizando 1,125 ha para o conjunto das fitofisionomias. Nestas parcelas foram estudados dois componentes dos ecossistemas: a cobertura arbórea e as formas de húmus, além dos aportes orgânicos ao solo e, notadamente, a queda de folhas e galhos finos.

No interior de cada parcela, foram medidas e identificadas as árvores adultas com circunferência ≥ 20 cm, ou seja, com DAP $\geq 6,3$ cm. A partir do conhecimento da estrutura e composição da vegetação foi possível precisar as características gerais do estrato arbóreo nos sistemas de estudo assim como estimar a densidade e dominância das principais famílias. Os dados já publicados (Rizzini *et al.*, 1997; Rizzini, 2000; Garay & Rizzini, 2004) foram completamente revistos e reorganizados em função das mudanças taxonômicas. Utilizando-se os dados de abundância das 10 principais famílias botânicas, realizou-se uma Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) para a verificação da diferenciação taxonômica geral destes sistemas; a densidade e a área basal também foram calculadas e comparadas entre os sistemas.

As 30 espécies de maior valor de cobertura (VC) de cada sistema foram classificadas segundo os estágios sucessionais em pioneiras (PI), secundárias iniciais (SI), secundárias tardias (ST) e clímax (CL), a fim de comparar a densidade, área basal e o valor de cobertura destes grupos funcionais nos sistemas de estudo (Rolim *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 2002, ver Anexo). Os grupos funcionais, segundo o grau de esclerofilia das folhas vivas, foram estimados com dados do catálogo foliar publicados por Garay & Rizzini (2004). O índice de esclerofilia corresponde a $IE = 1/2$ peso seco da amostra / área da amostra (g/dm^2), calculado a partir de 30 unidades amostrais padronizadas e com 1 cm de diâmetro para cada espécie. As espécies foram reagrupadas em três grupos funcionais: o primeiro corresponde às

esclerófilas, com valores de IE iguais ou superiores a $0,52 g/dm^2$; o segundo reagrupa as espécies não esclerófilas ou de folhas membranáceas, com valores de IE iguais ou inferiores a $0,33 g/dm^2$. Entre estes limites, um terceiro grupo corresponde a espécies denominadas intermediárias (Garay & Rizzini, 2004). O grau de esclerofilia das espécies dominantes em cada sistema foi confrontado com as características sucessionais das mesmas.

Os aportes de matéria orgânica ao solo: as frações foliares e de galhos finos

Para quantificação dos aportes orgânicos, foram instalados no interior das parcelas permanentes 15 coletores de $1 m^2$ por sistema a razão de 5 em cada parcela, ou seja, 60 em total, construídos em tela metálica, com 1 m de lado e sobre-elevados em relação à superfície do solo (ver Blandin *et al.*, 1980). As coletas do material vegetal foram quinzenais. O material foi transportado ao laboratório para separar as distintas frações – folhas, galhos, frutos e flores, para então ser secado em estufa a $60^\circ C$, durante 48 horas, e pesado. A significativa quantidade de coletores colocados em geral a pelo menos 1,5 m das árvores de maior VC considera a heterogeneidade da queda que depende efetivamente das espécies dominantes (Burghouts *et al.*, 1998). Maiores detalhes sobre a dinâmica dos aportes orgânicos ao solo encontram-se em Louzada *et al.* (1997) e Louzada (2004). No presente capítulo são utilizadas somente as quantidades anuais totais, em particular de folhas e galhos finos que representam entre 98% e 94% do total da queda (Garay & Rizzini, 2004).

Amostragem das camadas húmicas

Para o estudo das formas de húmus, foram coletadas 16 e 12 amostras, em verão e inverno, respectivamente, em MA, MC, e SE, e 10 em SQ, o que corresponde a um total de 98 amostras. A amostragem foi realizada no interior das parcelas permanentes seguindo um transecto.

Cada amostra foi dividida no campo em quatro subamostras: 1) camada L de folhas mortas inteiras; 2) camada subjacente F, constituída, sobretudo, por fragmentos foliares; 3) camada Ai de material orgânico-mineral entremeado a raízes finas e 4) horizonte A. Um quadrado metálico de $25 \times 25 cm^2$

foi utilizado para coletar as camadas L, F e Ai. As amostras do horizonte A foram coletadas com ajuda de um cilindro metálico de 10 cm de diâmetro e 10 cm de profundidade. Esta amostragem quantitativa permite estimar a quantidade de matéria orgânica e de nutrientes por unidade de superfície, assim como a porcentagem de agregados em relação à terra fina (Malagón *et al.*, 1989; Garay *et al.*, 1995).

Tratamento e análise das amostras das camadas húmicas

No laboratório, as camadas L, F e Ai e o horizonte A foram tratados separadamente. Os restos foliares, galhos finos (≤ 2 cm) e raízes finas (≤ 3 mm de diâmetro) foram separados de cada camada ou horizonte utilizando uma peneira de malha de 2 mm assim como a separação manual. Após secagem a 60°C , cada fração foi pesada. Os agregados (2 a 10 mm) da camada Ai e do horizonte A foram separados da fração fina do solo. Os mesoagregados se encontram nos horizontes Ai e A nos quais, porém, predomina a denominada fração fina, com estrutura particular sem dúvida associada à textura arenosa (ver Tabela 2). Tanto a fração fina como os agregados foram secos ao ar.

Os restos foliares L e F foram moídos. Foram estimados os conteúdos de matéria orgânica por combustão a 450°C e o N total pelo método Kjeldahl em amostras compostas (três subamostras por camada, sítio e data). As análises da fração fina e dos agregados, com amostras compostas de 3 ou 4 subamostras, de Ai e do horizonte A foram realizadas segundo Embrapa (1997). O pH do solo foi medido numa suspensão solo/água 1:2,5, Al^{3+} , Ca^{2+} e Mg^{2+} trocáveis foram extraídos com KCl 1 mol L^{-1} . Ca^{2+} e Mg^{2+} foram determinados por espectrometria de absorção atômica e Al^{3+} por titulação ácido-base. Na^+ e K^+ trocáveis foram extraídos com o reagente Mehlich 1 e determinados por fotometria. A acidez potencial ($\text{H}^+ + \text{Al}^{3+}$) foi extraída com acetato de cálcio 0,5 mol L^{-1} e determinada por titulação ácido-base. O carbono orgânico (C) foi determinado por oxidação com dicromato e N total com o método Kjeldahl. Alguns resultados permitem calcular outros parâmetros como a soma das bases de troca (SB), isto é, a adição de Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ e K^+ ; a capacidade de troca catiônica (CTC), calculada como a adição de Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Al^{3+} , e H^+ ; e a saturação em bases (V%), que é a razão percentual

de SB sobre CTC. A textura do solo foi determinada pelo método densimétrico de Bouyoucos após agitar o solo vigorosamente com NaOH 1 mol L^{-1} como dispersante (Perez *et al.*, 2007).

Estimativa da velocidade de decomposição

O cálculo do coeficiente de decomposição \mathbf{K} = \mathbf{I}/\mathbf{X} representa uma estimativa do tempo de decomposição dos aportes de matéria orgânica ao solo (Olson, 1963; Anderson *et al.*, 1983), sendo:

\mathbf{I} Mg ha^{-1} ano^{-1} = aportes de necromassa aérea pela vegetação e

\mathbf{X} Mg ha^{-1} = acúmulo de restos foliares ou outros resíduos orgânicos nas camadas L+F, i.e., galhos, flores, frutos ou matéria orgânica amorfa, depositados sobre o primeiro horizonte orgânico-mineral do solo A, ou seja,

\mathbf{K} ano^{-1} = coeficiente de decomposição

O quociente inverso $\mathbf{1}/\mathbf{K}$ representa o tempo, em anos ou fração anual, necessário à total transformação do folhiço acumulado, seja por mineralização seja por transformação em matéria orgânica amorfa ou matéria orgânica coloidal integrada ao primeiro horizonte orgânico mineral A. O coeficiente de decomposição é, em geral, calculado separadamente para as distintas frações dos aportes orgânicos, como por exemplo, restos foliares, galhos ou frutos de composição orgânica diferenciada.

Análise estatística dos dados

Em geral, as comparações concernem as diferentes fitofisionomias com respeito à Mata Alta, considerada o sítio padrão. Para n suficientemente grande ($n=16$; $n=12$ ou $n=10$), os dados foram analisados pelo teste t, após transformação dos dados pela raiz quadrada a fim de centrar a variável e diminuir a variância ("normalização"). Amostras com n pequeno ($n=3$ ou $n=4$) foram analisadas por meio do teste U de Mann-Whitney não paramétrico. Quando o número de variáveis a ser considerada conjuntamente foi importante, optou-se pela ANOVA, após transformação dos dados pela raiz quadrada, com posterior discriminação das comparações dois a dois pelo teste Tukey HSD. Em todos os casos foi utilizado o programa STATISTICA 7.

RESULTADOS

O povoamento arbóreo nas florestas primárias e secundárias

Caracterização do estrato arbóreo

Considerando os quatro sistemas analisados, foram medidos e identificados cerca de 1.500 indivíduos, pertencentes a 51 famílias e 271 espécies.

Quando comparados os povoamentos dos quatro sistemas florestais, as maiores diferenças aparecem entre a Mata Alta e a floresta secundária após queima e corte, SQ: o número de espécies por amostra é inferior, assim como, as densidades e as áreas basais (Tabela 3).

A parcela submetida a extrativismo seletivo apresentou densidades similares às da Mata Alta, porém, com áreas basais menores, o que permite supor que se trata de indivíduos arbóreos de menor porte, ou seja, mais jovens (Tabela 3).

Se consideradas apenas as 30 espécies com o maior valor de VC de cada povoamento, o total é de 90 espécies (Anexo 1). Destas espécies, 68 ocorrem em apenas um povoamento, 16 ocorrem em dois, 4 ocorrem em três e apenas duas espécies ocorrem nos quatro sistemas, sendo elas *Rinorea bahiensis* (Moric.) Kuntze e *Joannesia princeps* Vell. Entretanto, o número de espécies comuns aos quatro sítios aumenta para 13 quando consideradas todas as espécies amostradas.

O coeficiente de similaridade de Jaccard também aponta esses resultados, indicando que a diferença na composição de espécies dominantes é o que caracteriza os sistemas e, quando confrontadas aquelas de maior VC, o valor é de apenas 0,10 e 0,13 para MC e SE e de somente 0,03 para SQ. O coeficiente aumenta significativamente quando se confrontam todas as espécies presentes em cada sítio. De fato, quase a metade das espécies dominantes em cada sítio, i.e., as 30 de maior VC, estão presentes nos outros sítios, porém, com valores de VC pouco significativos ou mínimos. A diversidade e a equitabilidade não apresentam marcadas diferenças entre os sítios de estudo (Tabela 4).

A análise de Correspondência Destendenciada (DCA) foi realizada considerando as dez famílias com maiores índices de valor de cobertura em cada sistema. Os 3 primeiros eixos da DCA explicam 43% do total da variação, sendo que a maior parte desta é explicada pelos eixos 1 e 2 (31% e 11%), respectivamente (Figura 3 e Figura 4).

O primeiro eixo separou os sistemas de estudo de acordo com as abundâncias, considerando o total de indivíduos das 10 principais famílias botânicas (SE=939, MA=899, MC=752 e SQ=824) e também aproximou as áreas de Mata Ciliar (MC) e de Capoeira após queima (SQ), por conta das altas densidades das famílias Moraceae e Areceaceae. O segundo eixo separou as florestas

Tabela 3: Características gerais da cobertura arbórea em florestas primárias e secundárias da Floresta Atlântica de Tabuleiros na Reserva Natural Vale – Linhares/ES. Média \pm erro padrão (n=3). Teste U; *: $\alpha \leq 0,05$; 0: $\alpha \geq 0,05$. MA: Mata Alta; MC: Mata Ciliar; SE: floresta secundária após extrativismo seletivo; SQ: floresta secundária após corte e queima. N: número de parcelas de 25 x 50 m².

Característica	FLORESTAS PRIMÁRIAS		FLORESTAS SECUNDÁRIAS		teste U
	Mata Alta	Mata Ciliar	após extrativismo	após corte e queima	
nº de famílias	25 \pm 2	26 \pm 1	24 \pm 3	27 \pm 1	0
total de famílias (N = 3)	33	35	34	36	-
nº de espécies	64 \pm 2	61 \pm 4	61 \pm 5	52 \pm 2	MA > SQ*
total de espécies (N = 3)	119	117	116	103	-
densidade (ind. / ha)	1.147 \pm 37	1.013 \pm 46	1.147 \pm 35	992 \pm 49	MA > SQ*
area basal (m ² / ha)	38,2 \pm 3,5	39,8 \pm 4,2	23,7 \pm 0,9	32,9 \pm 1,3	MA > SE*
volume (m ³ / ha)	820 \pm 110	940 \pm 120	370 \pm 70	560 \pm 30	MA > SE* MA > SQ*

Tabela 4: Diversidade de espécies e coeficientes de similaridade de Jaccard correspondentes aos sistemas de floresta primária e de floresta secundária da Floresta Atlântica de Tabuleiros na Reserva Natural Vale – Linhares/ES. Média \pm erro padrão (n=3). MA: Mata Alta; MC: Mata Ciliar; SE: floresta secundária após extrativismo seletivo; SQ: floresta secundária após corte e queima. 30 *versus* 30: coeficientes de Jaccard calculados sobre as 30 espécies de maior VC de cada sistema.

