

HÚMUS FLORESTAIS: SÍNTESE E DIAGNÓSTICO DAS INTERRELAÇÕES VEGETAÇÃO/SOLO

GARAY, I. & SILVA, B.A.O.

Resumo

O presente trabalho procura, numa abordagem essencialmente ecossistêmica, re-situar o problema da matéria orgânica do solo sob seu aspecto interativo maior: o das interrelações vegetação/solo. O estudo macro-morfológico dos tipos de húmus em alguns ecossistemas de Florestas Costeira Intertropical é situado em relação às diferentes abordagens e resultados da bibliografia sobre matéria orgânica de solos florestais. São, assim, explicitadas as diferentes utilizações da noção de húmus subjacentes a diversas pesquisas, para apresentar posteriormente nossos resultados sobre a estrutura macromorfológica e a classificação de húmus de Restinga e de Floresta Atlântica.

Estes resultados contradizem a hipótese geralmente admitida, segundo a qual em região tropical a rápida decomposição dos restos foliares determina estruturas húmicas de tipo mull. A dinâmica do processo interativo entre o substrato mineral, os aportes foliares e os agentes biológicos - microrganismos e fauna - é analisada, a fim de elucidar os fatores que determinam a diversidade de húmus em florestas costeiras.

Abstract

"Forest humuses: synthesis and diagnosis of vegetation/soil interrelations."

With an essentially ecosystem approach this paper tries to present the problem of the soil organic matter under its most interactive aspect: soil-vegetation interrelationships. The macro-morphological study of the humus type in some forest ecosystems of the intertropical Brazilian coast faced both with different approaches and bibliography results about organic matter of forest soils. Thus, the different uses of the humus concept, which permeates different research, will be clarified to show further ahead our results both about the quantitative characteristics of humus layers and their morphological structure in order to classify the humus forms of the Resting and Atlantic forest.

The results contradict the hypothesis, generally accepted, that in tropical regions the faster recycling of soil organic matter leads to determine humic structures of the mull-like type. The dynamics of the interactive processes among litter fall, mineral substrata and decomposer communities (microorganisms and fauna) is analyzed in order to elucidate the factors which determine the diversity of the humus form in Brazilian coastal forests.

Introdução

Nos solos florestais, entende-se por húmus no sentido amplo o conjunto dos horizontes orgânicos de superfície; consideram-se tanto as camadas exclusivamente orgânicas - camadas holorgânicas A_0 (ou A_{00} e A_0 , segundo os autores), superpostas ao primeiro horizonte orgânico-mineral - quanto este primeiro horizonte (A_1), de natureza hemiórgânica (TOUTAIN, 1974, 1981, 1987).

Outras acepções mais restritas sempre referidas à matéria orgânica do solo (SOM), excluem os horizontes holorgânicos, contrapondo-se a esta noção de húmus no sentido amplo. Desta maneira, pode se entender por húmus apenas a matéria orgânica que não apresenta sinais visíveis de qualquer estruturação macroscópica vegetal; trata-se, neste caso, da matéria orgânica amorfa que, no entanto, pode conservar a nível microscópico restos da estrutura vegetal que lhe deu origem. Matéria orgânica celular ou matéria orgânica fresca, ou em processo de humificação, são termos propostos para esta última situação (ver, por exemplo, DOMMERMUES & MANGENOT, 1970; SWIF *et al.*, 1979; Toutain, 1981).

Resta, ainda, considerar a fração de matéria orgânica edáfica que resulta de uma profunda transformação dos aportes orgânicos ao solo, fundamentalmente de caráter biológico, a humificação. Com efeito, o processo de humificação cuja conseqüência maior é a formação de uma matéria orgânica coloidal, de coloração escura, resulta freqüentemente de neoformação microbiana, se bem que não devam ser descartados processos químicos de condensação de precursores fenólicos. Estes precursores, por sua vez, podem originar-se do ataque da lignina - ou compostos similares - pelos microrganismos (DUCHAUFOR, 1980; STEVENSON, 1982; ANDREUX *et al.*, 1990). É esta matéria orgânica que possui a capacidade de ligar-se, de maneira mais ou menos estável, aos elementos minerais do solo (argilas, óxidos de ferro e de alumínio). Características físicas e químicas, ainda que insuficientemente conhecidas até o momento, convergem para a definição do húmus no sentido estrito.

Procurar oposição entre estas diversas acepções do termo húmus, ou considerá-las um mero problema de caráter semântico, carece de sentido: assim como a estrutura das camadas orgânicas do solo, o caráter físico e químico da matéria orgânica amorfa integrada ao primeiro horizonte orgânico-mineral representa a manifestação constante - quando o ecossistema se encontra em relativo equilíbrio - de um conjunto de processos dinâmicos próprios do sub-sistema de decomposição. Mineralização progressiva e novas sínteses da matéria orgânica se entre-cruzam nas distintas etapas da transformação biológica dos aportes ao solo, cuja resultante global é a reciclagem dos nutrientes essenciais que asseguram a manutenção da produtividade vegetal.

Dentro desta perspectiva, essencialmente ecossistêmica, importa em todo caso re-situar o problema da matéria orgânica do solo sob seu aspecto interativo maior: o das interrelações vegetação/solo. É neste sentido que um esboço de síntese é proposto a seguir.

As formas clássicas de húmus

a. Estrutura dos horizontes orgânicos de superfície

É da agronomia, e mais precisamente a partir dos trabalhos de MÜLLER em 1887, que o termo húmus mull, empregado por oposição ao mor -ou húmus coprógeno-, nos chega carregado de significação. Se o primeiro está associado a uma grande produtividade vegetal, solos ricos e aerados com alta atividade de oligoquetos lombricídeos, o segundo aparece ligado a solos florestais pobres com sinais evidentes de acumulação de matéria orgânica superficial.

No entanto, tivemos de esperar os anos cinquenta, e sobretudo o desenvolvimento da micromorfologia de solos, para chegar à constatação do papel decisivo da fauna no processo de gênese e manutenção das diferentes formas de húmus (KUBIENA, 1955a, 1955b, 1964; SHEFFER & ULRICH, 1960; ZACHARIAE, 1965; BABEL, 1971a, 1971b, 1972; JEANSON, 1977). Quanto à biologia de solos, tratou-se de avaliar a importância relativa dos diversos grupos que compõem a mesofauna e relacioná-los aos distintos tipos de húmus, como o demonstra, por exemplo, o esquema proposto por WALLWORK (1970): lombricídeos, juntamente com térmitas, seriam dominantes nos mull florestais; nos dysmoder (mor), com forte acumulação de matéria orgânica na superfície, ácaros e colêmbolos seriam os grupos mais abundantes.

Atualmente, costuma-se distinguir três tipos principais de formas de húmus: mull, moder e dysmoder, a partir de uma simples descrição macromorfológica (HESSELMANN, 1926; SHEFFER & ULRICH, 1960; Babel, 1971a; BRUN, 1978; KLINKA *et al.*, 1981; TOUTAIN, 1981), (Fig. 1). Sob este ponto de vista, a ocorrência de uma descontinuidade morfológica entre a matéria orgânica figurada -restos foliares e outros materiais vegetais diversos- e o primeiro horizonte orgânico-mineral é o traço essencial de um húmus tipo mull; o folhicho repousa diretamente sobre a superfície do solo. Quanto aos húmus do tipo moder, sua característica fundamental é a presença, sob os restos foliares, de um horizonte de matéria orgânica amorfa, sustentado por abundantes raízes finas -horizonte H-, que se dilui progressivamente no interior do horizonte A₁. O dysmoder constitui nada mais que uma forma extrema de um húmus do tipo moder, no qual a intensa acumulação orgânica sobre o primeiro horizonte orgânico-mineral associada à débil atividade biológica, se manifesta por uma descontinuidade entre o horizonte holorgânico H e o primeiro horizonte hemiórgânico A₁ (DUCHAUFOR, 1980; TOUTAIN, 1981).

Além destas características principais, é necessário, para se chegar a esta primeira classificação global dos tipos de húmus, distinguir diferentes camadas orgânicas, previamente definidas (Tab. 1). Pode-se deste modo, tanto realizar uma avaliação microscópica da estrutura estudada (através da inclusão do solo em lâminas de resina ou do estudo de pequenas amostras), como quantificar as distintas camadas a partir de amostragens no terreno (BABEL, 1971a; PONGE, 1985, 1988; GARAY, 1989; GARAY *et al.*, 1992). A primeira abordagem permite

sobretudo aprofundar o conhecimento das estruturas orgânicas, integrando às vezes novas formas de humificação ou a sua gênese; na quantificação das camadas orgânicas, o objetivo é o avanço no sentido de uma interpretação dinâmica do processo de decomposição, em relação às variáveis pedológicas (GARAY *et al.*, 1992). Cabe assinalar que existem, fora desta classificação geral, estudos mais detalhados sobre as distintas formas de húmus para as regiões temperadas (BERNIER, 1975; BRUN, 1978; DELECOUR, 1980; KLINKA *et al.*, 1981).

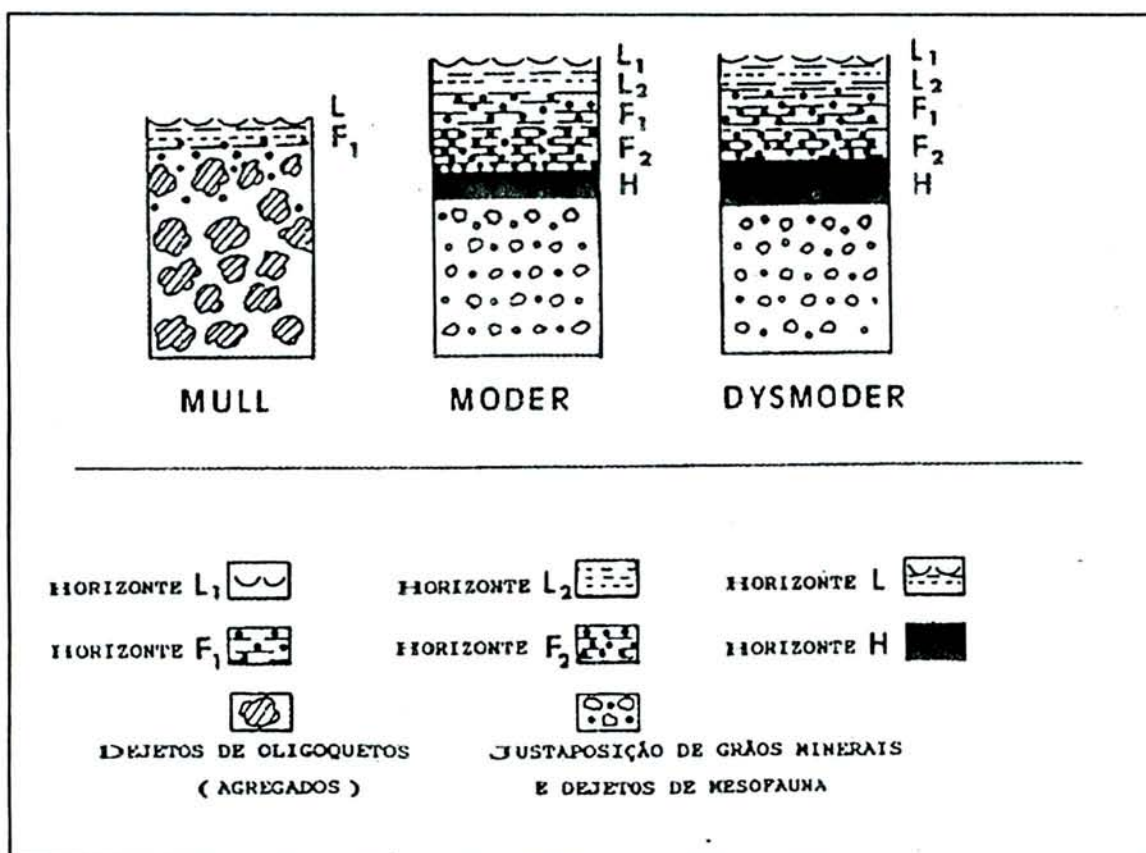


Figura 1 - Representação esquemática dos três tipos clássicos de húmus. Segundo BABEL, modificado (1971a).