Característica	FLORESTAS PRIMÁRIAS		FLORESTAS SECUNDÁRIAS	
	Mata Alta	Mata Ciliar	após extrativismo	após corte e queima
diversidade H'	3,84 \pm 0,08	3,73 \pm 0,10	3,62 \pm 0,11	3,49 \pm 0,12
equitabilidade	0,92 \pm 0,01	0,90 \pm 0,02	0,88 \pm 0,01	0,88 \pm 0,02
	MA <i>versus</i> MC		MA <i>versus</i> SE	MA <i>versus</i> SQ
Coef. Jaccard	0,22		0,31	0,25
Coef. Jaccard (30 <i>versus</i> 30)	0,10		0,13	0,03

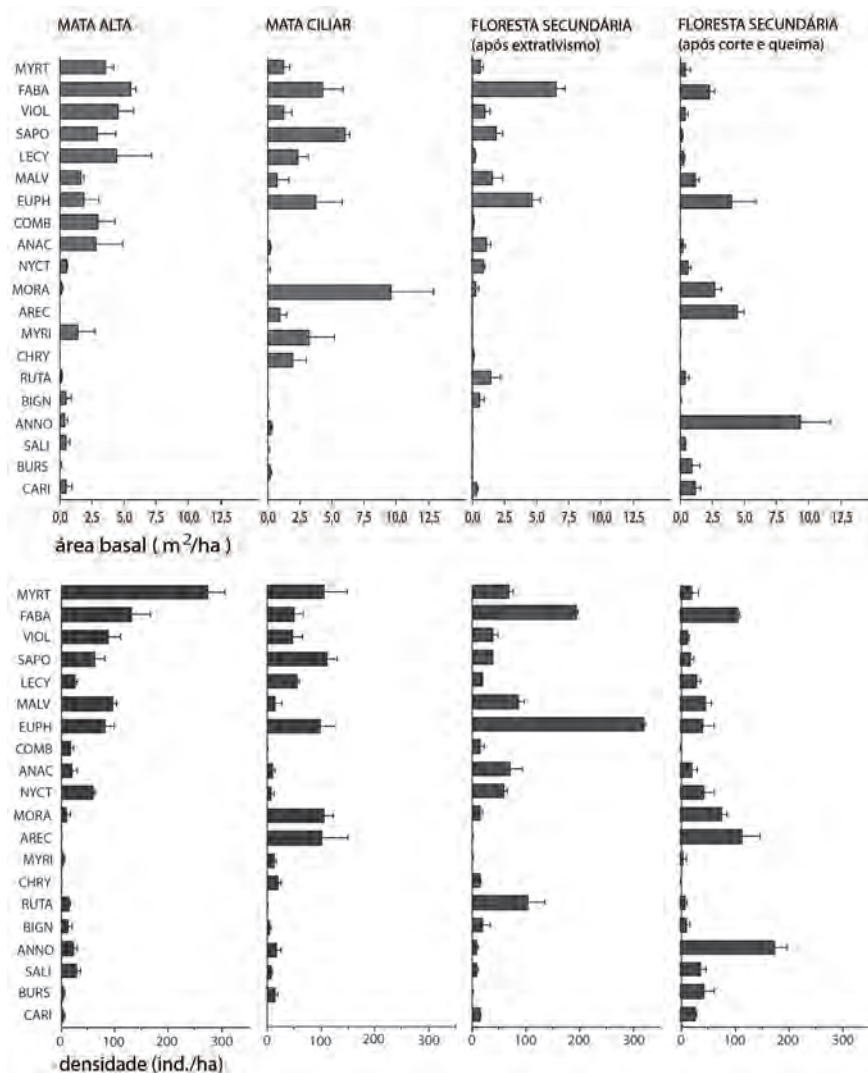


Figura 3: Área basal e densidade das dez famílias mais importantes (VC) nas amostras de florestas primárias – Mata Alta e Mata Ciliar – e secundárias – floresta secundária após extrativismo e floresta secundária após corte e queima. Valores médios e erro padrão (n=3). MYRT: Myrtaceae; FABA: Fabaceae; VIOL: Violaceae; SAPO: Sapotaceae; LECY: Lecythidaceae; MALV: Malvaceae; EUPH: Euphorbiaceae; COMB: Combretaceae; ANAC: Anacardiaceae; NYCT: Nyctaginaceae; MORA: Moraceae; AREC: Arecaceae; MYRI: Myricaceae; CHRY: Chrysobalanaceae; RUTA: Rutaceae; BIGN: Bignoniaceae; ANNO: Annonaceae; SALI: Salicaceae; BURS: Burseraceae; CARI: Caricaceae.

primárias das florestas secundárias. As famílias botânicas associadas às florestas primárias são aquelas mais características do tipo de formação de Floresta Atlântica de Tabuleiros, tais como Myrtaceae, Sapotaceae, Violaceae, Lecythydaceae, Myristicaceae e Moraceae, enquanto que as famílias botânicas associadas às formações secundárias são aquelas relacionadas aos estágios sucessionais menos desenvolvidos deste tipo de floresta, tais como as famílias Euphorbiaceae, Annonaceae, Salicaceae e Arecaceae (Figura 4).

As famílias Myrtaceae, Sapotaceae, Lecythydaceae e Violaceae apresentaram os maiores valores tanto de densidade quanto de área basal nas florestas primárias, Mata Alta ou Mata Ciliar (Figura 3). As famílias Myristicaceae e Chrysobalanaceae foram especialmente abundantes na área de Mata Ciliar, assim como Moraceae e Arecaceae, que possuíam além de alta densidade, alta área basal. Apesar de presentes em todos os sistemas, as famílias Euphorbiaceae e Annonaceae foram especialmente importantes nas áreas secundárias, tanto pela alta densidade, como pela significativa área basal. Na área de capoeira após extração também se destacou a família Rutaceae pela área basal, sendo que na área de capoeira após queima, as famílias Salicaceae,

Burseraceae e Caricaceae foram mais abundantes que nos outros sistemas (Figura 3).

Os grupos funcionais do povoamento arbóreo: sucessão ecológica e esclerofilia

A composição das espécies, segundo os estágios sucessionais em cada povoamento, mostrou que as espécies consideradas clímax e secundárias tardias (CL+ST) foram mais abundantes e, sobretudo, representadas por indivíduos de maior porte nas florestas primárias (MA e MC), correspondendo às menores densidades ao povoamento presente na floresta secundária após corte e queima (Figura 5).

Em contrapartida, é nas florestas secundárias (SE e SQ) onde se encontraram os maiores efetivos de espécies classificadas como secundárias iniciais (SI), contudo, com indivíduos de menor tamanho que nas florestas primárias. As espécies pioneiras (PI) estiveram presentes tanto em maior número quanto com maiores indivíduos no povoamento SQ (Figura 5).

Quando se comparam os grupos funcionais em relação ao grau de esclerofilia das folhas, ficam evidenciadas diferenças significativas entre os tipos de floresta (Figura 6).

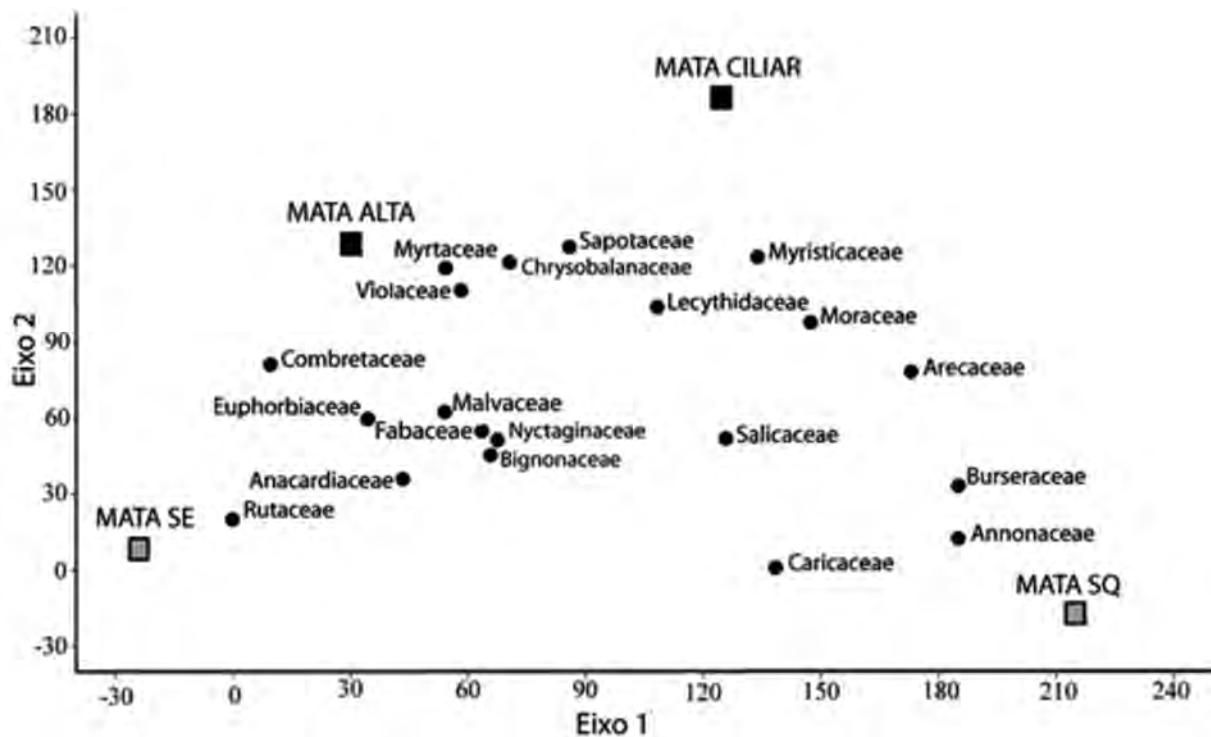


Figura 4: Resultados dos eixos 1 e 2 da Análise de Correspondência Destendenciada das dez famílias mais importantes (VC) nas amostras de florestas primárias – Mata Alta e Mata Ciliar – e secundárias – Mata SE: floresta secundária após extrativismo e Mata SQ: floresta secundária após corte e queima.

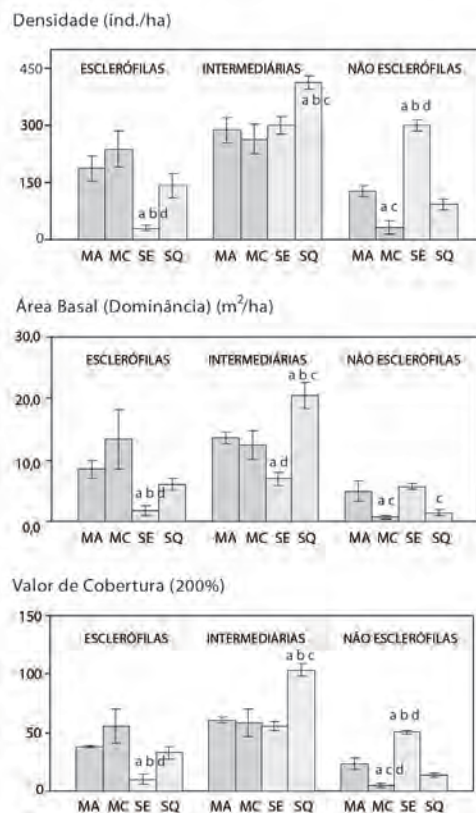
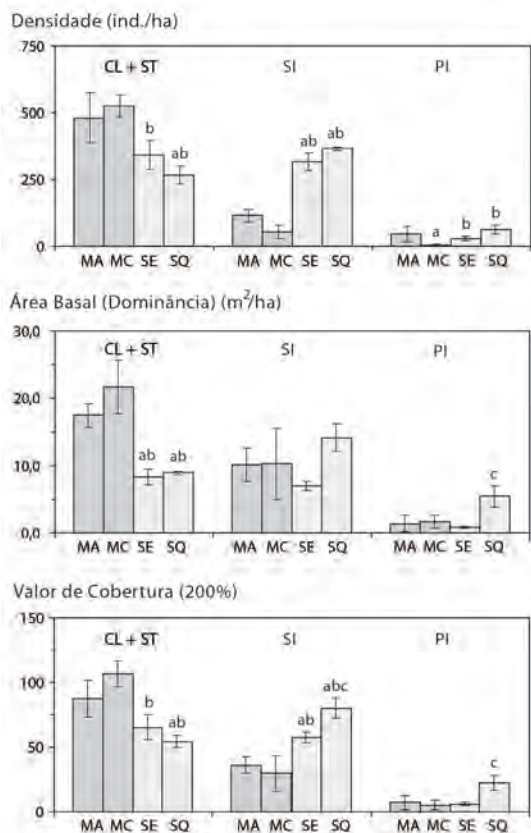


Figura 5: Densidade, Área Basal e Valor de Cobertura dos grupos sucessionais das 30 espécies de maior VC nas amostras de florestas primárias – MA e MC – e secundárias – SE e SQ. CL: espécies climácicas; ST: espécies secundárias tardias; SI: espécies secundárias iniciais; PI: espécies pioneiras. As letras sobre os histogramas indicam os resultados das comparações pelo teste Tukey HSD após ANOVA. Letra a: diferença com MA; b: diferença com MC; c: diferença com SE.

Figura 6: Densidade, Área Basal e Valor de Cobertura das espécies segundo o grau de esclerofilia das folhas das 25 espécies de maior VC nas amostras de florestas primárias – MA e MC – e secundárias – SE e SQ. Segundo dados publicados por Garay & Rizzini (2004). As letras sobre os histogramas indicam os resultados das comparações pelo teste Tukey HSD após ANOVA. Letra a: diferença com MA; b: diferença com Mata Ciliar; c: diferença com floresta secundária após extrativismo; d: diferença com floresta secundária após corte e queima.

Tabela 5: Conteúdo de nitrogênio (N) e valor do índice de esclerofilia (IE) das espécies arbóreas mais importantes nos sistemas de florestas primárias e de florestas secundárias da Floresta Atlântica de Tabuleiros na Reserva Natural Vale – Linhares/ES. Média ± erro padrão. CL e ST: espécies climácicas e secundárias tardias; SI e PI: espécies secundárias iniciais e pioneiras. n = 25. Segundo dados publicados por Garay & Rizzini (2004). As letras correspondem a diferenças significativas com $\alpha \geq 0,05$, teste t com dados normalizados. Letra a: diferença com Mata Alta; b: diferença com Mata Ciliar; c: diferença com floresta secundária após extrativismo; d: diferença com floresta secundária após corte e queima.

Característica	FLORESTAS PRIMÁRIAS		FLORESTAS SECUNDÁRIAS		
	Mata Alta	Mata Ciliar	após extrativismo	após corte e queima	
folhas	N (%)	2,22 ± 0,15	1,89 ± 0,08 c	2,45 ± 0,17	2,07 ± 0,13
CL e ST	IE (g dm ⁻²)	0,48 ± 0,03	0,51 ± 0,03 d	0,43 ± 0,04	0,39 ± 0,03
folhas	N (%)	2,92 ± 0,22	1,99 ± 0,36 ac	2,98 ± 0,15 d	2,51 ± 0,17
SI e PI	IE (g dm ⁻²)	0,34 ± 0,05	0,50 ± 0,07 c	0,33 ± 0,04 d	0,43 ± 0,03
folhas	N (%)	2,44 ± 0,14	1,90 ± 0,08 acd	2,68 ± 0,12 d	2,32 ± 0,12
25 espécies	IE (g dm ⁻²)	0,43 ± 0,03	0,51 ± 0,03 acd	0,38 ± 0,03	0,41 ± 0,02

As florestas primárias apresentam efetivamente maiores densidades e áreas basais de espécies esclerófilas, notadamente com respeito à floresta secundária após extrativismo seletivo, que por sua vez se caracteriza pela abundância das espécies com menor grau de esclerofilia, por exemplo, as não esclerófilas ou membranosas. Proporcionalmente, a floresta secundária após corte e queima mostra um povoamento dominado pelas espécies intermediárias, mas com presença significativa das espécies esclerófilas (Figura 6).

Considerando conjuntamente os grupos sucessionais e o grau de esclerofilia das espécies, os resultados ressaltam as diferenças entre sistemas do grau de esclerofilia das espécies que é independente do grupo sucessional ao qual pertencem (Tabela 5). Aparece assim um gradiente de esclerofilia no sentido MC > SQ > MA > SE.

Existe, por último, uma relação significativa inversa entre os conteúdos de nitrogênio e o grau de esclerofilia das espécies: sistemas mais esclerófilos apresentarão menores conteúdos de nitrogênio nas folhas, ou seja, maiores valores do quociente C / N (Figura 7).

Apesar da importante variabilidade tanto dos conteúdos de nitrogênio como do grau de esclerofilia, existe uma tendência geral nas diferentes famílias botânicas que explica, em parte, as diferenças entre sistemas. Assim, por exemplo, as Myrtaceae e Sapotaceae são em média esclerófilas, com $IE = 0,57 \pm 0,05$ e $IE = 0,56 \pm 0,05$, respectivamente, enquanto que os valores

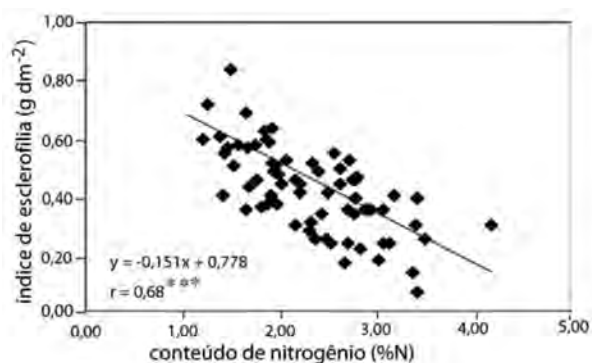


Figura 7: Relação entre os conteúdos de nitrogênio e o grau de esclerofilia das folhas das 25 espécies de maior VC nas amostras de florestas primárias – Mata Alta e Mata Ciliar – e secundárias – floresta secundária após extrativismo e floresta secundária após corte e queima. N = 72; ***: $\alpha \leq 0,001$. Segundo dados publicados por Garay & Rizzini (2004).

estimados para Fabaceae e Euphorbiaceae, que são iguais com $IE = 0,32 \pm 0,04$, correspondem a espécies não esclerófilas, ricas em nitrogênio. Outras famílias como Annonaceae, Moraceae e Violaceae apresentam características intermédias (Garay & Rizzini, 2004).

As Formas de Húmus

Estoques orgânicos e velocidade de decomposição dos aportes ao solo

A Tabela 6 apresenta tanto os dados referentes às quantidades de restos foliares e galhos depositados sobre os horizontes pedológicos, como as estimativas dos aportes de matéria orgânica ao solo correspondentes à queda das folhas e de galhos finos. Nos sistemas MC e nas florestas SE e SQ, o acúmulo de camadas holorgânicas sobre o solo é da ordem de 50% superior ao da MA. Os maiores valores são observados na floresta secundária submetida a extrativismo (SE) e, em particular, no inverno. As quantidades superiores de matéria orgânica tanto na Mata Ciliar como nas florestas SE e SQ aparecem associadas à presença de uma camada mais profunda de restos foliares entremeados à matéria orgânica fina – a camada F2 –, mais importante no inverno, o que evidencia uma estrutura mais desenvolvida das camadas húmicas. Este acúmulo orgânico não pode ser atribuído às quantidades de matéria orgânica que chegam ao solo, já que a queda foliar ou é inferior ou similar à da Mata Alta (Tabela 6).

No caso da Mata Alta, a quantidade aportada pela queda foliar é similar aos restos foliares acumulados na superfície do solo e, por conseguinte, o valor calculado da constante de decomposição k é de 1 ano^{-1} e o tempo de decomposição estimado em um ano. Para os outros sistemas, a velocidade de transformação dos aportes é menor e varia de um ano e meio até dois, no caso da Mata Ciliar (Tabela 6). A mesma tendência a menores velocidades de decomposição, tanto para a Mata Ciliar, como para as Florestas SE e SQ, quando comparadas com a Mata Alta foi, em geral, registrada para a fração dos galhos finos, com valores superiores de aportes somente no caso da floresta SE. Porém, em quase todos os casos, a velocidade

Tabela 6: Aportes foliares e de galhos finos ao solo e estoques de folhido e biomassa de galhos nas camadas húmicas. Média \pm erro padrão; $n_1 = n_2 = n_3 = 12$ e $n_4 = 10$ no inverno; $n_1 = n_2 = n_3 = 16$ no verão. A última cifra dos valores estimados foi aproximada a 5 unidades. Os resultados do teste t correspondem às comparações com a Mata Alta; teste t realizado com dados normalizados. Letras diferentes significam diferenças significativas a $\alpha \leq 0,05$.

	MATA ALTA		MATA CILIAR		FLORESTAS SECUNDÁRIA (Após extrativismo)		FLORESTAS SECUNDÁRIA (Após corte e queima)	
Aportes orgânicos ao solo (Mg ha⁻¹ ano⁻¹)								
Queda de folhas	4,00 \pm 0,2 a		3,10 \pm 0,19 b		4,10 \pm 0,35 a		3,70 \pm 0,18 a	
Queda de galhos finos	2,10 \pm 0,1 a		2,20 \pm 0,10 a		3,10 \pm 0,10 b		2,40 \pm 0,10 a	
Estoques de folhidos no solo (Mg ha⁻¹)								
	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno
Camada L (folhas inteiras)	0,60 \pm 0,10 a	0,90 \pm 0,10 a	1,60 \pm 0,20 b	1,50 \pm 0,20 b	1,65 \pm 0,20 b	2,00 \pm 0,20 b	1,30 \pm 0,10 b	1,30 \pm 0,10 b
Camada F1 (fragmentos foliares)	3,40 \pm 0,30 a	3,00 \pm 0,30 a	3,30 \pm 0,30 a	3,20 \pm 0,30 a	3,35 \pm 0,30 a	2,90 \pm 0,25 a	3,50 \pm 0,40 a	3,50 \pm 0,40 a
Camada F2 (fragmentos foliares e material fino)			1,10	1,80 \pm 0,50	0,60	2,70 \pm 0,50		1,50 \pm 0,60
Camadas foliares (Total)	4,00 \pm 0,30 a	3,90 \pm 0,30 a	6,00 \pm 1,30 b	6,50 \pm 0,60 b	5,60 \pm 0,60 b	7,60 \pm 0,50 b	6,30 \pm 0,70 b	6,30 \pm 0,70 b
Galhos finos	2,30 \pm 0,60 a	3,50 \pm 0,70 a	2,40 \pm 0,40 a	4,10 \pm 1,50 a	5,10 \pm 1,80 b	6,70 \pm 0,80 b	5,90 \pm 1,30 b	5,90 \pm 1,30 b
Constante k de decomposição (aporte/estoque ano⁻¹)								
Camadas foliares	1,01 (12 meses)		0,50 (24 meses)		0,62 (19 meses)		0,59 (20 meses)	
Galhos finos	0,73 (16 meses)		0,68 (20 meses)		0,51 (24 meses)		0,41 (30 meses)	

de decomposição dos galhos é menor que a dos resíduos foliares, sem dúvida a causa da pobreza nutricional desta fração orgânica (Tabela 6).

Quando se consideram as características químicas do folheto menos descomposto - folhas inteiras da camada L - são evidenciadas fortes diferenças entre os sistemas estudados. A Mata Ciliar aparece como o sistema que possui os aportes mais pobres em nitrogênio, ou os maiores valores do quociente C/N, e que, portanto, permitem, *a priori*, prever uma menor velocidade de decomposição. A floresta secundária após queima e corte apresenta características similares à Mata Ciliar. No total, estas diferenças podem ser associadas à maior esclerofilia do folheto nos sistemas MC e floresta secundária SQ (ver Figura 7), o que se contrapõe a restos foliares menos esclerófilos e, portanto, com valores menores de C/N presentes na MA e SE (Figura 8).