Deve ser ressaltado que, fornecendo suporte a esta classificação geral ou subjacente aos estudos detalhados sobre as formas de húmus, uma idéia básica permanece: a que relaciona estas formas com a velocidade de transformação -ou decomposição- dos detritos orgânicos oriundos da cobertura vegetal, notadamente das folhas mortas que se depositam sobre o solo. Na realidade, mull, moder e dysmoder representam uma série decrescente desta velocidade: se em um mull os aportes foliares anuais permanecem no máximo pouco mais de um ano e, freqüentemente, uns poucos meses (deixando extensões desnudas de folhíço em certas épocas), em um dysmoder, uma dezena de anos pode representar o tempo necessário à decomposição de restos foliares da mesma ordem de grandeza.

Tabela 1 - Caracterização das camadas holorgânicas. Segundo BABEL, modificado (1971a).

Horizonte L	folhiço fresco, formado por folhas praticamente inteiras.
sub-horizonte L1	folhas sem sinais visíveis de ataque fúngico.
sub-horizonte L2	folhas evidenciando ataque fúngico (manchas claras).
Horizonte F	folhiço em decomposição, formado por restos foliares fragmentados.
sub-horizonte F1	restos foliares com menos de 10% em volume de matéria orgânica fina.
sub-horizonte F2	quantidades similares de fragmentos foliares e matéria orgânica fina.
Horizonte H	mais de 70% em volume de matéria orgânica fina.
sub-horizonte H1	composto essencialmente por material orgânico fino, mas com fragmentos foliares (FH)
sub-horizonte H2	dominância de matéria orgânica fina com presença de material mineral.

b. Matéria orgânica do solo e formas de húmus.

O húmus no sentido estrito é a fração orgânica do horizonte A₁ que se encontra mais ou menos fortemente ligada à fração mineral argilosa. Esta fração é identificada fundamentalmente por esta união e, como consequência, por seu tamanho, já que apenas moléculas orgânicas e não restos foliares maiores são susceptíveis de estabelecer união química com as partículas minerais de diâmetro inferior a 2µm, as argilas.

Todas as frações húmicas possuem em comum um núcleo formado por compostos cíclicos -derivados fenólicos-, diferindo entre si tanto pela importância da condensação destes compostos e pelo desenvolvimento de cadeias alifáticas laterais, como pela intensidade da união matéria orgânica-material mineral. Cabe esclarecer que a identificação dos compostos húmicos resulta essencialmente dos métodos analíticos e de fracionamento utilizados. São estas frações húmicas que contêm as maiores concentrações de nitrogênio, fato que permitiu o estabelecimento de uma relação entre a evolução da matéria orgânica do solo, seu tamanho e o valor da relação C/N (DOMMERMUES & MANGENOT, 1970; ADRIAN, 1985; WANG *et al.*, 1985; BALESANT *et al.* 1991).

Geralmente, uma separação densimétrica - aplicada a partículas de diâmetro inferior a $50\mu\text{m}$ - constitui-se no primeiro passo metodológico do fracionamento orgânico: a matéria orgânica não ligada à fração mineral permanece na solução densa, enquanto que partículas mais pesadas, em razão particularmente da união orgânico-mineral, precipitam como consequência ou não de centrifugação, dependendo do método adotado. Tratado em meio alcalino, este precipitado libera ácidos fúlvicos e húmicos, formando a chamada fração alcalino-solúvel, em contraposição às huminas que permanecem no precipitado. Um novo tratamento ácido do sobrenadante faz precipitar primeiramente os ácidos húmicos, com maior condensação de núcleos fenólicos e de cadeias alifáticas menos desenvolvidas que os ácidos fúlvicos. Os ácidos húmicos podem, todavia, ser separados em duas categorias: cinzas e pardos, por eletroforese (DUCHAUFOR, 1977; BRUCKERT *et al.*, 1979).

As huminas podem, por sua vez, ser separadas em distintas categorias: huminas microbianas - m_1 -; huminas herdadas, cuja estrutura orgânica é próxima dos precursores foliares originais - m_2 -; huminas de insolubilização - m_3 -, formadas por precursores fenólicos insolubilizados, sobretudo por ferro, e huminas evoluídas - m_4 - (DUCHAUFOR, 1977, 1980). Exceto a humina microbiana e a humina herdada, todas estas frações orgânicas apresentam um aumento no grau de condensação do núcleo aromático no sentido ácidos fúlvicos, ácidos húmicos, huminas (ZIECHMANN, 1964; DUCHAUFOR, 1977, 1980).

Criticado fortemente por alguns autores (DOMMARGUES & MANGENOT, 1970), os métodos de fracionamento químico permanecem ainda hoje como dos poucos existentes para o estudo da matéria orgânica humificada de solos. A este respeito, continuam a ser válidos quando utilizados com caráter comparativo, não apenas associados às distintas formas de húmus (Fig. 2; Tab. 2), servindo também para caracterizar mudanças produzidas pela utilização de solos florestais (Fig. 3). É ainda *a posteriori* que pode ser realizada uma análise química detalhada destas frações por métodos cromatográficos e espectroscópicos (MARTIN *et al.*, 1963; SCHNITZER, 1965; SCHNITZER & KHAN, 1972; PAOLINI, 1980).

Sejam quais forem os limites metodológicos no estudo da matéria orgânica de solos, não é entretanto menos correto considerar que existe uma relação entre a importância relativa das distintas frações orgânicas e as formas de húmus. Húmus do tipo moder e dysmoder caracterizam-se pela predominância de matéria orgânica celular. Inversamente, húmus do tipo mull apresentam maior evolução da matéria orgânica. Como corolário, os valores da relação C/N diminuem segundo a seqüência dysmoder, moder, mull.

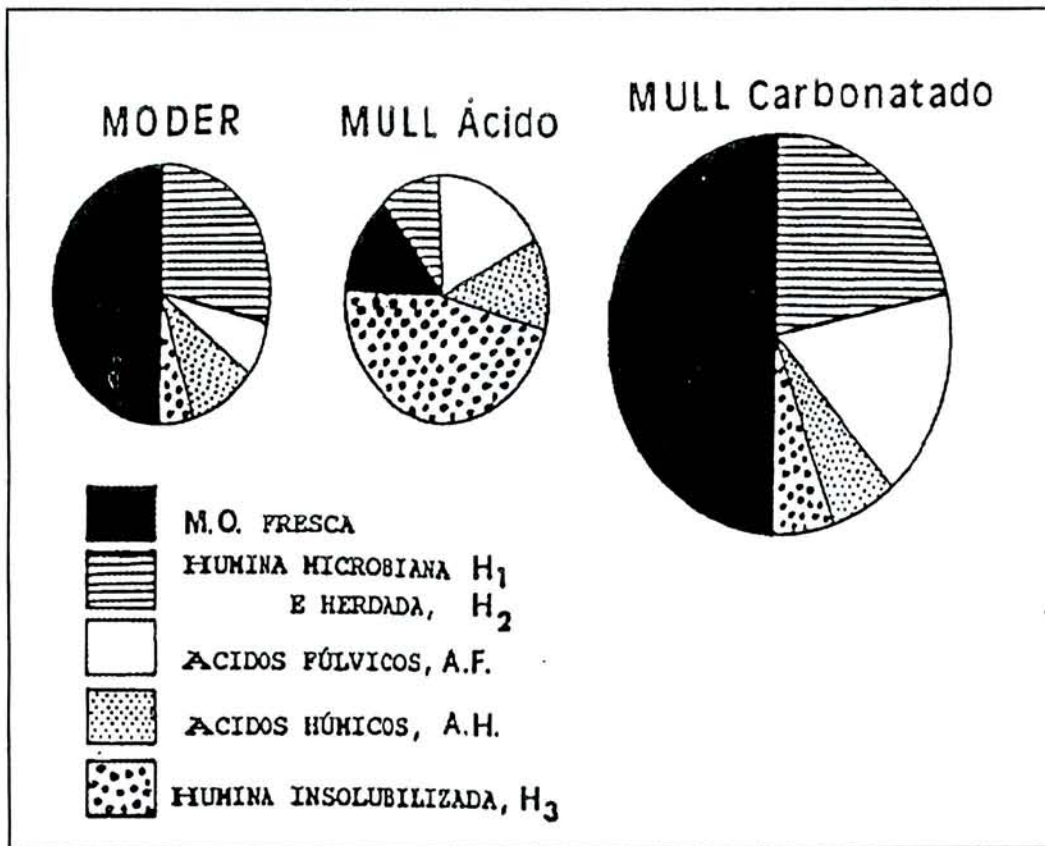


Figura 2 - Composição média de três tipos de húmus florestais temperados (horizontes hemi-orgânicos A₁). A superfície do círculo é proporcional à quantidade de material orgânico em %. Segundo DUCHAUFOR, 1980, modificado.

Tabela 2 - Repartição do carbono depois do fracionamento da matéria orgânica (em % de peso de solo seco a 1050C). Segundo TOUTAIN & VEDY, 1975.

	CD	AF	AH	H ₁ +H ₂	H ₃
Mull	0,630	0,184	0,105	0,303	0,038
Moder	0,341	0,060	0,019	0,154	0,108

CD: carbono precipitado por densimetria;

AF: ácidos fúlvicos;

AH: ácidos húmicos

H₁+H₂: humina de insolubilização;

H₃: humina herdada.