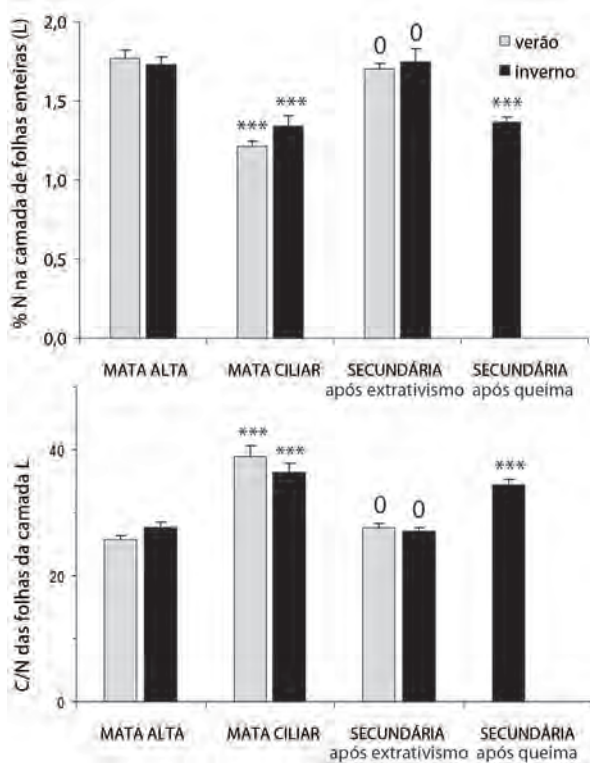


Figura 8: Concentrações de nitrogênio (%N) e quociente C/N das folhas da camada L nos quatro sistemas de estudo. Teste U de Mann-Whitney; ***: $\alpha < 0,001$; 0: $\alpha > 0,05$ para $n_1 = 3$.

Características pedológicas dos horizontes hemiórgânicos

Dois características principais foram tomadas em consideração para o estudo dos horizontes

pedológicos nas florestas primárias e secundárias: a primeira é a existência de pequenos agregados que apresentam, em geral, maiores concentrações de matéria orgânica e de nutrientes (Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2001). Parece assim adequado considerar separadamente, por um lado, as camadas Ai e o horizonte A e, por outra parte, a fração de mesoagregados e a fração fina particulada.

Para o conjunto dos sistemas analisados, os resultados evidenciam a existência de um acúmulo de matéria orgânica e de nutrientes em Ai. Nesta camada do topo do solo, o C, N, P e as SB alcançam valores de até quatro ou cinco vezes superiores aos correspondentes ao horizonte A, indicando, sem dúvida, uma reciclagem superficial de nutrientes (Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2001).

As Tabelas 7 e 8 apresentam os resultados relativos, por um lado, à fração fina e, por outro, à fração agregada. As estimativas obtidas não somente confirmam as duas características gerais evocadas acima dos solos sobre os tabuleiros, por exemplo, presença de mesoagregados e da camada Ai, mas evidenciam que este padrão estrutural e de estoque orgânico e de nutrientes não se encontra alterado nas florestas secundárias estudadas.

As maiores diferenças são observadas entre os horizontes da Mata Alta e a Mata Ciliar que possui não somente maiores conteúdos de matéria orgânica, mas, sobretudo, os valores mais baixos de nutrientes e, em consequência de SB e de %V. Ao caráter marcadamente oligotrófico dos horizontes pedológicos da Mata Ciliar se opõe a relativa riqueza em bases de troca da Mata Alta e, ainda, da floresta secundária após extrativismo seletivo (SE). Entretanto, o mesmo padrão nutricional encontra-se igualmente nos solos da floresta secundária após corte e queima de árvores, embora com valores inferiores de SB e de %V. As diferenças associadas com esse padrão entre sistemas são mais importantes que as variações estacionais e concerne tanto à fração de terra fina, quanto aos agregados (Tabela 7 e Tabela 8).

Dentre as bases de troca, o Ca^{2+} representa da ordem de 70% a 80% da soma de bases (SB), exceto no caso da Mata Ciliar e, notadamente, para o horizonte A, com menos de 35% de Ca^{2+} . Os valores de pH parecem acompanhar as quantidades de Ca^{2+} trocável: são, com efeito, os solos sob a

Tabela 7: Características da fração fina dos horizontes pedológicos - camada de interface Ai (0 - 2 cm) e horizonte A (2 - 12cm) - dos solos das florestas primárias - Mata Alta e Mata Ciliar- e secundárias - após extrativismo e após corte e queima - da Reserva Natural Vale. Média \pm erro padrão. C: carbono orgânico; N: nitrogênio; P: fósforo assimilável; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; %V: saturação em bases. Comparação entre a Mata Alta e os outros sistemas: teste t; O: diferença não significativa; *: $\alpha < 0,05$; **: $\alpha < 0,01$; ***: $\alpha < 0,001$.

	C _____ g kg ⁻¹ _____	N	P _ mg kg ⁻¹ _	SB _____ cmolc kg ⁻¹ _____	CTC	V %	C:N	pH
MATA ALTA								
camada Ai								
verão	2,94 \pm 0,46	0,28 \pm 0,04	9,8 \pm 1,0	10,7 \pm 1,7	14,0 \pm 1,6	72,8 \pm 4,3	10,7 \pm 0,5	6,3 \pm 0,2
inverno	3,71 \pm 0,48	0,31 \pm 0,04	14,3 \pm 1,6	11,1 \pm 1,5	15,9 \pm 1,8	68,0 \pm 2,1	12,5 \pm 0,2	5,9 \pm 0,1
horizonte A								
verão	0,75 \pm 0,09	0,09 \pm 0,01	2,3 \pm 0,2	2,8 \pm 0,4	4,5 \pm 0,4	58,8 \pm 5,2	8,3 \pm 0,5	5,9 \pm 0,2
inverno	0,71 \pm 0,07	0,08 \pm 0,01	2,5 \pm 0,3	2,1 \pm 0,3	3,8 \pm 0,4	53,5 \pm 2,8	9,4 \pm 0,5	5,7 \pm 0,1
MATA CILIAR								
camada Ai								
verão	3,42 \pm 0,24	0,23 \pm 0,02	12,8 \pm 0,8	4,5 \pm 0,6	14,3 \pm 1,0	32,1 \pm 4,0	14,9 \pm 0,4	4,8 \pm 0,1
	O	O	*	***	O	***	***	***
inverno	5,71 \pm 0,68	0,35 \pm 0,04	26,6 \pm 2,7	7,3 \pm 0,8	21,0 \pm 1,9	35,1 \pm 2,7	14,8 \pm 0,5	4,6 \pm 0,1
	*	O	***	*	*	***	***	***
horizonte A								
verão	1,08 \pm 0,07	4,6 \pm 0,1	3,9 \pm 0,4	0,8 \pm 0,1	6,1 \pm 0,3	14,0 \pm 1,5	11,9 \pm 0,5	4,5 \pm 0,1
	***	O	***	***	***	***	***	***
inverno	1,31 \pm 0,08	0,09 \pm 0,01	6,9 \pm 0,5	0,9 \pm 0,1	6,6 \pm 0,3	14,6 \pm 1,5	13,9 \pm 0,4	4,4 \pm 0,1
	***	*	***	***	***	***	***	***
FLORESTA SECUNDÁRIA (após extrativismo)								
camada Ai								
verão	4,48 \pm 0,42	0,41 \pm 0,05	8,3 \pm 0,7	13,8 \pm 1,5	17,2 \pm 1,9	80,7 \pm 3,7	11,0 \pm 0,3	6,4 \pm 0,1
	**	*	***	*	***	*	O	O
inverno	6,56 \pm 0,57	0,58 \pm 0,06	26,0 \pm 1,8	20,2 \pm 1,9	27,3 \pm 2,1	72,3 \pm 2,1	11,4 \pm 0,3	6,1 \pm 0,1
	***	***	***	***	***	O	O	O
horizonte A								
verão	0,94 \pm 0,04	0,11 \pm 0,01	1,5 \pm 0,2	3,9 \pm 0,5	5,6 \pm 0,5	68,6 \pm 5,1	9,0 \pm 0,5	6,2 \pm 0,2
	*	*	**	O	O	O	O	O
inverno	1,43 \pm 0,10	0,15 \pm 0,01	4,1 \pm 0,3	4,4 \pm 0,6	7,2 \pm 0,6	60,6 \pm 5,2	9,8 \pm 0,3	6,0 \pm 0,2
	***	***	***	***	***	O	O	O
FLORESTA SECUNDÁRIA (após corte e queima)								
camada Ai								
inverno	4,06 \pm 0,83	0,31 \pm 0,05	11,2 \pm 2,1	6,9 \pm 0,4	12,4 \pm 0,6	56,4 \pm 3,4	13,0 \pm 0,7	5,7 \pm 0,2
	O	O	O	*	O	**	O	O
horizonte A								
inverno	0,92 \pm 0,12	0,11 \pm 0,01	3,3 \pm 0,3	1,9 \pm 0,6	5,5 \pm 0,6	31,6 \pm 7,0	7,9 \pm 0,4	5,2 \pm 0,2
	O	***	O	O	**	*	*	**

Tabela 8: Características da fração agregada dos horizontes pedológicos - camada de interface Ai (0 - 2 cm) e horizonte A (2 - 12cm)- dos solos das florestas primárias - Mata Alta e Mata Ciliar- e secundárias da Reserva Mata Alta e Mata Ciliar- e secundárias - após extrativismo e após corte e queima - da Reserva Natural Vale. Média \pm erro padrão. C: carbono orgânico; N: nitrogênio; P: fósforo assimilável; SB: soma de bases; CTC: capacidade de troca catiônica; %V: saturação em bases. Comparação entre a Mata Alta e os outros sistemas: teste t; 0: diferença não significativa; *: $\alpha < 0,05$; **: $\alpha < 0,01$; ***: $\alpha < 0,001$.

	C ____ g kg ⁻¹ ____	N ____ mg kg ⁻¹ ____	P ____ mg kg ⁻¹ ____	SB ____ cmolc kg ⁻¹ ____	CTC ____ cmolc kg ⁻¹ ____	V %	C:N	pH
MATA ALTA								
camada Ai								
verão	6,98 \pm 1,22	0,61 \pm 0,12	22,0 \pm 1,7	23,1 \pm 3,9	29,4 \pm 4,2	77,5 \pm 3,3	11,6 \pm 0,4	6,3 \pm 0,2
inverno	8,28 \pm 0,62	0,63 \pm 0,03	19,0 \pm 1,5	23,4 \pm 3,1	34,2 \pm 4,1	68,1 \pm 1,0	13,1 \pm 0,5	5,8 \pm 0,0
horizonte A								
verão	1,49 \pm 0,29	0,17 \pm 0,03	5,5 \pm 0,9	5,4 \pm 1,4	7,8 \pm 1,6	65,7 \pm 5,5	8,9 \pm 0,2	6,2 \pm 0,2
inverno	1,79 \pm 0,25	0,20 \pm 0,02	3,8 \pm 0,3	4,6 \pm 0,5	8,2 \pm 0,5	56,2 \pm 3,0	9,1 \pm 0,3	5,8 \pm 0,1
MATA CILIAR								
camada Ai								
verão	5,58 \pm 0,47	0,41 \pm 0,04	18,2 \pm 2,8	6,1 \pm 1,4	21,4 \pm 1,6	28,3 \pm 6,2	13,7 \pm 0,3	4,6 \pm 0,2
	o	o	o	**	o	**	**	**
inverno	5,29 \pm 0,19	0,39 \pm 0,01	17,0 \pm 2,0	5,7 \pm 0,5	22,6 \pm 0,7	25,4 \pm 2,9	13,5 \pm 0,3	4,5 \pm 0,1
	*	*	o	*	*	*	o	*
horizonte A								
verão	2,49 \pm 0,21	0,21 \pm 0,01	9,5 \pm 1,0	1,6 \pm 0,4	11,2 \pm 0,7	14,3 \pm 4,0	11,8 \pm 0,4	4,4 \pm 0,1
	o	o	*	*	o	**	**	**
inverno	2,79 \pm 0,48	0,20 \pm 0,01	9,0 \pm 1,2	1,4 \pm 0,1	12,5 \pm 0,4	11,3 \pm 1,0	13,5 \pm 1,4	4,4 \pm 0,1
	o	o	**	**	**	**	**	**
FLORESTA SECUNDÁRIA (após extrativismo)								
camada Ai								
verão	4,94 \pm 0,45	0,47 \pm 0,04	8,8 \pm 0,6	15,5 \pm 0,9	20,0 \pm 1,0	77,7 \pm 1,3	10,4 \pm 0,2	6,5 \pm 0,0
	o	o	*	o	o	o	*	o
inverno	6,03 \pm 0,61	0,56 \pm 0,06	10,5 \pm 0,7	17,4 \pm 2,3	23,7 \pm 2,1	72,8 \pm 4,2	10,8 \pm 0,2	6,2 \pm 0,2
	*	o	*	o	*	o	*	o
horizonte A								
verão	1,85 \pm 0,09	0,21 \pm 0,01	3,3 \pm 0,3	6,4 \pm 0,4	8,9 \pm 0,4	71,4 \pm 1,0	9,0 \pm 0,3	6,3 \pm 0,0
	o	o	*	o	o	o	o	o
inverno	2,19 \pm 0,07	0,23 \pm 0,00	4,0 \pm 0,0	6,6 \pm 0,9	10,7 \pm 0,4	62,4 \pm 10,1	9,4 \pm 0,2	6,0 \pm 0,4
	o	o	o	o	*	o	o	o
FLORESTA SECUNDÁRIA (após corte e queima)								
camada Ai								
inverno	3,94 \pm 0,18	0,32 \pm 0,02	9,0 \pm 1,2	8,6 \pm 0,7	17,3 \pm 0,8	49,9 \pm 2,3	12,2 \pm 0,6	5,4 \pm 0,1
	*	*	*	*	*	*	o	*
horizonte A								
inverno	1,84 \pm 0,18	0,17 \pm 0,02	5,0 \pm 0,6	3,5 \pm 0,8	9,3 \pm 0,5	36,9 \pm 6,6	11,3 \pm 2,2	5,1 \pm 0,2
	o	o	o	o	o	*	o	*

Mata Ciliar os que apresentam um maior caráter ácido e os menores conteúdos de Ca^{2+} . Em todos os casos os valores de C / N correspondem a um húmus de tipo mull (Tabela 7 e Tabela 8).