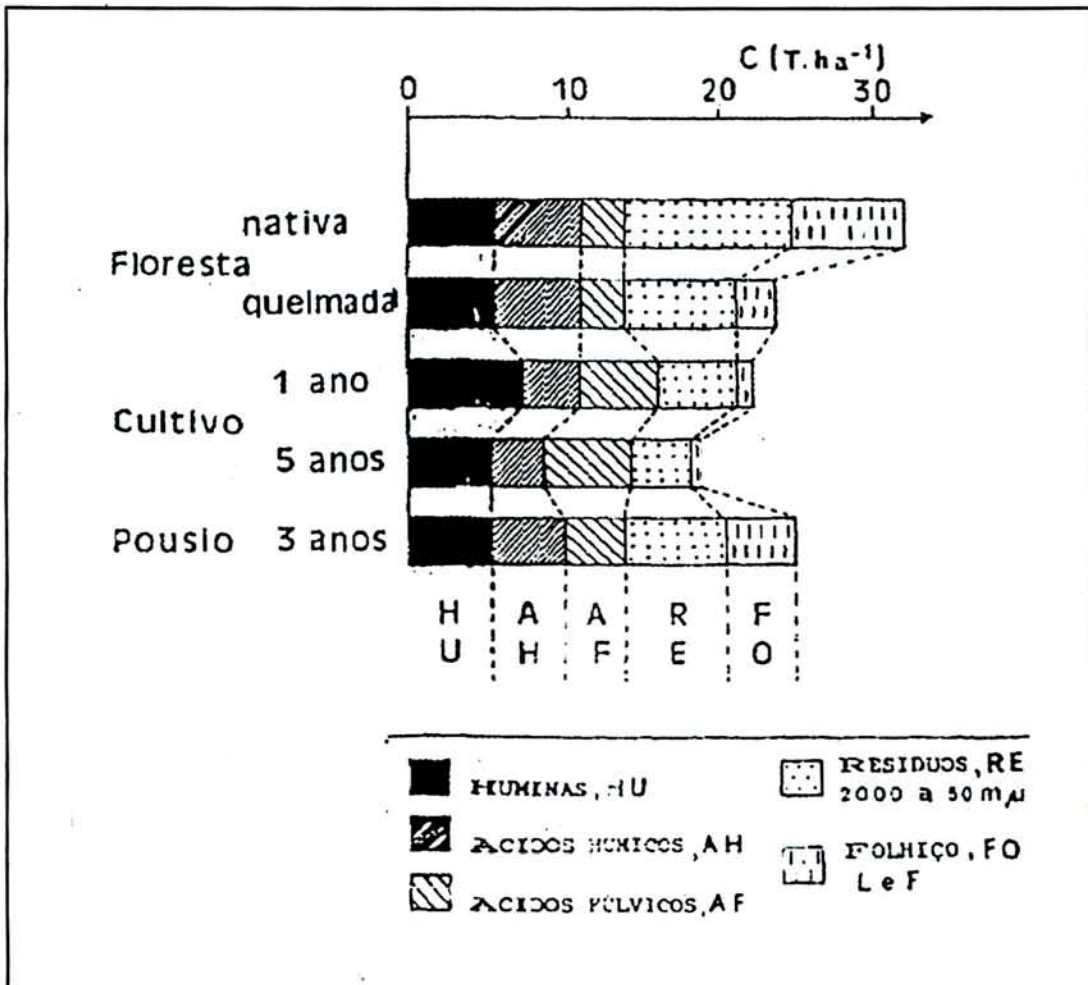


Figura 3 - Distribuição de carbono orgânico no horizonte A de um latossolo na Amazônia. Segundo ANDREUX *et al.*, 1990, modificado.

As formas de húmus em alguns ecossistemas de florestas costeiras intertropicais

É clássica a suposição de que em região tropical e intertropical a temperatura desempenha um papel de fundamental importância na dinâmica da decomposição da matéria orgânica de solos, quando a umidade não é fator limitante (SWIF *et al.*, 1979). A partir desta hipótese geral, duas conseqüências parecem evidentes: a primeira é que freqüentemente as formas de húmus corresponderiam a um mull. A segunda refere-se aos estoques orgânicos no interior do primeiro horizonte pedológico A₁; comparativamente, estes seriam bem mais importantes em região temperada que em região tropical já que, devido às altas temperaturas médias desta última, a intensidade da mineralização ultrapassaria a velocidade dos processos de sínteses húmicas ou de simples conservação da matéria orgânica celular.

Se a regra geral de um empobrecimento orgânico progressivo desde os solos temperados até as baixas latitudes não pode mais ser admitida (SANCHEZ *et al.*, 1982), pode-se considerar o mesmo em relação às formas de húmus, como o demonstram nossos resultados.

Numa primeira aproximação, dois grandes tipos fisionômicos podem ser identificados entre as florestas costeiras do litoral intertropical brasileiro. As Matas de Restinga correspondem formações arbóreo-arbustivas, de porte baixo e intermediário, com não mais de uma dezena de metros, sobre sedimentos quaternários próximos ao mar. Florestas instaladas sobre as encostas da Serra do Mar, ou em direção ao norte do Espírito Santo, sobre tabuleiros da Formação Barreiras, costumam receber a denominação comum de Mata Atlântica.

Matas de Restinga do litoral fluminense -que se diferenciam pela estrutura da vegetação (ARAÚJO & HENRIQUES, 1984)- apresentam húmus cujos tipos vão de um moder a um dysmoder, dependendo da acumulação orgânica superficial e do valor da relação C/N do horizonte A₁ (Fig. 4). Em todos os casos estudados, a estrutura do horizonte A₁ é particular devido, sem dúvida, às suas características granulométricas -areias grosseiras- e à concomitante ausência de fauna endógena o que, por sua vez, limita o desenvolvimento do horizonte hemiórgânico a escassos 10cm (da ordem de -10 a -15), (Tab. 3). Em síntese, constata-se um funcionamento superficial do sub-sistema de decomposição e condições que inviabilizam a formação de complexos argilo-húmicos.

Tabela 3 - Caracterização granulométrica de três solos de Mata de Restinga (Maricá -moitas-, Grumari e Ilha Cardoso 1) e de uma Mata de Restinga sobre substrato cristalino (Ilha Cardoso 2). Segundo GARAY, BARROS & KINDEL, em prep.

	Arcia grossa	Arcia fina	Silte	Argila
Maricá (moitas)	91,50	1,30	4,70	2,50
	1,11	0,21	0,91	0,27
Grumari	93,20	1,90	2,90	2,00
	0,36	0,23	0,35	0,00
Ilha Cardoso 1	87,44	5,22	3,11	4,22
	1,20	0,55	0,31	0,49
Ilha Cardoso 2	62,60	14,90	14,40	8,10
	1,78	1,91	0,73	0,64

\bar{x} e (s/\sqrt{n}) % em peso ; n=10.

A capacidade de troca catiônica, nestes sistemas, depende de uma matéria orgânica pouco evoluída, estreitamente relacionada com a vegetação que lhe dá origem (GARAY *et al.*, 1991). Apesar de diferenças nutritivas -ou de fertilidade- dos solos sobre os quais repousam as Matas de Restinga, a conservação do estoque nutritivo depende fortemente da matéria orgânica superficial, não restando dúvida que a fragilidade constitui o traço essencial, tanto destes ecossistemas quanto de seus solos.

A situação difere quando a floresta se instala sobre rochas cristalinas que emergem entre o continente e as áreas de restinga. A erosão do substrato, *in situ*, fornece maior quantidade de elementos finos -argilas- como é o caso da Ilha Cardoso, situada no interior de uma lagoa (sistema lagunar de Maricá, RJ). Com mais de 20% de argila e silte, o horizonte A₁ apresenta uma importante estruturação, de maneira que mais de 50% são agregados, alguns deles colonizados em seu interior por térmitas, sem dúvida, húmívoros. Correlativamente, coexistem zonas nas quais a estrutura das camadas orgânicas corresponde a um moder com outras que não apresentam indícios da existência de uma camada holorgânica H. Denominamos a este tipo de húmus "moder-mull", assumindo como hipótese a existência de um duplo sistema de decomposição, um superficial correspondendo a um moder, o outro no interior do horizonte A₁, semelhante a um mull (GARAY *et al.*, 1991).

Quanto aos húmus da Floresta Atlântica, nossos resultados apóiam a existência de uma importante variação. Associado a um podzol distrófico e sobre sedimento arenoso, pode instalar-se e manter-se um húmus do tipo moder, com um desenvolvimento tão importante das estruturas holorgânicas quanto um dysmoder da Mata de Restinga (Fig. 5), (GARAY *et al.*, 1992).

Contraopondo-se a esta forma de humificação, um húmus do tipo mull encontra-se em equilíbrio com a floresta climácica da região: a Mata Alta de Tabuleiros. Mais uma vez, a estruturação do horizonte A₁ parece resultar sobretudo da atividade dos térmitas; apesar da estrutura igualmente arenosa dos primeiros centímetros deste horizonte, o progressivo enriquecimento em argilas com o aumento da profundidade, próprio de um solo podzólico, favorece sem dúvida a instalação destes animais. Em contrapartida, a ausência de oligoquetos anécicos - grupo essencial na gênese de mull florestais - estaria associada à relativamente débil precipitação média anual da região (1300mm) (JESUS, 1987). Como fica assinalado para outros ecossistemas, em particular savanas herbáceas, é com o decréscimo das precipitações anuais que os térmitas substituem os oligoquetos como agentes principais da estruturação do horizonte hemiórgânico (LEPAGE, 1983).