O conjunto das informações referentes aos conteúdos de bases de troca e os respectivos pesos de agregados e fração fina permitem estimar os estoques de nutrientes do complexo sortivo: a Mata Ciliar é sem dúvida o sistema mais pobre, quando comparado com a Mata Alta, tanto com respeito à SB, quanto aos conteúdos de Ca^{2+} . O contrário se verifica no caso da floresta SE, com os maiores valores tanto de SB, quanto de Ca^{2+} (Figura 9).

Os cations Mg^{2+} , Na^+ e K^+ apresentam quantidades similares nos quatro sítios de estudo e com valores da ordem de sete a dez vezes menores que os de Ca^{2+} . Os valores relativos à dispersão dos dados entre as estações – verão e inverno – representados acima dos histogramas (1/2 erro padrão) mostram uma relativa estabilidade sazonal.

As raízes finas no perfil húmico

Apesar das quantidades totais apresentam valores similares, a distribuição de raízes finas nas camadas húmicas não difere entre os sistemas estudados: os solos das florestas secundárias

mantêm proporções similares entre a camada Ai e o horizonte A. Desta forma, pode ser postulado que a capacidade de absorção de nutrientes dos horizontes superficiais não está drasticamente alterada nas florestas secundárias (Figura 10).

Merece ser assinalado que as quantidades de raízes representam um estoque orgânico de importância quantitativa similar aos estoques de folhiço. Ainda, as menores quantidades de raízes finas na camada Ai não dizem respeito à maior densidade aí presente: a profundidade dessa camada é da ordem de 4 a 5 vezes inferior que o horizonte A amostrado.

DISCUSSÃO

Classificação das formas de húmus nos sistemas primários –MA e MC- e secundários –SE e SQ

Os perfis húmicos correspondentes às florestas primárias e às florestas secundárias SE e SQ estão representados na Figura 11. Parece interessante incluir resultados publicados referentes à Mata de Muçununga e à Mata Alta em estudo anterior, a fim de completar as informações referentes às florestas primárias. Com base na classificação morfofuncional proposta pela Associação Francesa

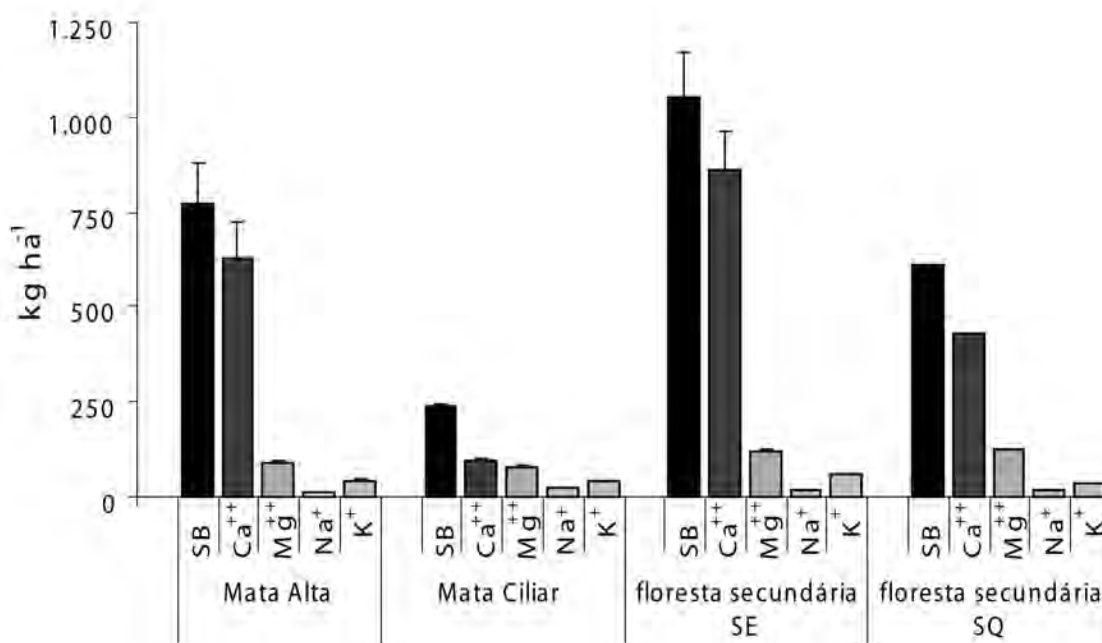


Figura 9: Estoques de nutrientes do complexo sortivo nos horizontes superficiais do solo Ai e A (0 -12cm) em florestas primárias e secundárias da Floresta Atlântica de Tabuleiros na Reserva Vale – Linhares, ES. SB: soma de bases; Ca⁺⁺: cálcio trocável; Mg⁺⁺: magnésio trocável; K⁺: potássio trocável; Na⁺: sódio trocável. SE: floresta secundária após extrativismo seletivo; SQ: floresta secundária após corte e queima.

de Ciência do Solo (Berthelin *et al.*, 1994), as formas de húmus estudadas correspondem ao tipo mull tropical, tal como previamente definidos por Garay *et al.* (1995) e Kindel & Garay (2001; 2002). Devem, com efeito, ser consideradas três

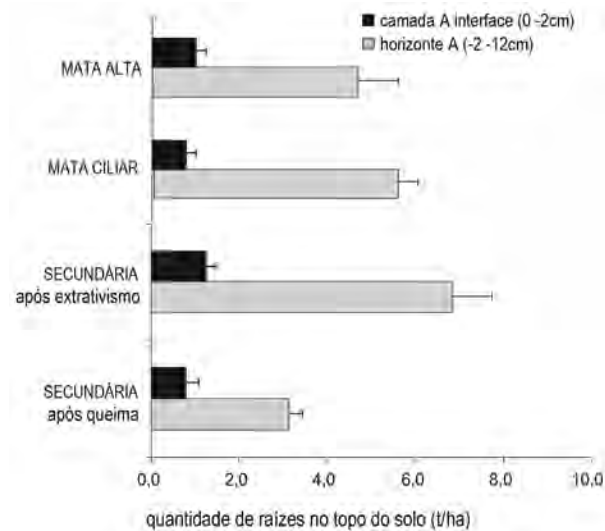


Figura 10: Quantidades de raízes finas no perfil húmico nas amostras de florestas primárias – Mata Alta e Mata Ciliar – e secundárias.

características: 1) contato direto entre os restos foliares e um horizonte ou camada orgânico-mineral subjacente (sem presença de um horizonte H de matéria orgânica amorfa); 2) relação C/N baixa, por exemplo, menor que 15, no horizonte A; 3) presença de um horizonte Ai de interface onde se acumulam a matéria orgânica e os nutrientes, com abundância de raízes finas, no topo do solo. Por fim, as camadas de restos foliares pouco espessas revelam uma velocidade de decomposição relativamente rápida dos aportes orgânicos, o que é próprio dos húmus tipo mull. Entretanto, os resultados permitem ainda classificar um mull tropical mesotrófico, com ao redor de 50% de V para a Mata Alta e a floresta secundária após extrativismo seletivo, que se distingue do mull tropical oligotrófico presente no solo da Mata Ciliar, com valores inferiores a 15% de V (Figura 11).

Os estoques de matéria orgânica e os valores de C, N e bases de troca se mantêm relativamente estáveis entre as amostragens de verão e inverno em todos os sítios de estudo, o que evidencia certa estabilidade nas formas de húmus estudadas. No

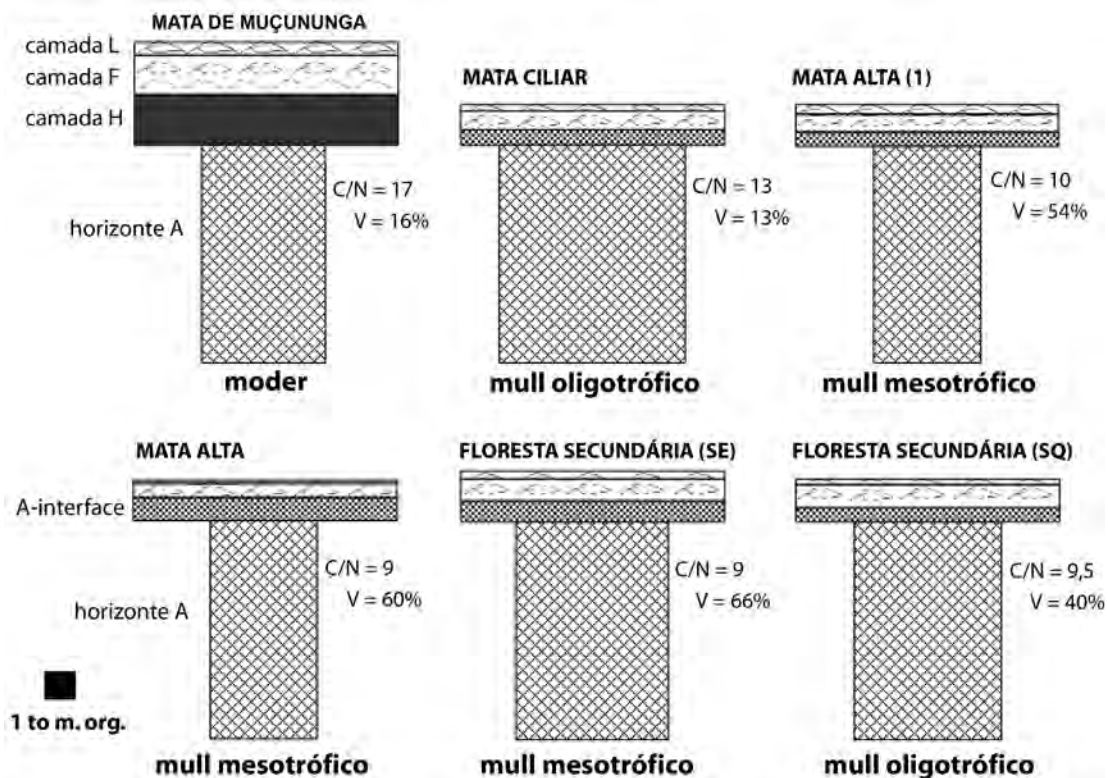


Figura 11: Perfis húmicos das florestas primárias e secundárias da Reserva Florestal Vale. As superfícies das camadas húmicas e do horizonte A são proporcionais às quantidades de matéria orgânica. Para a Mata de Muçununga e a Mata Alta (1), os dados correspondem a Garay *et al.* (1995).

que diz respeito à Mata Alta, os valores obtidos são da mesma ordem que estimativas correspondentes a outros anos e em diferentes sítios da Reserva Natural Vale (ver também Garay *et al.*, 1995; Kindel & Garay, 2002), de acordo com a hipótese de que as formas de húmus são estáveis em ecossistemas não perturbados (Duchaufour & Toutain, 1985).

Uma forma de húmus fortemente contrastante foi caracterizada para a denominada Mata de Muçununga (Garay *et al.*, 1995). Trata-se de um húmus tipo moder com significativo acúmulo de matéria orgânica amorfa na camada H, alto acúmulo de resíduos foliares fragmentados ou camada F, baixa %V e quociente C/N alto. Pode-se deduzir uma lenta velocidade de decomposição neste sistema. O confronto com o húmus moder da Muçununga permite apreciar melhor a semelhança entre os húmus das florestas secundárias e a Mata Alta, o conjunto dos sistemas recobrando os sedimentos Barreiras e sobre o mesmo tipo de solo Argissolo Vermelho-amarelo.

Se for assumida a hipótese de que as propriedades do solo são similares entre a Mata Alta e nas florestas SE e SQ, pode-se considerar que a intervenção antrópica sofrida por estes sistemas representa a causa última da menor velocidade de decomposição dos horizontes holorgânicos. Pelo contrário, para a Mata Ciliar, a proximidade da água representa um fator de variação suplementar que determina, sem dúvida, diferenças nos horizontes pedológicos e, em particular, uma maior pobreza nutricional, a que associada às maiores quantidades de matéria orgânica, determina baixos valores de saturação em bases.

Quanto às raízes incorporadas no perfil húmico, as biomassas não mostram modificações significativas ligadas a áreas de extrativismo (Garay *et al.*, 2008). Apesar da acumulação orgânica no topo do solo, a similitude morfológica e química destas formas de húmus deixa considerar que, do ponto de vista do subsistema de decomposição, as florestas secundárias manifestam uma sustentabilidade funcional.

As florestas primárias: Mata Alta e Mata Ciliar

Os povoamentos florestais estudados apresentaram diferenças marcantes com relação, em primeiro lugar, à sua composição e estrutura. Em

segundo lugar, as diferenças concernem igualmente à organização funcional que diz respeito, tanto aos grupos sucessionais, quanto ao grau de esclerofilia das populações que compõem o mosaico florestal. Se em grande parte tais diferenças são derivadas das interações próprias entre as populações biológicas e da heterogeneidade dos fatores mesológicos como o clima, geomorfologia ou solo, distúrbios naturais e antrópicos constituem fatores últimos do determinismo das populações presentes e, portanto, do funcionamento de fácies florestais distintas (Holdsworth & Uhl, 1997; Philips, 1997; Laurance *et al.*, 2000; Lavorel & Garnier, 2002).

Considerando o conjunto dos resultados, as maiores diferenças opõem a Mata Alta à Mata Ciliar, apesar de compartilharem características de matas primárias, em decorrência, notadamente, da estrutura sucessional que apresenta significativa dominância relativa, densidade e área basal de espécies consideradas clímax ou secundárias tardias. O histórico das manchas florestais analisadas, que exclui impactos antrópicos nas últimas décadas, apóia os resultados obtidos. Entretanto, duas propriedades associadas marcam as folhas das espécies presentes na Mata Ciliar: apesar de pertencer à mesma categoria sucessional que a Mata Alta, a importante esclerofilia representa uma característica distintiva dessas espécies, propriedade que se encontra associada às baixas concentrações de nitrogênio do material foliar. Ainda, a estrutura taxonômica explica, em grande parte, estas propriedades já que as famílias Myristicaceae, Chrysobalanaceae e Sapotaceae são especialmente dominantes, assim como Moraceae e Arecaceae, famílias que englobam espécies arbóreas perenifólias, com grau de esclerofilia significativo. Haja vista as condições particulares de encharcamento e da possível lixiviação de nutrientes do solo por cursos d'água, o grau de esclerofilia poderia representar uma resposta adaptativa à heterogeneidade do hábitat que leva à seleção de determinadas populações (Garay & Rizzini, 2004). Segue-se, em consequência, uma menor produtividade do ecossistema (Eamus, 1999), assim como uma menor velocidade do subsistema de decomposição, com acúmulo de matéria orgânica nos horizontes superficiais. Contudo, o maior acúmulo orgânico se produz no horizonte A que contem mais de 70% de matéria orgânica na Mata Ciliar que na Mata Alta (20 Mg. ha⁻¹ na MA versus

34 Mg. ha⁻¹ na MC) (ver Figura 11).

Na Mata Alta, existe uma maior abundância e dominância de famílias características da Floresta de Tabuleiros tais como Myrtaceae, Sapotaceae e Lecithydaceae, com uma distribuição mais equitativa entre os grupos funcionais com espécies esclerófilas de menor conteúdo de nitrogênio, outras da categoria intermediária, ou seja, menos esclerófilas e com maior conteúdo de nitrogênio foliar e, todavia, espécies de alto conteúdo de nitrogênio e não esclerófilas. Os aportes foliares e o folhicho acumulado refletem a riqueza nutritiva do material foliar, o que induz uma rápida transformação das folhas que recobrem o solo.

As florestas secundárias após impactos antrópicos

Em florestas que sofreram estrativismo e em florestas que sofreram queima ou corte, os sistemas manifestam a mesma modificação: são as espécies secundárias iniciais que predominam na composição do dossel (Rolim *et al.*, 2006). Trata-se, assim, de verdadeiros sistemas secundários que possuem baixo número de espécies clímax ou secundárias tardias.

Do ponto de vista da estrutura da comunidade arbórea, a diminuição dos valores de densidade, área basal e riqueza é esperada em florestas antropicamente impactadas (Oliveira 2002; Rodrigues, 2004). Porém, nosso trabalho demonstra que nem todos os sistemas apresentam modificações idênticas, nem da composição das espécies, nem de todos os parâmetros de estrutura da floresta. Após várias décadas de haver sido exercido um forte impacto extrativista na parcela florestal SE, a riqueza de espécies e as densidades são comparáveis às da Mata Primária mas nem a estrutura nem a composição florística foram conservadas ou recuperadas e, ainda menos, as características funcionais das espécies. A diminuição dos valores de área basal com respeito à Mata Alta permite inferir que houve seleção na supressão dos indivíduos de maior diâmetro, resultando em uma comunidade arbórea com indivíduos menores. Inclusive, são as espécies esclerófilas que estão fortemente diminuídas com respeito à Mata Alta o que supõe que foram extraídas as espécies de lenho duro, segundo a simples equação folhas duras, lenho duro.

Aparece então uma significativa abundância de Fabaceae e Euphorbiaceae, conformando uma comunidade arbórea de espécies predominantemente não esclerófilas, ricas em nitrogênio e nutrientes, especialmente Ca. As quantidades de matéria orgânica e nitrogênio do solo são importantes, assim como as quantidades de bases trocáveis. Desde o ponto de vista funcional, a floresta SE se assemelha mais à Mata Alta que à floresta SQ. Entretanto, a velocidade de decomposição é mais lenta, o que poderia ser graças à importante queda de galhos, que contribuem para o acúmulo de matéria orgânica no topo do solo.

No caso da mata após corte e queima, nota-se, sobretudo, uma menor densidade de indivíduos e uma menor riqueza de espécies que nos outros sistemas. Pode-se considerar a hipótese de que este sistema foi afetado com relação à menor disponibilidade de nutrientes para regeneração e na pouca disponibilidade de propágulos de espécies (Taylor *et al.*, 2013). Do ponto de vista da esclerofilia, as espécies secundárias iniciais ali presentes apresentam um caráter intermediário e também esclerófilo e, portanto, folhas relativamente pobres em nitrogênio, o que explica a menor velocidade de decomposição dos aportes em relação à floresta secundária após extrativismo. Como nos casos precedentes, a propriedade das folhas encontra-se em relação estreita com a composição taxonômica e, em particular, com as famílias dominantes. Neste caso, as famílias em questão são Annonaceae, Euphorbiaceae, ou, ainda, Moraceae, Arecaceae e Salicaceae, ou seja, famílias cujas espécies apresentam certo grau de esclerofilia que possibilita a colonização do substrato sem cobertura vegetal. Comparada com a floresta secundária após extrativismo seletivo, a predominância de espécies com maior grau de esclerofilia como resposta à luminosidade direta, por um lado, e a um possível empobrecimento do solo consecutivo à queima, por outro, não pode ser descartada como fator determinante da seleção adaptativa das populações arbóreas. Todavia, a característica comum às florestas secundárias é, por um lado, a menor decomposição dos aportes foliares e, por outro, o acúmulo de matéria orgânica nos horizontes orgânico-minerais Ai e A, em relação à Mata Alta, com 28 to ha⁻¹ e 27 to ha⁻¹ no sistema SE e SQ, respectivamente (ver Figura 11).

CONCLUSÃO GERAL

Em áreas de Floresta Atlântica impactadas pelo homem, a substituição de espécies consideradas secundárias tardias ou clímax por aquelas próprias de início de sucessão, com as respectivas mudanças nas características funcionais das populações arbóreas, encontra-se amplamente documentada (Neves, 1999; Tabarelli *et al.*, 1999; Oliveira, 2002; Oliveira-Filho *et al.*, 2005; Rolim *et al.*, 2006; Villela, 2006; Carvalho *et al.*, 2007; Christo *et al.*, 2009; Finotti *et al.*, 2012). Entretanto, os efeitos de tal substituição em relação aos processos ecossistêmicos são raramente avaliados, apesar de que em teoria é recomendado relacionar diferentes tipos de indicadores numa perspectiva de integração hierárquica dos níveis de espécies e de comunidade até o ecossistema (Garay, 2001; Simberloff, 1998; Ehrenfeld & Toth, 1997).

Em conclusão, os resultados mostram que a compreensão da estrutura e do funcionamento de um mosaico florestal, constituído por diferentes tipos de floresta primária e parcelas resultantes de diferentes impactos antrópicos, deve ser baseada no estudo das interações entre a vegetação e o solo, a fim de caracterizar e validar indicadores ecossistêmicos. Assim, os mecanismos de decomposição da matéria orgânica e a qualidade do folhicho e sua evolução, com consequência direta sobre a reciclagem de nutrientes (Anderson & Swift, 1983; Aerts, 1997; Baillie *et al.*, 2006) são altamente dependentes da composição e estrutura das comunidades arbóreas e de suas características funcionais.

Nesta perspectiva, o subsistema decompositor e, sobretudo, as formas de húmus, apoiam a hipótese da sustentabilidade funcional dos ecossistemas emergentes após algumas décadas de serem impactados pelas atividades humanas. No total, guardadas as limitações impostas por estudos pontuais, a variabilidade de fácies florestais determinadas por fatores mesológicos ou, inclusive, antrópicos parece levar a uma maior expressão da diversidade funcional do conjunto das populações arbóreas.

Em linhas gerais, as denominadas florestas secundárias aqui estudadas, podem ser consideradas como ecossistemas emergentes:

nem o tempo de uma suposta sucessão que alcança o estágio clímax nem a total substituição das populações pioneiras ou secundárias iniciais pelas espécies ameaçadas de extinção que foram extraídas podem ser preditos. Porém, em termos de conservação da biodiversidade, esses sistemas possibilitam uma maior expressão genética de espécies pioneiras e, sobretudo, secundárias iniciais com significativo potencial para ações de recuperação de áreas degradadas e restauração florestal.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi financiado pelo Probio - Ministério do Meio Ambiente, Faperj, CNPq, Capes e UFRJ. Somos especialmente gratos ao Dr. Bráulio de Souza Dias assim como ao Prof. Dr. Robert Barbault (*in memoriam*) pelo apoio intelectual dado a nossa pesquisa. Agradecemos igualmente à Companhia Vale pelo apoio outorgado durante anos, por meio de seus funcionários e responsáveis e, em particular, ao Eng. Dr. Renato Moraes de Jesus. Nosso agradecimento se estende igualmente aos numerosos alunos de mestrado e iniciação científica que de diversas maneiras participaram de nossa pesquisa. Gostaríamos de agradecer igualmente aos revisores que possibilitaram melhorar o manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Achard, F.; Eva, H.D.; Stibig, H.J.; Mayaux, P.; Gallego, J.; Richards, T. & Malingreau, J.P., 2002. Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science* 297: 999–1002.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439–449.
- Anderson, J.M. & Swift, M.J. 1983. Decomposition in tropical forests. Pp. 287–309. In: Sutton C.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (Eds.). *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Special Publication Number 2 of The British Ecological Society. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Blackwell Scientific Publications.
- Anderson, J.M.; Proctor, J. & Vallack, H.W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *J. Ecol.* 71: 503–527.