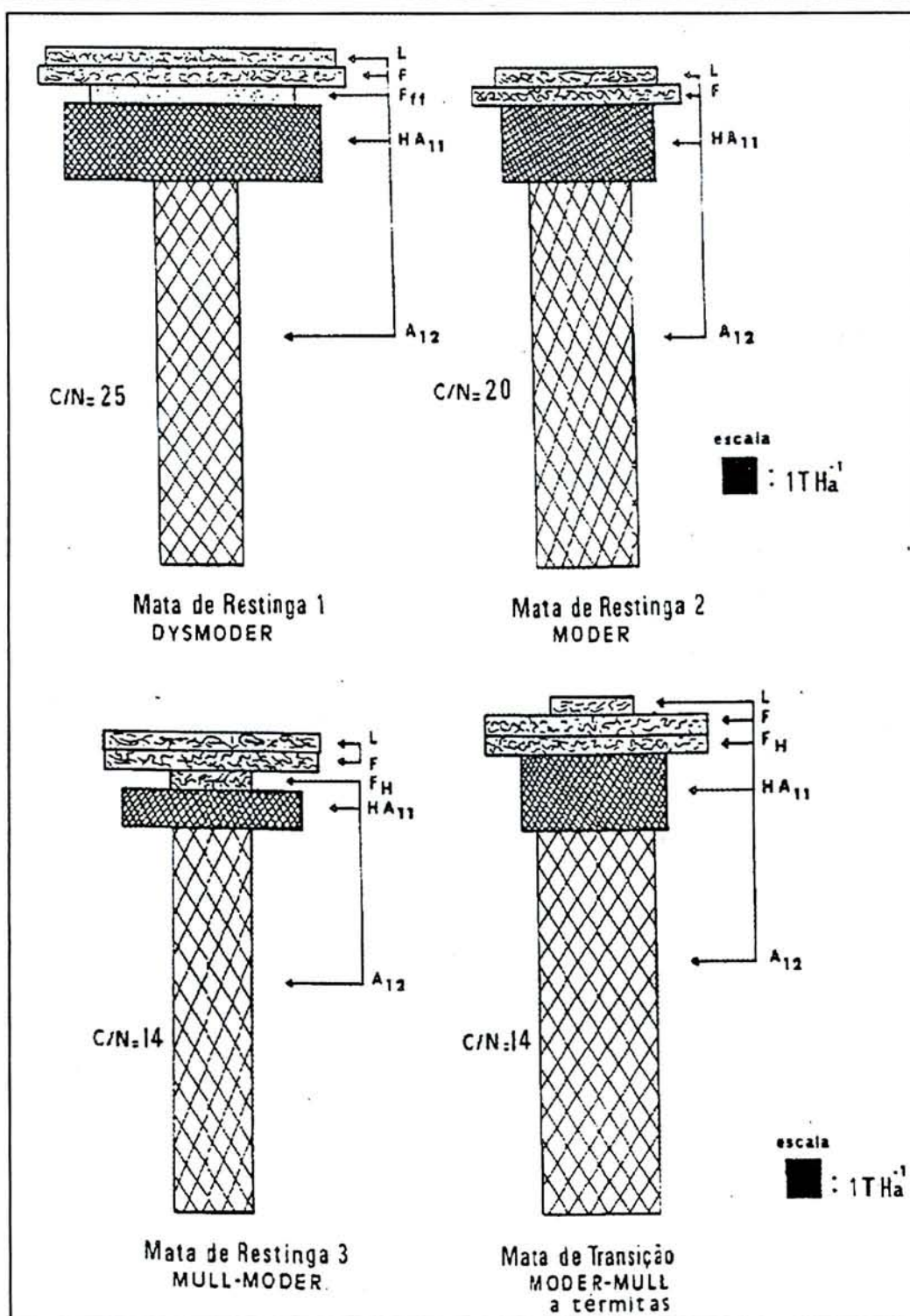


Figura 4 - Perfis húmicos em algumas Matas de Restinga do litoral fluminense. Mata de Restinga 1: (Maricá, Moitas); Mata de Restinga 2: (Grumari); Mata de Restinga 3: (Maricá, Ilha Cardosa); Mata de Transição (Ilha Cardosa - afloramento cristalino).

Fff: fração fina da camada F; FH: restos foliares de camada F; HA₁₁: horizonte H mais horizonte hemisférico A₁₁. Segundo GARAY, BARROS & KINDEL, em prep.

Pendente e altura são duas variáveis predominantes nos ecossistemas montanhosos. A um dado piso altitudinal, correspondendo em geral a um tipo de ecossistema, é a pendente que origina uma forte variabilidade abiótica, primeiramente fruto da insolação; em seguida, do declive. Do ponto de vista da humificação existem, assim, mudanças de temperatura, umidade e de natureza do material parental, de acordo com os sítios de estudo. Em condições de forte pendente, o material parental pode ser escasso, conformando a existência de uma acumulação orgânica de superfície, originada notadamente pelas folhas que se distribuem fora dos sítios nos quais aflora a rocha. É o que indicam os resultados referentes à caracterização do tipo de húmus numa floresta de encosta, Floresta da Tijuca (Fig. 5). Independentemente do risco de generalizar estes resultados sem um estudo detalhado, a forma de húmus encontrada não pode ser relacionada a nenhuma das descritas na bibliografia: uma estrutura correspondente a um moder se sobrepõe a um primeiro horizonte hemiórgânico próprio de um mull (BARROS *et al.*, 1992). Sem deixar lugar a dúvidas, e como foi assinalado para outros ecossistemas tropicais (ver GARAY, 1989a), ocorrem processos de decomposição mais complexos que em regiões temperadas, refletindo-se nas estruturas orgânicas do solo.

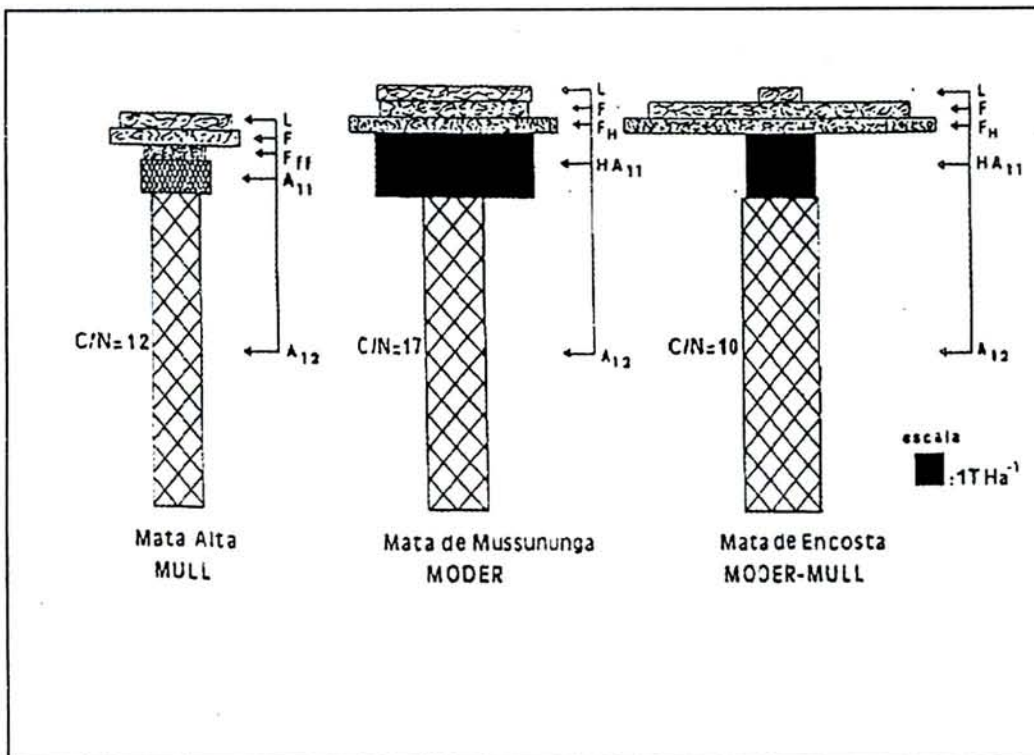


Figura 5 - Perfis húmicos em três fácies de Floresta Atlântica. Mata Alta; floresta de tabuleiros, Linhares, ES; Mata de Mussununga: floresta de tabuleiros, Linhares, ES; Mata de Encosta; Floresta da Tijuca, RJ. Fff: fração fina da camada F; F_H: restos foliares de camada F; HA₁₁: horizonte H mais horizonte hemiórgânico A₁₁. Segundo GARAY *et al.* (1992) e GARAY, BARROS & KINDEL, em prep.

Uma gama de tipos de húmus, que vai de um mull até um dysmoder, caracteriza distintas formas de funcionamento das florestas costeiras intertropicais. Os fatores locais predominam na interação vegetação/solo, de modo que se estabelece uma diversidade de formas de humificação, diversidade que parece ser a única regra geral admissível.

Ecologia da humificação

a. Os aportes de matéria orgânica ao solo e sua evolução.

Se pouco ou quase nada se conhece sobre a importância das entradas de matéria orgânica ao solo, promovidas pelos aportes radiculares em ecossistemas florestais, não resta dúvida de que estes dificilmente excederiam os de natureza epígea, contrariamente ao que sucede nos ecossistemas herbáceos e em particular nas savanas secas (MEDINA & KLINGE, 1983; LAMOTTE, 1987).

Dois fatos são evidenciados pelos estudos sobre os aportes aéreos: o primeiro é que a maior parte da biomassa produzida sob forma de folhas, frutos e flores não é consumida pelos herbívoros, de maneira que esta biomassa chega em forma de necromassa à superfície do solo. O segundo fato é que estes aportes, em sua maioria, estão formados por restos foliares (MANGENOT & TOUTAIN, 1980; MEDINA & KLINGE, 1983).

Diferenciam-se as florestas do trópico (ou de região intertropical) das de região temperada não só a sazonalidade dos aportes, que não estão restritos a apenas dois ou três meses -ou, praticamente, um- no outono, como também as quantidades anuais de matéria orgânica que o solo recebe (Figs. 6 e 7). É esta diferença quantitativa que, sem dúvida por simplificação extrema, levou alguns pesquisadores a relacionar a queda de folhas à produtividade. Comparados aos de região temperada, estes aportes são, em geral, da ordem de duas a três vezes superiores, sendo relacionados à maior insolação das zonas tropicais, em condições hídricas não limitantes (Tab. 4). Estas estimativas globais dificilmente levam em conta a variabilidade entre diferentes estações e costumam desprezar outros componentes de florestas tropicais, como espécies do sotobosque, epífitas e bromélias, cuja importância pode ser considerável. Deste modo, não surpreende que dados particulares de campo sejam dificilmente ajustáveis a estes modelos simplificados.

Se a incidência da variabilidade quantitativa dos aportes segundo o gradiente latitudinal no processo de humificação não tem sido estudada, existem, em contrapartida, trabalhos que relacionam a composição inicial do material foliar com os tipos de húmus ou com a velocidade de decomposição. A natureza do material foliar é, sem dúvida, um dos fatores determinantes da modalidade de decomposição e em particular do tipo de húmus.

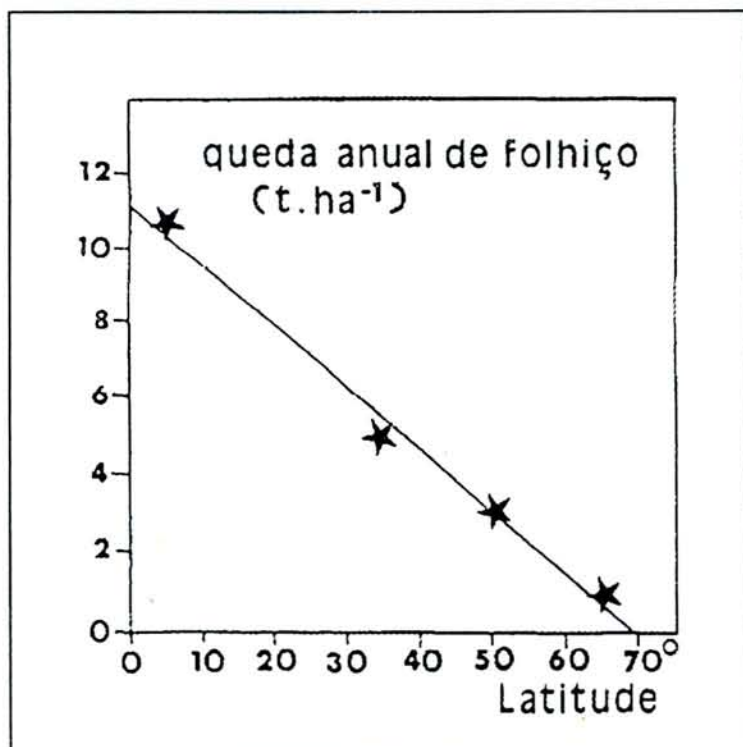


Figura 6 - Evolução sazonal da queda de folhas em uma floresta temperada (A) e em uma floresta intertropical (B). A: floresta de *Quercus sessiliflora* e *Carpinus betulus* (segundo dados in: BLANDIN *et al.*, 1980). B: Floresta da Tijuca, RJ; porcentagens acumuladas correspondentes a duas parcelas (segundo OLIVEIRA, 1987).