- Asner, G.P.; Knapp, D.E.; Broadbent, E.N.; Oliveira, P.J.C.; Keller, M. & Silva, J.N. 2005. Selective Logging in the Brazilian Amazon. *Science* 310: 480–482.
- Babel, U. 1971. Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mittel-europäischen Wäldern. *Geoderma* 2: 297–324.
- Babel, U. 1975. Micromorphology of soil organic matter. Pp. 369–473. In: Gieseking J.E. (Ed.). *Soil components. V. 2. Organic components*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag.
- Baillie, I.C.; Ashton, P.S.; Chin, S.P.; Davies, S.J.; Palmiotto, P.A.; Russo, S.E. & Tan, S. 2006. Spatial associations of humus, nutrients and soils in mixed dipterocarp forest at Lambir, Sarawak, Malaysian Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 22: 543–553.
- Berthelin, J.; Leyval, C. & Toutain, F. 1994. Biologie des sols: rôle des organismes dans l'altération et l'humification. Pp. 143–211. In: Bonneau M. & Souchier B. (Eds.), *Pédologie. 2. Constituants et propriétés du sol*. Paris, Masson.
- Blandin, P.; Abbadie, L.; Courault, S.; Garay, I. & J.J. 1980. Etude d'un écosystème forestier mixte. I. Climat, structure de la végétation et retombées de litière. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 17(2): 181–198.
- Brasil, 2012. Lei Nº 12.651, de 25 de maio de 2012. Brasília. Presidência da República, Casa Civil, Subchefia para Assuntos Jurídicos.
- Brethes, A.; Brun, J.J.; Jabiol, B.; Ponge, J.-F. & Toutain, F. 1995. Classification of forest humus forms: a French proposal. *Annales de Sciences Forestières* 52: 535–546.
- Burghouts, T.B.A.; Van Straten, N.M. & Bruijnzeel, L.A. 1998. Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 477–506.
- Carvalho, F.A.; Nascimento, M.T. & Braga, J.M.A. 2007. Estrutura e composição florística do estrato arbóreo de um remanescente de Mata Atlântica Submontana no município de Rio Bonito, RJ, Brasil (mata do Rio Vermelho). *Revista Árvore* 31(4): 717–730.
- Cesário, F.V.; Junior, E.C.; Balieiro, F.C. & Garay, I. 2015. Formas de Húmus: potencial e perspectivas de uso na avaliação da integridade funcional de fragmentos da região Serrana do Rio de Janeiro. Pp. 219–225. In: *Serviços Ambientais em Sistemas Agrícolas e Florestais do Bioma Mata Atlântica*, Parron, L.M., Garcia, J.R., Oliveira, E.B., Brown, G.G., Prado, R.B. (eds.). Brasília, DF, Embrapa.
- Christo, A.G.; R.R. Guedes-Bruni; Sobrinho, F.A.P.; Silva, A.G. & Peixoto, A.L. 2009. Structure of the shrub-arboreal component of an Atlantic Forest fragment on a hillock in the central lowland of Rio de Janeiro, Brazil. *Interciência* 4(4): 232–239.
- Dale, V.H. & Beyeler, S.C. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3–10.
- Dean, W. 1997. With Broadax and Firebrand. *The Destruction of the Brazilian Atlantic Forest*. Pp. 1–504. Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press.
- Delecour, P. 1980. Essai de classification pratique des humus. *Pédologie* 30: 225–241.
- Descheemaeker, K.; Muys, B.; Nyssen, J.; Sauwens, W.; Haile, M.; Poesen J.; Raes, D. & Deckers, J. 2009. Humus Form Development during Forest Restoration in Enclosures of the Tigray Highlands, Northern Ethiopia. *Restoration Ecology* 17: 280–289.
- Duchaufour, Ph. & Toutain, F. 1985. Apport de la pédologie à l'étude des écosystèmes. *Bulletin d'Ecologie* 17: 1–9.
- Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Tree* 14(1): 11–16.
- Ehrenfeld, J.G. & Toth, L.A. 1997. Restoration ecology and the ecosystems perspectives. *Restoration Ecology* 5(4): 307–317.
- Embrapa, 1997. *Manual de métodos de análise de Solo*. 2a ed. Pp. 1–212. Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Brasília, Centro Nacional de Pesquisa de Solos.
- Embrapa, 2006. *Sistema brasileiro de classificação de solos*. Pp. 1–306. 2. ed. Embrapa-SPI. Rio de Janeiro, RJ, Embrapa-Centro Nacional de Pesquisa de Solos.
- Emmer, I.M. & Sevink, J. 1994. Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* 167: 281–295.
- Feller, C.; Blanchart, E.; Jabiol, B. & Greve, M.H. 2005. Quand l'humus est à l'origine de la pédologie. 1. Les travaux du forestier danois P.E. Müller (1840–1926). *Étude et Gestion des Sols* 12: 101–122.
- Finotti, R.; Kurtz, B.; Cerqueira, R. & Garay, I. 2012. Variações na estrutura diamétrica, composição florística e características sucessionais de fragmentos florestais da bacia do rio Guapiaçu (Guapi-mirim/Cachoeiras de Macacu-RJ). *Acta Botanica Brasilica* 26(2): 453–464.
- Fischer, V.H.; Bens, O. & Hüttel, R.F. 2002. Veränderung von Humusform, -vorrat, und -verteilung im Zuge vom Waldumbau-Massnahmen im Nordostdeutschen Tiefland. (Changes in Humus Form, Humus Stock and Soil Organic Matter Distribution Caused by Forest Transformation in the North-Eastern Lowlands of Germany). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121: 322–334.

- Fons, J. & Klinka, K. 1998. Chemical and biotic properties and temporal variation of moder humus forms in the rain forest near Vancouver, British Columbia. *Geoderma* 86: 83–98.
- Fons, J.; Klinka, K. & Kabzems, R.D. 1998. Humus forms of trembling aspen ecosystems in northeastern British Columbia (Lamimor). *Forest Ecology and Management* 105: 241–250.
- Fourrier, A.; Pothier, D. & Bouchard, M. 2013. A comparative study of long-term stand growth in eastern Canadian boreal forest: Fire versus clear-cut. *Forest Ecology and Management* 310:10–18.
- Garay, I.; Noronha, F. & Moraes, V.R. 2008. Raízes finas nos horizontes do topo do solo em relação a atividades extrativistas em fragmentos de Floresta Atlântica de Tabuleiros, em Sooretama, ES. *Floresta e Ambiente* 15: 34 – 48.
- Garay, I. & Kindel, A. 2001. Diversidade funcional em fragmentos de Floresta Atlântica: valor indicador das formas de húmus florestais. Pp. 350–368. In: Garay, I. & Dias, B. (Eds.). *Conservação da Biodiversidade em ecossistemas tropicais. Avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Petrópolis, Editora Vozes.
- Garay, I. & Rizzini, M.C. 2004. A Floresta Atlântica de Tabuleiros: Diversidade Funcional da Cobertura Arbórea. Pp. 200. Petrópolis, Editora Vozes.
- Garay, I. 1980. Étude d'un écosystème forestier mixte. II. Les sols. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 17(4):525–541.
- Garay, I. 2001. Avaliação do Status da Biodiversidade ao Nível do Ecossistema. Pp. 399–411. In: Garay, I. & Dias, B. (Eds.). *Conservação da Biodiversidade em ecossistemas tropicais. Avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Petrópolis, Editora Vozes.
- Garay, I. 2006. Construir as dimensões humanas da biodiversidade. Uma abordagem transdisciplinar para a Floresta Atlântica de Tabuleiros. Pp. 413–445. In: Garay, I. & Becker, B. (Eds.). *As dimensões humanas da biodiversidade. O desafio de novas relações sociedade-natureza no século XXI*. Petrópolis, Editora Vozes.
- Garay, I.; A. Kindel & de Jesus, R.M. 1995. Diversity of humus forms in the Atlantic Forest ecosystems (Brazil): the Tableland Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 16: 553–570.
- Gentry, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19–28.
- Green, R.N.; Trowbridge, R.L. & Klinka, K. 1993. Towards a taxonomic classification of humus forms. *Forest Science Monograph* 29: 1–48.
- Hobbs, R.; Arico, S.; Aronson, J.; Baron, J.; Bridgewater, P.; Cramer, V.A.; Epstein, P.R.; Ewel, J.J.; Klink, C.A.; Lugo, A.E.; Norton, D.; Ojima, D.; Richardson, D.M.; Sanderson, E.W.; Valladares, F.; Vilà, M.; Zamora, R. & Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1–7.
- Holdsworth, A.R. & Uhl, C. 1997. Fire in eastern Amazonian logged rain and the potential fire reduction. *Ecological Applications* 7: 713–725.
- ITTO, 2002. Guidelines for the restoration management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. Yokohama, International Tropical Timber Organization, Policy Development, series nº13.
- ITTO, 2012. Uses and Impacts of Criteria & Indicators for Sustainable Forest Management at the Field/FMU Level and Other Operational Levels. Pp. 76. Yokohama, International Tropical Timber Organization, Joint session of the committees, 46 session.
- Jabiol, B.; Zanella, A.; Englisch, M.; Hager, H.; Katzensteiner, K. & Waals, R. 2004. Towards an European Classification of Terrestrial Humus Forms. Freiburg (DEU), Eurosoil 2004, PRODINRA, Arquivo ouverte des productions de l'INRA.
- Jesus, R.M. & Rolim, S.G. 2005. Fitossociologia da floresta atlântica de tabuleiro em Linhares (ES). Pp. 1–149. Viçosa, Boletim Técnico SIF 19.
- Jesus, R.M. 1987. Mata Atlântica de Linhares. Aspectos florestais. Pp. 35–71. In: *Anais do Seminário sobre Desenvolvimento Econômico e Impacto Ambiental em Áreas do Trópico Úmido Brasileiro. A experiência da CVRD*. V1. Rio de Janeiro, Companhia Vale do Rio Doce (CVRD).
- Kindel, A. & Garay, I. 2001. Caracterização dos ecossistemas de Floresta Atlântica por meio das formas de húmus. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 25: 551–563.
- Kindel, A. & Garay, I. 2002. Humus form in ecosystems of the Atlantic Forest, Brazil. *Geoderma* 108: 101–118.
- Kindel, A.; Barbosa, P.M.S.; Pérez, D.V. & Garay, I. 1999. Efeito do extrativismo seletivo de espécies arbóreas da Floresta Atlântica de Tabuleiros na matéria orgânica e outros atributos do solo. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 23: 465–474.
- Klinka, K.; Wang, Q. & Carter, R.E. 1990. Relationships among humus forms, forest floor nutrients properties, and understory vegetation. *Forest Science* 36: 564–581.
- Kounda-Kiki, C.; Vaçulik, A.; Ponge, J.F. & Sarthou, C. 2006. Humus profiles under main vegetation types in

- a rock savanna (Nouragues inselberg, French Guiana). *Geoderma* 136: 819–829.
- Laurance, W.F.; Delamonica, P.; Laurance, S.G.; Vasconcelos, H.L. & Lovejoy, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lips, J. & Duivenvoorden, J.F. 1996. Fine litter input to terrestrial humus form in Colombian Amazonia. *Oecologia* 108: 138–150.
- Loranger, G.; Ponge, J.F. & Lavelle, P. 2003. Humus forms in two secondary semi-evergreen tropical forests. *European Journal of Soil Science* 54: 17–24.
- Louzada, M.A.P. 2004. As características quantitativas e qualitativas dos aportes orgânicos em Floresta Atlântica de Tabuleiros: uma avaliação da diversidade arbórea no funcionamento do ecossistema. Pp 1–350. Tese de Doutorado. Rio de Janeiro, Programa de Pós Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Louzada, M.A.P.; Curvello, A.; Barbosa, J.H.C. & Garay, I. 1997. O aporte de matéria orgânica ao solo: quantificação, fenologia e suas relações com a composição específica em área de Floresta Atlântica de Tabuleiros. *Leandra* 12: 27–32.
- Malagón, D.; Sevink, J., & Garay, I. 1989. Methods for soil analysis. Pp. 29–40. In: Müller-Dombois, D.; Little, M.A., & Van der Hammen, T. (Eds.). *Manual of methods for mountain transect studies. Comparative studies in tropical mountain ecosystems*. Paris, International Union of Biological Sciences.
- Milton, S.J. 2003. 'Emerging ecosystems' – a washing-stone for ecologists, economists and sociologists? *South African Journal of Science* 99: 404–406.
- MMA, 2002. Biodiversidade Brasileira. Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Pp. 1–404. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Neves, G.M.S. 1999. Florística e estrutura da comunidade arbustivo-arbórea em dois remanescentes de floresta atlântica secundária na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro. Pp. 1–118. Tese de mestrado. Rio de Janeiro, Museu Nacional, UFRJ.
- Oliveira, R.R. 2002. Ação antrópica e resultante sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. *Rodriguesia* 53(82): 33–58.
- Oliveira-Filho, A.T.; Tameirão-Neto, E.; Carvalho, W.A.C.; Werneck, M.; Brina, A.E.; Vidal, C.V.; Rezende, S.C. & Pereira, J.A.A. 2005. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de Floresta Atlântica sensu lato na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguesia* 56(87): 185–235.
- Olson, J. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 321–331.
- Peixoto, A.L. & Gentry, A. 1990. Diversidade e composição florística da Mata de Tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 13: 19–25.
- Pellens, R.; Garay, I. & Grandcolas, P. 2010. Biodiversity conservation and management in the Brazilian Atlantic forest: every fragment must be considered. Pp. 1–37. In: Rescigno V. & Maletta S. (Ed.). *Biodiversity Hotspots*. New York, Nova Publishers.
- Peres, C.A.; Gardner, T.A.; Barlow, J.; Zuanon, J.; Michalski, F.; Lees, A.C.; Vieira, I.C.G.; Moreira, F.M.S. & Feeley, K.J. 2010. Biodiversity conservation in human-modified Amazonian forest landscapes. *Biological Conservation* 143: 2314–2327.
- Pérez, D.V.; Alcantara, S.; Ribeiro, C.C.; Pereira, R.E.; Fontes, G.C.; Wasserman, M.A.; Venezuela, T.C.; Meneguelli, N.A.; Macedo, J.R. & Barradas, C.A.A. 2007. Composted municipal waste ejects on chemical properties of a Brazilian soil. *Bioresource Technology* 98: 525–533.
- Phillips, O.L. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity Conservation* 6: 291–311.
- Ponge, J.F. & Chevalier, R. 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management*, (233) 1: 165–175.
- Ponge, J.F. 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 57: 1048–1060.
- Ponge, J.F.; Chevalier, R. & Lousot, P. 2002. Humus Index: An Integrated Tool for the Assessment of Forest Floor and Topsoil Properties. *Soil Science Society of America Journal* 66: 1996–2001.
- Rizzini, C.M. 2000. Diversidade funcional do estrato arbóreo como indicador do status da biodiversidade em Floresta Atlântica de Tabuleiros (Linhares, ES). Pp. 1–150. Tese de Doutorado em Geografia. Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Geografia, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Rizzini, C.M.; Aduan, R.E.; Jesus, R.M. de & Garay, I. 1997. Floresta Pluvial de Tabuleiro, Linhares, ES, Brasil: Sistemas Primários e Secundários. *Leandra* 12: 54–76.