Tabela 4 - Produção de folhiço e madeira em florestas mesófilas ao longo de um gradiente latitudinal caracterizado pelo balanço de radiação. Segundo JORDAN, 1982.

Balança de radiação (J cm ⁻² an ⁻¹ 10 ⁻⁵)	Produção de folhiço (g m ⁻² an ⁻¹)	Produção de madeira (g m ⁻² an ⁻¹)
1,0 - 1,7	2,8 ± 1,3	9,7 ± 4,0
1,7 - 2,1	3,3 ± 1,1	6,6 ± 2,5
2,1 - 2,5	3,7 ± 1,2	6,1 ± 5,4
2,5 - 2,9	6,4 ± 2,0	7,6 ± 2,9
> 2,9	9,6 ± 3,6	7,3 ± 2,8

É praticamente admitido que espécies cujo folhiço representa uma alta relação C/N (ou seja, baixa concentração de nitrogênio) ocasionam a formação de húmus dos tipos moder e dysmoder. É o caso da maioria das árvores resinosas em bosque temperado e temperado frio. Espécies cujos aportes foliares contêm altas concentrações de nitrogênio são chamadas melhoradoras e normalmente associadas à formação de um húmus tipo mull. Outras espécies arbóreas fornecem ao solo

folhas com concentrações intermediárias de nitrogênio, de maneira que neste caso são sobretudo os fatores de natureza edáfica que orientam o tipo de humificação; estas últimas são consideradas indiferentes (WITTICH, 1961; TOUTAIN, 1974). Os valores da relação C/N geralmente aceitos para separar espécies melhoradoras, indiferentes e acidificantes são da ordem de até 40, entre 40 e 50 e mais de 50, respectivamente. Sobre um mesmo tipo de rocha-mãe, *Carpinus betulus* -espécie melhoradora- provoca a formação de um mull ácido, enquanto que *Pinus silvestris* origina um moder-dysmoder (GARAY, 1980; GARAY *et al.*, 1986). Outros exemplos demonstram a relação entre o tipo de aporte, os tipos de húmus e a matéria orgânica do solo (TOUTAIN & VEDY, 1975).

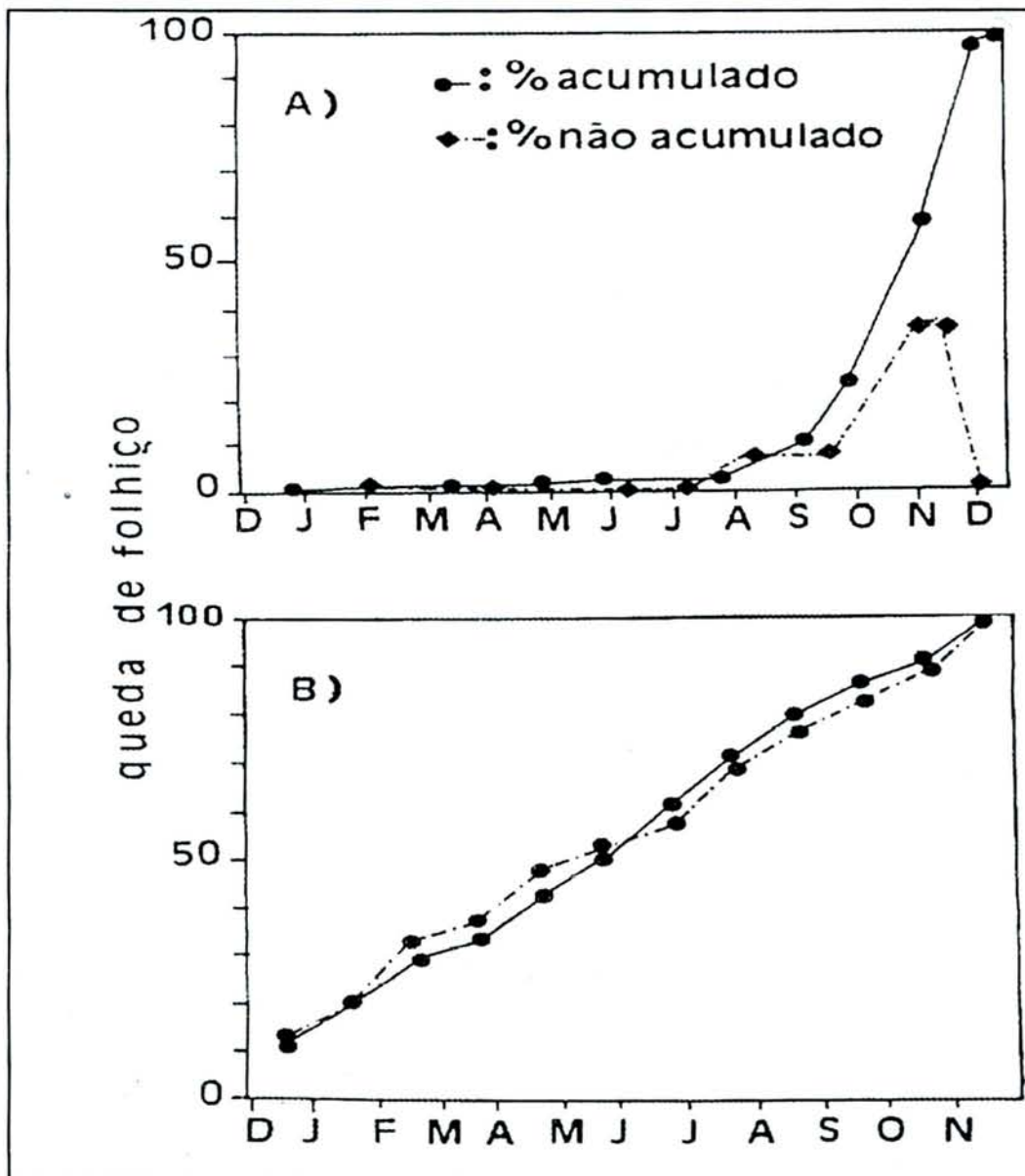


Figura 7 - Variação latitudinal na queda anual de folhivo. Segundo BRAY & GORHAM, 1964.

Na realidade, o problema da relação entre a forma de húmus e o quociente C/N dos aportes é bem mais complexo do que uma simples relação direta, e até hoje insuficientemente elucidado. A relação C/N é apenas um indicador global que mascara a relação nas folhas senescentes entre a fração orgânica de difícil decomposição -lignina das paredes celulares e compostos similares formados por condensação celular durante a senescência- e o nitrogênio disponível para a síntese dos microrganismos que provocam a mineralização, inicialmente da própria matéria orgânica e, depois, dos compostos nitrogenados (STEVENSON, 1982; BERG & THEANDER, 1984; BERG & MCCLAUGHERTY, 1987, 1989).

Admite-se como hipótese que, durante a decomposição dos aportes, a liberação de nitrogênio só é possível na medida em que a fração tipo lignina -L- chega a uma certa saturação nitrogenada, já que esta possui efeitos taníferos das proteínas celulares (BERG & McCLAUGHERTY, 1989). Assim, alguns autores preferem utilizar, no lugar da relação C/N, a relação L/N como um indicador da velocidade de decomposição dos aportes, eliminando a fração carbonada de fácil decomposição. Independentemente destas considerações, altos valores de carbono orgânico associados a baixas concentrações de nitrogênio implicam folhas mais ricas em compostos fenólicos e de maior superfície específica (MEDINA *et al.*, 1981; MEDINA & KLINGE, 1983).

É precisamente a variação da relação C/N que estaria na base da diferenciação dos húmus da Mata de Restinga. Os menores valores de nitrogênio são encontrados numa restinga de porte baixo, dominada por Mirtáceas, com vegetação descontínua. Quanto mais baixa é esta relação, mais matéria orgânica superficial se acumula no solo, devido à lenta velocidade de decomposição. O húmus é um dysmoder (Fig. 8).

A decomposição dos aportes é um processo dinâmico interativo entre o substrato de origem vegetal, microrganismos e fauna. Como resultado, produzem-se modificações temporais da queda de folhas, ou melhor, das unidades indissociáveis folhas/ microrganismos, particularmente micélios fúngicos aderidos às superfícies foliares. Uma modificação de relativamente fácil medida é a perda em peso de uma determinada quantidade de folhço fresco confinado ou de uma superfície unitária foliar (STACHURSKI & ZIMKA, 1976).

Lamentavelmente, a maioria dos autores mede os primeiros 50% iniciais de perda em peso, supondo que esta velocidade de decomposição é pouco variável ou ajustável a equações simples que possibilitem calcular o tempo total de decomposição. Nada mais errôneo que supor *a priori* esta hipótese como válida: trabalhos experimentais demonstram diferentes fases na decomposição, e é geralmente depois da primeira -correspondente à mineralização de hidrossolúveis facilmente degradáveis- que pode ou não produzir-se uma brusca diminuição da velocidade de decomposição sendo que, em situações extremas, os restos foliares permanecem acumulados durante vários anos (MINDERMAN, 1968; GOURBIÈRE, 1983, GARAY *et al.*, 1986; TAKEDA, 1988, etc). A esta segunda fase costuma

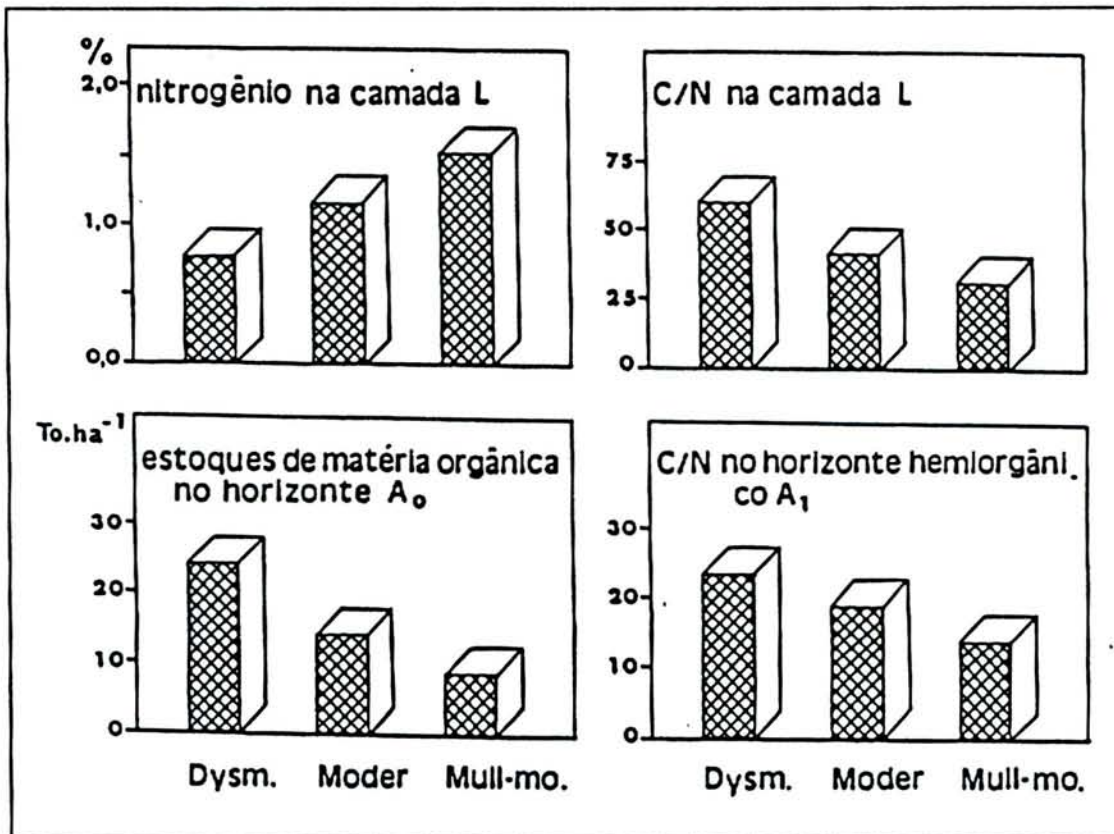


Figura 8 - Concentrações de nitrogênio e algumas características húmicas em três ecossistemas de Mata de Restinga (RJ).

Dysm.: dysmoder; Mull-mo: Mull-moder. Segundo GARAY, BARROS & KINDEL, em prep.

sucedem uma aceleração da decomposição por intervenção de microrganismos mais eficazes na capacidade de degradar os complexos lignina-proteína. Poucos são os microrganismos susceptíveis de desempenhar este papel: trata-se, em geral, de fungos superiores -basidiomicetos de podredura branca- cuja drástica ação se manifesta por um embranquecimento do material foliar (SAITO, 1956; MANGENOT & TOUTAIN, 1980; GARAY, 1989b). As unidades foliares podem assim perder até 50% de sua superfície específica, produzindo-se posteriormente uma aceleração da decomposição (GARAY, 1989; GARAY & HAFIDI, 1990), (Fig. 9).

Um mecanismo bem mais elaborado favorece a intervenção de térmitas do grupo Macrotermitinae. É no interior das câmaras fúngicas que através dos fungos simbióticos *Termitomyces* sps se produz a decomposição dos restos foliares (ABBADIE & LEPAGE, 1989). Não se afirma, entretanto, que micélios lignolíticos que se desenvolvem no folhiço livre e a ação dos Macrotermitinae sejam excludentes. Tudo, ou quase tudo, fica por investigar a este respeito em ecossistemas florestais do trópico.

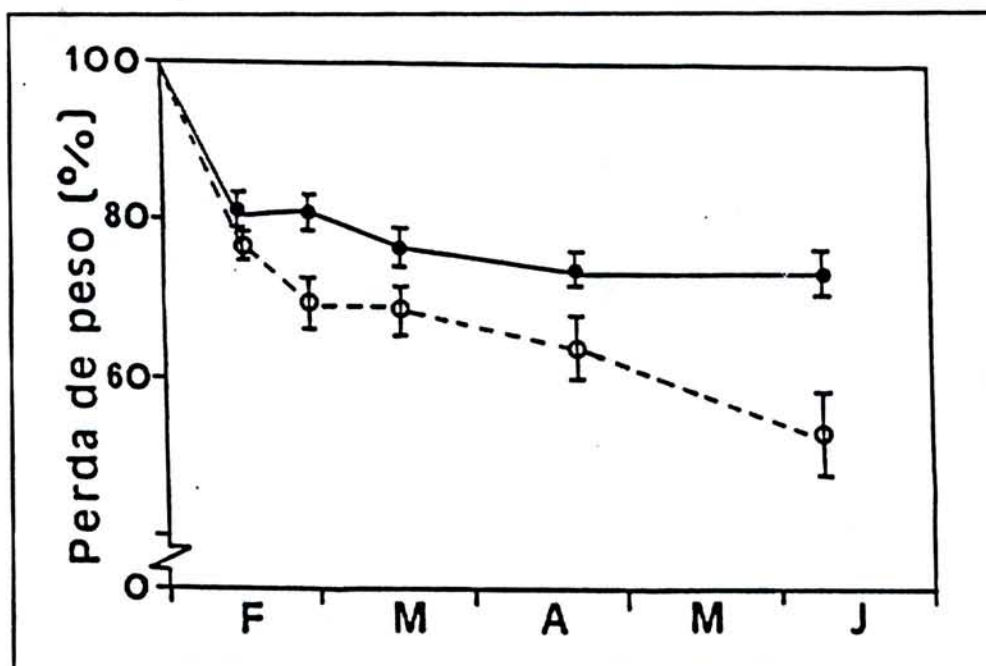


Figura 9 - Evolução da perda em peso de folhas escuras (linha cheia) e folhas embranquecidas (linha pontilhada) da camada F2. Segundo HAFIDI, 1989.

Quando intervêm oligoquetos anécicos, o processo de decomposição das folhas pode ser praticamente curto-circuitado por consumo rápido e direto de materiais foliares pouco transformados, imediatamente ingeridos e introduzidos no solo misturados com material mineral (BOUCHÉ, 1972). Este mecanismo parece favorecer a ação bacteriana, resultando em síntese húmica e formação de complexos orgânico-minerais. Não se pode, finalmente, descartar a ação de outros artrópodes do solo que, por ingestão de restos foliares em curso de decomposição, são capazes de rapidamente transformá-los em matéria orgânica amorfa ou matéria orgânica celular.

Em síntese, a decomposição dos aportes foliares traduz uma dupla sucessão que relaciona, ao mesmo tempo, a modificação do substrato orgânico e os agentes humificadores; a natureza desta interação difere segundo o tipo de húmus, devido tanto às características do substrato orgânico quanto à presença ou dominância de certos decomponedores. Em um dado momento, as camadas orgânicas do solo mais ou menos empilhadas, o húmus, representam a memória de importantes transformações sucessivas, fundamentalmente de caráter biológico, dos aportes foliares que o originaram.

b. Influência do material parental sobre a humificação.

É difícil, senão impossível, determinar com precisão as relações entre o material parental e as formas de húmus. Se a presença e a atividade de organismos humificadores é induzida direta ou indiretamente pela rocha-mãe, estes por sua vez, modificam suas características e propriedades, de maneira que restam à observação apenas os resultados desta interação (ARMSON, 1977). Como regra geral, admite-se que é condição básica para o funcionamento do húmus tipo mull a formação de complexos argilo-húmicos, ou seja, que nem a presença de elementos finos (argilas) nem as bases de troca que permitem esta união com a matéria orgânica devam ser limitantes.

Outras abordagens comparativas que intentam controlar variáveis ou experiências de campo, constituem ferramentas valiosas para alcançar hipóteses explicativas. A este respeito, são exemplares alguns resultados obtidos para florestas temperadas relativos a uma espécie arbórea indiferente *Fagus sylvatica*: sobre rocha-mãe ácida pode desenvolver-se tanto um moder quanto um mull ácido. Pesquisas comparativas concluem que o conteúdo de ferro da rocha-mãe encontra-se na base desta diferença. O mecanismo proposto leva em consideração a formação de huminas de insolubilização no horizonte A₁, possível graças às uniões com o cátion Fe³⁺ (Tab. 5). A formação destes compostos orgânicos por precipitação permite uma certa agregação com modificação do pedoclima o que, por sua vez, cria condições necessárias ao desenvolvimento dos basidiomicetos que aceleram a decomposição dos restos foliares (TOUTAIN, 1974).

Tabela 5 - Repartição do carbono depois do fracionamento da matéria orgânica (em % de peso de solo seco a 105°C) em dois solos sob a mesma cobertura arbórea (*Fagus sylvatica*). Segundo TOUTAIN & VEDY, 1975.

	CD	AF	AH	H ₁ +H ₂	H ₃
Mull	2,25	0,55	0,21	1,34	0,15
Moder	0,99	0,10	0,07	0,30	0,52

CD: carbono precipitado por densimetria; AF: ácidos fúlvicos; AH: ácidos húmicos
H₁+H₂: humina de insolubilização; H₃: humina herdada.

Experiências de campo mostram igualmente que parcelas florestais com a mesma vegetação de *Fagus sylvatica* e com húmus do tipo moder, têm o tipo de húmus modificado quando se adiciona fertilizantes (NPKCa). A transformação do húmus moder em mull é acompanhada de mudanças nos agentes biológicos, microrganismos -particularmente as ectomicorrizas- e fauna, com desenvolvimento de uma população do oligoqueto anécico *Nicodrilux velox* (TOUTAIN *et al.*, 1987).

Nossos resultados relativos a três fácies de Floresta Atlântica mostram, numa primeira aproximação, que as diferenças de humificação (mull, moder e moder-mull) não devem estar relacionadas às diferenças qualitativas globais dos aportes, mas às características edáficas (Tab. 6). Sobre solo podzólico relativamente rico em Ca^{2+} e outros cátions na parte mais superficial, o húmus é um mull, enquanto que sobre areias grosseiras, extremamente lavadas e pobres, se desenvolve um moder (Fig. 10). Em um caso intermediário, o húmus é um moder-mull; se bem que exista relativa pobreza em bases no substrato, constata-se a presença importante de elementos finos (areia fina e argila). Note-se, entretanto, que não se trata, nestas situações, de espécies indiferentes, mas de uma mistura de material foliar com relativamente altas concentrações de nitrogênio.

Tabela 6 - Concentrações de nitrogênio nas camadas húmicas de três fisionomias de Floresta Atlântica. Segundo GARAY *et al.*, (1992) e GARAY, BARROS, E KINDEL, dados não publ.