- Rodrigues, P.J. 2004. A Vegetação da Reserva Biológica União e os efeitos de borda na Mata Atlântica Fragmentada. Tese de Doutorado. Pp. 1-143. Campos dos Goytacazes, Universidade Estadual do Norte Fluminense.
- Rolim, S.G.; Couto, H.T.Z. & Jesus, R.M. 1999. Mortalidade e recrutamento de árvores na Floresta Atlântica em Linhares (ES). *Scientia Forestalis* 55: 49-69.
- Rolim, S.G.; Ivanauskas N.M.; Rodrigues, R.R.; Nascimento, M.T.; Gomes, J.M.L.; Folli, D.A. & Couto, H.T.Z. 2006. Composição Florística do estrato arbóreo da Floresta Estacional Semidecidual na Planície Aluvial do rio Doce, Linhares, ES, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20 (3): 549-561.
- Saatchi, S.; Agosti, D.; Alger, K.; Delabie, J. & Musinsky, J. 2001. Examining fragmentation and loss of primary forest in the Southern Bahian Atlantic Forest of Brazil with radar imagery. *Conservation Biology* 15: 867-875.
- Santos, R.D. dos; Barreto W.O.; Araújo, W.S.; Claessen, M.E.C.; Pérez, D.V.; Paula, J.L. de; Sousa, J.L.R. & Souza, J.S. 2004. Levantamento expedito dos solos das Reservas Florestais de Linhares e Sooretama no estado do Espírito Santo. Pp. 1-68. *Boletim de Pesquisa Desenvolvimento* no.49. Rio de Janeiro, EMBRAPA- Centro Nacional de Pesquisa de Solos.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83 (3): 247-257.
- SOS Mata Atlântica/Inpe/Isa 2014. Atlas da evolução dos remanescentes florestais. Pp 61.
- Souza, A.L.; Schettino, S.; Jesus, R.M. de & Vale, A.B. 2002. Dinâmica da regeneração natural em uma floresta ombrófila densa secundária, após corte de cipós. Reserva Natural da Companhia Vale do Rio Doce S.A., estado do Espírito Santo, Brasil. *Revista Árvore* 26 (4): 411-419.
- Tabarelli, M.; Mantovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Taylor, A.R.; Hart, T. & Chena, H.Y.H. 2013. Tree community structural development in young boreal forests: A comparison of fire and harvesting disturbance. *Forest Ecology and Management* 310: 19-26.
- Thomas, W.W.M.; Carvalho, A.M.V.; Amorim, A.M.A.; Garrison, J. & Arbeláez, A. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity Conservation* 7: 311-322.
- UNEP, 2001. Assessment of the status of the world's remaining closed forests. Pp. 1-67. Nairobi, Kenya, United Nations Environment Program.
- Vanandel, J. & Aronson, J. 2012. *Restoration Ecology: The New Frontier* (2a ed.). Pp. xvii+381. Oxford, Blackwell Publishing.
- Vicens, R.S.; Cruz, C.B.M. & Rizzini, M.C. 1998. Utilização de técnicas de sensoriamento remoto na análise da cobertura vegetal da Reserva Florestal de Linhares, ES. Pp. 1561-1572. In: *Anais do IX Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*. São José dos Campos, São Paulo, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais.
- Villela, D.M.; Nascimento, M.T.; Aragão, L.E.O.C. & Gama, D.M. 2006. Effect of selective logging on forest structure and nutrient cycling in a seasonally dry Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 33: 506-516.
- Zanella, A.; Jabiol, B.; Ponge, J.F.; Sartori, G.; De Waal, R.; Van Delft, B.; Graefe, U.; Cools, N.; Katzensteiner, K. & Hager, H. 2009. Toward a european humus forms reference base. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 85: 145-151.

Anexo: Lista das 30 espécies mais importantes nas amostras das florestas primárias e secundárias. número de coleção no Herbário CVRD; abreviação e grupo sucessional. PI: espécies pioneiras; SI: espécies secundárias iniciais; ST: espécies secundárias tardias; CL: espécies climáticas.

Família	Herbário CVRD	Abreviação	Grupo
ACHARIACEAE			
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi.) A. Gray	327	CARBRA	CL
ANACARDIACEAE			
<i>Astronium concinnum</i> (Engl.) Schott	153	ASTCON	SI
<i>Spondias</i> cf. <i>macrocarpa</i> Engl.	86	SPOMAC	SI
<i>Spondias venulosa</i> Mart. ex Engl.	85	SPOVEN	SI
ANNONACEAE			
<i>Guatteria sellowiana</i> Schldtl.	300	GUASEL	SI
<i>Annona dolabripetala</i> Raddi	301	ANNNEO	SI
APOCYNACEAE			
<i>Geissospermum laeve</i> (Vell.) Baill.	282	GEILAE	CL
ARALIACEAE			
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyermark & Frodin	175	SCHMOR	PI
ARECACEAE			
<i>Astrocaryum aculeatissimum</i> (Schott) Burret	506	ASTACU	CL
<i>Allagoptera caudescens</i> (Mart.) Kuntze	509	ALLCAU	SI
BIGNONIACEAE			
<i>Handroanthus riococensis</i> A. Gentry	195	HANRIO	SI
BORAGINACEAE			
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	140	CORECA	SI
BURSERACEAE			
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March. subsp. <i>heptaphyllum</i>	76	PROHEP	SI
<i>Protium</i> aff. <i>warmingianum</i> March.	12	PROWAR	ST
CARICACEAE			
<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A. DC.	230	JACHEP	SI
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	229	JACSPI	PI
CARYOCARACEAE			
<i>Caryocar edule</i> Casar.	291	CAREDU	ST
CHRYSOBALANACEAE			
<i>Couepia schottii</i> Fritsch	250	COUSCH	CL
COMBRETACEAE			
<i>Terminalia mameluco</i> Pickel	286	TERMAM	SI
EUPHORBIACEAE			
<i>Brasilicroton mamoninha</i> P.E. Berry & Cordeiro	232	BRAMAM	SI
<i>Caryodendron janeirense</i> Müll. Arg.	10	CARJAN	ST
<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	141	GLYAMA	SI
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	71	JOAPRI	PI
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	418	SAPGLA	SI
<i>Sebastiania discolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	498	SEBDIS	ST
<i>Senefeldera multiflora</i> Mart.	331	SENMUL	CL
FABACEAE			
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth.	204	DALNIG	SI
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	208	DIAGUI	ST
<i>Dimorphandra jorgei</i> M.F. Silva	281	DIMJOR	SI
<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	166	GONMAR	ST
<i>Inga striata</i> Benth.	183	INGSTR	SI
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Az. - Tozzi & H.C. Lima	262	LONCUL	SI
<i>Machaerium fulvovenosum</i> H.C. Lima	205	MACFUL	ST
<i>Moldenhawera papillanthera</i> L.P. Queiroz, G.P. Lewis & R. Allkin	84	MOLPAP	SI
<i>Parkia pendula</i> (Willd.) Benth.	218	PARPEN	SI
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) G.P. Lewis & M.P.M. de Lima	24	PSECON	SI
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl.	283	PTEROH	SI
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	23	SENPOL	SI
<i>Swartzia apetala</i> var. <i>glabra</i> (Vogel) R.S. Cowan	395	SWAAPE	CL
LAURACEAE			
<i>Ocotea elegans</i> Mez	439	OCOELE	CL
LECYTHIDACEAE			
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze.	215	CARLEG	ST

<i>Eschweilera</i> cf. <i>ovata</i> (Cambess.) Miers.	178	ESCOVA	ST
<i>Lecythis lanceolata</i> Poir.	325	LECLAN	CL
<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A.Mori	193	LECLUR	CL
MALPIGHIACEAE			
<i>Byrsonima stipulacea</i> (Juss.) Nied.	256	BYRSTI	PI
MALVACEAE			
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	179	ERIMAC	SI
<i>Hydrogaster trinervis</i> Kuhlms.	72	HYDTRI	SI
<i>Pavonia calyculosa</i> St.-Hilaire & Naudin	9	PAVCAL	PI
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	272	PSEGRA	SI
<i>Quararibea penduliflora</i> (A.St.Hil.) K. Schum.	313	QUAPEN	CL
<i>Sterculia speciosa</i> Ducke	176	STESPE	CL
MELIACEAE			
<i>Cedrela odorata</i> Linn.	118	CEDODO	SI
<i>Trichilia casaretti</i> C.DC.	449	TRICAS	CL
MORACEAE			
<i>Brosimum glaucum</i> Taub.	220	BROGLA	ST
<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	353	BROGUI	CL
<i>Ficus gomelleira</i> Klunth & Bouche	243	FICGOM	SI
<i>Helicostylis tomentosa</i> (Poep. et Endl.) Rusby	207	HELTOM	ST
<i>Naucleopsis oblongifolia</i> (Kuhlms.) Carauta	53	NAUOBL	CL
<i>Pourouma guianensis</i> Aubl. subsp. <i>guianensis</i>	352	POUGUI	CL
<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaudich.	139	SORGUI	CL
MYRISTICACEAE			
<i>Virola gardneri</i> (A.DC.) Warb.	69	VIRGAR	CL
<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	70	VIRBIC	CL
MYRTACEAE			
<i>Calyptanthes lucida</i> var. <i>polyantha</i> (Berg) C.D.Legrand	499	CALLUC	CL
<i>Campomanesia espiritosantensis</i> Landrum	391	CAMESP	CL
<i>Eugenia excelsa</i> O.Berg	64	EUGEXC	ST
<i>Eugenia fusca</i> O.Berg	64	EUGFUS	ST
<i>Eugenia platyphylla</i> O.Berg	366	EUGPLA	CL
<i>Plinia involocrata</i> (Berg) McVaugh.	206	PLIINV	ST
NYCTAGINACEAE			
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	216	GUAOPP	SI
<i>Pisonia</i> aff. <i>ambigua</i> Heimerl	237	PISAMB	SI
RUTACEAE			
<i>Galipea</i> cf. <i>laxiflora</i> Engl.	155	GALLAX	CL
<i>Neoraputia alba</i> (Nees & Mart.) Emmerich	37	NEOALB	CL
<i>Ravenia infelix</i> Vell.	269	RAVINF	CL
SALICACEAE			
<i>Banara brasiliensis</i> (Schott) Benth.	426	BANBRA	SI
<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	421	CASCOM	CL
SAPINDACEAE			
<i>Cupania</i> cf. <i>scrobiculata</i> L.C. Rich.	88	CUPSCR	CL
<i>Pseudima frutescens</i> (Aubl.) Radlk.	523	PSEFRU	CL
SAPOTACEAE			
<i>Chrysophyllum</i> aff. <i>januariense</i> Eichler	381	CHRJAN	CL
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	54	CHRGON	CL
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	2	ECCRAM	ST
<i>Manilkara bella</i> Monach.	275	MANBEL	CL
<i>Manilkara salzmannii</i> (A.DC.) H.J.Lam	240	MANSAL	CL
<i>Micropholis</i> aff. <i>gnaphalocladus</i> Pierre	109	MICGNA	CL
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart. & Eichler.) Pierre	130	MICCRA	CL
<i>Pouteria</i> aff. <i>guianensis</i> Aubl.	59	POUGUI	CL
<i>Pouteria butyrocarpa</i> (Kuhlms.) T.D.Penn.	234	POUBUT	CL
<i>Pouteria coelomatica</i> Rizzini	3	POUCOE	ST
OLACACEAE			
<i>Schoepfia brasiliensis</i> A. DC.	341	SCHOBL	CL
SIMAROUBACEAE			
<i>Simaruba amara</i> Aubl.	114	SIMAMA	SI
VIOLACEAE			
<i>Rinorea bahiensis</i> (Morici.) Kuntze	334	RINBAH	CL