	NITROGÊNIO			C/N		
	ME	MA	MU	ME	MA	MU
L	1,60 (0,09)	1,74 (0,02)	1,70 (0,14)	30	27	28
F	2,11 (0,15)	1,87 (0,07)	2,31 (0,10)	22	19	20
FH	1,72 (0,06)	--	2,02 (0,08)	24	--	21
H	0,85 (0,51)	--	0,68 (0,08)	25	--	21
A ₁	0,27 (0,05)	0,07 (0,01)	0,07 (0,01)	10	12	17

ME: floresta de encosta (Floresta da Tijuca, RJ);

MA: floresta de tabuleiros (Mata Alta, Linhares, ES);

MU: floresta de tabuleiros (Mata de Mussununga, Linhares, ES).

\bar{x} e (s/\sqrt{n}) .

Estes breves exemplos demonstram a pobreza de informações relativas aos possíveis mecanismos de humificação em relação às características da rocha-mãe. Apenas um estudo quantitativo detalhado, que leve em consideração a ação dos organismos humificadores, pode conduzir a uma melhor compreensão desta interrelação.

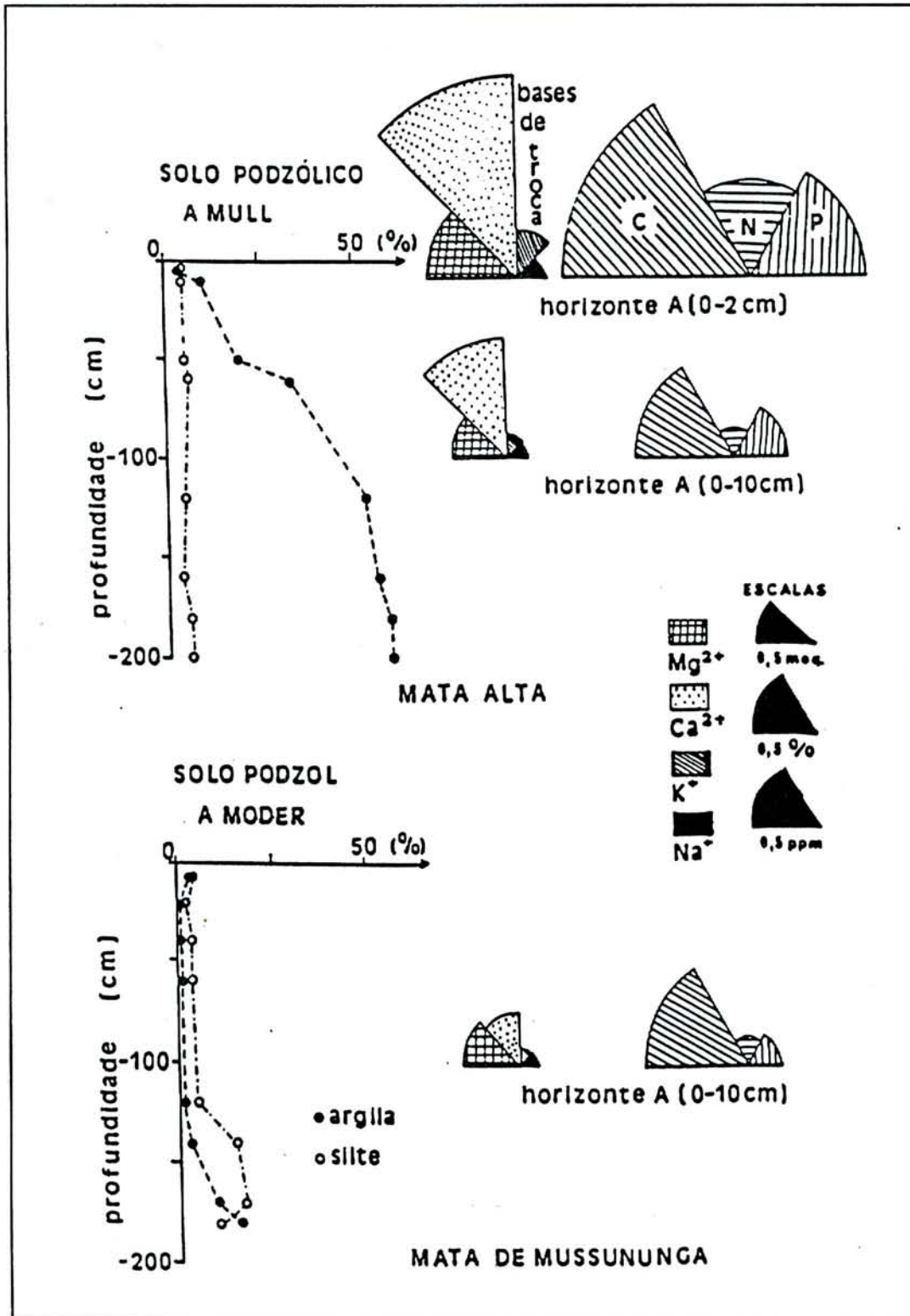


Figura 10 - Características físicas e químicas em dois solos de Mata de Tabuleiros: Mata Alta e Mata de Mussununga.
 Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ e K^+ em meq.100-1g; Carbono orgânico e N: % em peso; P: em ppm.10².

Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺ e K⁺ em meq.100-1g; Carbono orgânico e N: % em peso; P: em ppm.10².

Discussão

Na confluência entre a pedologia, a botânica e a biologia de solos, a ecologia de solos aborda o estudo quantitativo dos mecanismos de decomposição da matéria orgânica de solos. Estes mecanismos podem ser visualizados sinteticamente na estruturação das camadas orgânicas de superfície, o húmus no sentido amplo.

Em região tropical, um estudo integrado se faz tanto mais necessário quanto mais a fertilidade de solos florestais (seja de florestas nativas ou de ecossistemas agro-florestais) parece depender fortemente de sua matéria orgânica que, por sua vez, depende da dinâmica de decomposição dos restos foliares. Este estudo integrado no entanto, é dotado de complexidade proporcional à propriedade essencial das florestas tropicais, ou seja, à diversidade de espécies arbóreas que as constituem, susceptíveis de induzir diferentes vias de decomposição.

Em menor escala, a dos ecossistemas que constituem as florestas intertropicais costeiras, aparecem diversas formas de funcionamento do sub-sistema de decomposição. Estas se manifestam através de uma ampla gama de formas de húmus, que necessitam ser caracterizadas comparativamente, a fim de que sejam identificadas as variáveis que as determinam.

Processos interativos que se desenvolvem em diversas escalas hierárquicas encontram-se na base do sub-sistema de decomposição e não podem mais ser abordados de maneira descritiva global, quando o objetivo é conhecer os mecanismos deste sub-sistema que conduzem à manutenção dos estoques húmicos e nutritivos do solo e sua dinâmica.

Considerar concomitantemente a diversidade no interior destes ecossistemas e a variabilidade de funcionamento entre eles, constitui um desafio conceitual e metodológico que pode conduzir não apenas à melhor caracterização dos processos de humificação no trópico como à compreensão da diversidade funcional das florestas intertropicais.

Bibliografia

- ABBADIE, L., LEPAGE, M. 1989. The role of subterranean fungus comb chambers (Isoptera, Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). *Soil Biol. Biochem.* 8(21):1067-1071.

- ADRIAN, P. 1985. Influence des ions Fe²⁺ et Mn²⁺ sur la formation des composés humiques. Autooxydation et polycondensation des systèmes catéchol amino-acides et catéchol-peptide. Thèse de Doctorat, Univ. Nancy I, Nancy.
- ANDREUX, F.G., CERRI, C.C., EDUARDO, B. DE P., CHONÉ, T. 1990. Humus content and transformation in native and cultivated soils. Sci. of Total Envir., 90:249-265.
- ARAUJO, D.S.D. de, HENRIQUES, R.P.B. 1984. Análise Florística das Restingas do estado do Rio de Janeiro. *IN*: LACERDA, L.D., ARAUJO, D.S.D., CERQUEIRA, R., TURCQ, B. (eds). Restingas. Origem, Estrutura, Processos, p.159-193.
- ARMSON, K.A. 1977. Forest Soils: properties and processes. Toronto, Toronto Univ. Press.
- BABEL, U. 1971a. Methods of Investigating the micromorphology of humus. *IN*: ELLEMBERG, H. (ed). Ecological studies. Analysis and Synthesis. Berlin, Springer-Verlag, Vol. 2, p.164-168.
- _____. 1971b. Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropaschen Waldern. Geoderma, 5:297-324.
- _____. 1972. Moderprofile in Waldern. Morphologie und Unsetzungsprozesse. Hohenheimer Arbeiten 50. Stuttgart, Ulmer publ.
- _____. 1975. Micromorphology of soil organic matter. *IN*: GIESEKING, J.E. (ed). Soil Components: organic components, Berlin, Sringer-Verlag, Vol. 1, p.369-473.
- BALESDANT, G., PETRAUT, G.P., SELLER, C. 1991. Effets de ultrasons sur la distribution granulométrique des matières organiques du sol. Science Sol, 29:96-106.
- BARROS, M.E.O., KINDEL, A., GARAY, I. 1992. Comparação dos horizontes húmicos em dois ecossistemas de Floresta Atlântica: Mata de Tabuleiros e Mata de Encosta. *IN*: Simpósio sobre Estrutura, funcionamento e manejo de ecossistemas, Rio de Janeiro, UFRJ. Resumos... p.100.
- BERG, B., MCCLAUGHERTY, C. 1987. Nitrogen release from litter in relation to the disappearance of lignine. Biogeochemistry, 4:219-224.
- _____, MCCLAUGHERTY, C. 1989. Nitrogen and phosphorus release from decomposing litter in relation to the disappearance of lignine. Can. J. Bot., 67:1148-1156.
- _____, THEANDER, O. 1984. The dynamics of some nitrogen fractions in decomposing Scots pine needles. Pedobiologia, 27:161-167.

- BERNIER, B. 1975. Vue d'ensemble de la classification des humus forestiers. *IN: Manuel de description des sols sur le terrain*. Revision 1978. Systeme d'information des sols canadiens, 3:1-3.
- BOUCHÉ, M.B. 1972. Lombriciens de France. Écologie et systématique. Dijon, Institut National de la Recherche Agronomique, Publ.727.
- BRAY, J.R., GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. Archiv. Ecol. Res., 2:101-157.
- BRUCKERT, S., ANDREUX, F., CORREA, A., AMBOUTA, I., SOUCHIER, B. 1977. Fractionnement des agrégats appliqué a l'analyse des complexes organo-minéraux des sols. Note Thecnique n° 22. Nancy, Centre de Pédologie Biologique.
- BRUN, J.J. 1978. Etude de quelques humus forestiers aérés acides de l'Est de la France. Critères analytiques, classification morphogénétique. Thèse Doct. 3è Cycle, Univ. Nancy I, Nancy.
- DELECOUR, PH. 1980. Essai de classification pratique des humus. Pédologie, 30:225-241.
- DOMMERGUES, Y., MANGENOT, F. 1970. Écologie microbienne du sol. Paris, Masson, ed.
- DUCHAUFOR, PH. 1977. Pédologie et classification. DUCHAUFOR, PH., SAUCHIER, B. (eds). Paris, P. Masson.
- _____. 1980. Ecologie de la humification et pedogénèse. *IN: PESSON, P. (ed). Actualités d'Ecologie forestière. Sol, flore et faune*. Paris, Gauthier-Villars, p.177-200.
- GARAY, I. 1980. Etude d'un ecosysteme forestier mixte. II. Les sols. Rev. Ecol. Biol. Sol, 17:525-541.
- _____. 1989a. The methods for the field description of the humus profile. *IN: MUELLER-DOMBOIS, LITTLE, VAN DER HAMMEN (eds), Manual of methods for transect studies. Comparative studies en tropical mountains ecosystems*. I.U.B.S., Decade of Tropics, p.29-40.
- _____. 1989b. Relations entre l'hétérogénéité des litières et l'organisation des peuplements d'Arthropodes édaphiques. Publ. du Lab. d'Écologie N° 35, Paris.
- _____. HAFIDI, N. 1990. Study of a mixed forest litter of hornbeam (*Carpinus betulus* L.) and oak (*Quercus sessiliflora* Smith). III Organization of the edaphic macroarthropod community as a function of litter quantity. Acta OEcol., 11:43-60.

- _____. BARROS, M.E.O., KINDEL, A. 1991. Classificação dos tipos de húmus em alguns ecossistemas de Mata costeira intertropical: Mata Atlântica e Mata de Restinga. Primeiros resultados. Cong. Bras. Cien. Solo, 23. Porto Alegre, RS. Resumos... p.208.
- _____. NAZOA, S., ABBADIE, L. 1986. Etude d'une litière forestière mixte à charme (*Carpinus betulus* L.) et chêne (*Quercus sessiliflora* Smith). I. Décomposition de la matière organique et dynamique des éléments biogènes. Acta Oecol., Oecol. gener., 7:151-169.
- _____. KINDEL, A., CALLIPO, A., JESUS, R.M., 1992. Formas de humus em ecossistemas de Floresta Costeira Intertropical. I.- a Mata Atlântica de Tabuleiros. Academia Bras. Ciencias, Anais... (soumis).
- GOURBIERE, F. 1983. Vie, Sénescence et décomposition des aiguilles de sapin (*Abies alba* Mill.). 3. Evolution des composés hydrosolubles. Acta Oecol., Oecol. Plant., 4:289-297.
- HESSLMANN, H. 1926. Studier over barrskogshumus-tacke. Meddel. Stat. Skogsforsoksanst, 22:169-552.
- JEANSON, C. 1977. Les méthodes de la microscopie du sol. Historique. Applications. Perspective. IN: Petrolio e Ambiente, EUR Congress "Issuing of additional Relations up 1977". Modena, Artioli, p.13-27.
- JESUS, R.M. 1987. Mata Atlântica de Linhares/Aspectos Florestais. IN: Desenvolvimento econômico e impacto ambiental em áreas de trópico úmido brasileiro -a experiência da CVRD. Anais do Seminário, Rio de Janeiro. p.35-71.
- JORDAN, C.F. 1982. Productivity of tropical rain forest ecosystems and implications their use as future wood and energy sources. IN: GOLLEY, F.B. (ed). Tropical rain forest ecosystems. Structure and Function, Amsterdam, Elsevier, p.117-136.
- KLINKA, K., GREEN, R.N., TROWBRIDGE, R.L., LOWE, L.E. 1981. Taxonomic classification of humus form in ecosystems of British Columbia: First approximation. Ministry Forests Prog., British Columbia.
- KUBIENA, W.L. 1955a. Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. IN: MACKEVAN, D.K. (ed). Soil Zoology, London, Butterworths, p.73-82.
- _____. 1955b. Die bedeutung des Begriffes Humusform fur die Bodenkunde und Humusforschung. Z. Pflanzenernaehrung, Dungung, Bodenkunde 69:3-7.
- _____. 1964. The role and mission of micromorphology and microscopical biology in modern soil science. IN: JONGERIUS, A. (ed). Soil Micromorphology. Amsterdam, Elsevier.

- LAMOTTE, M. 1987. Originalité et diversité des écosystèmes tropicaux. *IN*: HALL, D.O., LAMOTTE, M., MAROIS, M. (eds). Open Research Problems in the Life Sciences under Tropical Conditions. Rotterdam, A.A. Balkema, p.87-105.
- LEPAGE, M. 1983. Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. Acta Oecol., Oecol. Génér. 1:65-87.
- MANGENOT, F., TOUTAIN, F. 1980. Les Litières. *IN*: PESSON, P. (ed). Actualités d'Ecologie forestière. Sol, flore et faune. Paris, Gauthier-Villars, p.3-59.
- MARTIN, F., DUBACH, P., METHA, N.C., DEUEL, H. 1963. Bestimmung der Funktionellen Gruppen von Huminstoffen. Z. Pflanzenernähr. Dung. Bodenkd., 103:27-39.
- MARTINS, P.F. da S., CERRI, C.C., VOLKOFF, B., ANDREUX, F., CHAUVEL, A. 1991. Consequences of clearing and tillage on the soil of a natural Amazonian ecosystem. Forest Ecol. Management, 39:273-282.
- MEDINA, E., CUEVAS, E., WEAVER, P.L. 1981. Composición foliar y transpiración de especies leñosas de Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. Acta Cient. Venezolana, 32:159-165.
- _____, KLINGE, H. 1983. Productivity of Tropical Forests and Tropical Woodlands. *IN*: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (eds). Physiological Plant Ecology, IV, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Berlin, Springer-Verlag, Vol. 12D, p.281-303.
- MINDERMAN, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. J. Ecol. 56:355-362.
- MÜLLER, P.E. 1887. Studien über die natürlichen Humusformen, Berlin.
- OLIVEIRA, R.R. 1987. Produção e Decomposição de Serrapilheira no Parque Nacional da Tijuca-Rio. Dissertação de Mestrado, Depto. de Geografia-UFRJ.
- PAOLINI, J.E. 1980. Caracterización de las sustancias húmicas extraídas de suelos típicos del bosque húmedo tropical de San Carlos de Río Negro. Acta Cient. Venezolana, 31:415-420.
- PONGE, F. 1985. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. II. La couche L2 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. Pedobiologia, 28:73-114.
- _____. 1988. Etude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume. III. La couche F1 d'un moder sous *Pinus sylvestris*. Pedobiologia, 31:1-64.

- SAITO, T. 1956. Microbiological decomposition of beech litter. Ecol. Rev., 14:141-147.
- SANCHEZ, P.A.; GICHURU, M.P. & KATZ, L.B. 1982. Organic Matter in Major Soils of the Tropical and Temperate Regions. *IN: Non-Symbiotic Nitrogen Fixation and Organic Matter in the Tropics*. Int. Congress of Soil Science, 12. New Delhi, India, p.99-114.
- SCHNITZER, M. 1965. The application of infrared spectroscopy to investigations on soil humus compounds. Can. Spectrosc., 10:121-127.
- _____, KHAN, S.O. 1972. Humic substances in the environment. New York, Marcel Dekker Inc.
- SHEFFER, F., ULRICH, B. 1960. Lehrbuch der Agrikultur chemia und Bodenkunde. 3. Humus und humusdungung. Band 1: Morphologie, Biologie, Chemie und Dynamik des Humus. Stuttgart, Enke.
- STACHURSKI, A., ZIMKA, J. 1976. Methods of studying forest ecosystems: microorganism and saprophage consumption in the litter. Ekologia Polska, 24:57-67.
- STEVENSON, F.J., 1982. Humus Chemistry. Genesis, Composition, Reactions. New York, Wiley.
- SWIF, M.J., HEAL, O.W., ANDERSON, J.M. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Berkeley, Univ. of California Press.
- TAKEDA, H. 1988. A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. Pedobiologia, 32:221-226.
- TOUTAIN, F. 1974. Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. These Doctorat d'Etat, Univ. de Nancy I. Publ. C.N.R.S.
- _____. 1981. Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. Revue forestière française, 33:449-477.
- _____. 1987. Les litières: siège des systèmes interactifs et moteur de ces interactions. Rev. Ecol. Biol. Sol, 24:231-242.
- _____, DIAGNE, A., LE TACON, F. 1987. Effects d'apports d'éléments minéraux sur le fonctionnement d'un écosystème forestier de l'Est de la France. Rev. Ecol. Biol. Sol, 24:283-300.
- _____, VEDY, J.C.L. 1975. Influence de la végétation forestière sur l'humification et la pédogénèse en milieu acide et en climat tempéré. Rev. Ecol. Biol. Sol, 12:375-382.
- WALLWORK, J.A. 1970. Ecology of soil animals. London, MacGraw-Hill.

- WANG, T.S.C., JEN-HSHUAN CHEN, WEI-MIN HSIANG. 1985. Catalitic synthesis of humic acides containing various amino acids and dipeptides. Soil Sc., 140:3-10.
- WITTICH, W. 1961. Die grundlagen der Sticktoffernährung des Waldes und Möglichkeiten für ihre Verbesserung. *IN*: STALLING, A.G. (ed), Der Stickstoff, seine Bedeutung für die Landwirtschaft und die Ernährung der Welt, Verlag, Oldenburg, p.335-369.
- ZACHARIAE, G. 1965. Spuren tierischer Tätigkeit im boden des Buchenwaldes. Hambourg. Ed. Paul Parey.
- ZIECHMANN, W. 1964. Spectroscopic Investigations of lignin, humic substances and peat. Geochim. Cosmochim. Acta, 28:1555-1566.

Agradecimentos

Queremos agradecer muito especialmente ao Dr. Luc Abbadie, pela realização das análises de nitrogênio do material foliar no Laboratório de Ecologia, LA nº 258-CNRS, Paris. Nosso agradecimento vai, igualmente, ao Eng. Renato Moraes de Jesus, responsável da Reserva Florestal da C.V.R.D., pela sua colaboração na discussão dos resultados e no trabalho de campo. Este trabalho foi realizado dentro do acordo de cooperação CNRS/CNPq - "Conservação e Recuperação de Solos Através de Plantios Arbóreos" e financiado pela FAPERJ e CNPq.

Endereços:

GARAY, I.

Depto. de Botânica, Instituto de Biologia, UFRJ.

Centro de Ciências da Saúde - Cidade Universitária. CEP 21941. Rio de Janeiro, RJ. Brasil, e

Laboratoire d'Ecologie Générale, MNHN, Paris - LA 1183, CNRS, França.

SILVA, B.A.O.

Depto. de Ecologia, Instituto de Biologia - UFRJ.

C.P. 68020. Cidade Universitária. CEP 21941. Rio de Janeiro, RJ. Brasil.