



UNIVERSIDADE ESTADUAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROECOLOGIA
CURSO DE DOUTORADO EM AGROECOLOGIA

RUANA ARETHA FARIAS SANTIAGO BECKMAN

**AS DETERMINANTES CLIMÁTICAS, DO SOLO E DA COBERTURA VEGETAL NA
COMUNIDADE DE OLIGOQUETAS AO LONGO DA SUCESSÃO VEGETAL NA
AMAZÔNIA ORIENTAL**

SÃO LUÍS- MA

2024

RUANA ARETHA FARIAS SANTIAGO BECKMAN

Engenheira Ambiental

Mestra em Ciências Ambientais

**AS DETERMINANTES CLIMÁTICAS, DO SOLO E DA COBERTURA VEGETAL NA
COMUNIDADE DE OLIGOQUETAS AO LONGO DA SUCESSÃO VEGETAL NA
AMAZÔNIA ORIENTAL**

Tese de doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Agroecologia como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de doutora.

D.Sc. Guillaume Xavier Rousseau – Orientador

D. Sc. Luis Manuel Hernández-García – Coorientador

SÃO LUÍS – MA

2024

Beckman, Ruana Aretha Farias Santiago

As determinantes climáticas, do solo e da cobertura vegetal na comunidade de oligoquetas ao longo da sucessão vegetal na amazônia oriental. / Ruana Aretha Farias Santiago Beckman, Guillaume Xavier Rousseau, Luis Manuel Hernández-García. – São Luis, MA, 2025.

43 f

Tese (Doutorado no Programa de Pós-Graduação em Agroecologia.) - Universidade Estadual do Maranhão, 2025.

Orientador: Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau

Coorientador: Prof. Dr. Luis Manuel Hernández-García

1.Oligoquetas. 2.Clima. 3.Solo. 4.Áreas sucessionais. 5.Pontoscolex corethrurus. I. Rousseau, Guillaume Xavier. II.Hernández-García, Luis Manuel. III.Titulo.

CDU: 595.142

RUANA ARETHA FARIAS SANTIAGO BECKMAN
Engenheira Ambiental
Mestra em Ciências Ambientais

Tese de doutorado apresentada ao programa de Pós-Graduação em Agroecologia como parte dos requisitos necessários para obtenção do título de doutora.

Aprovada em 24/06/2024

Banca examinadora:



Documento assinado digitalmente
GUILLAUME XAVIER ROUSSEAU
Data: 17/03/2025 08:53:26-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Guillaume Xavier Rousseau – UEMA

Orientador



Documento assinado digitalmente
LUIS MANUEL HERNANDEZ GARCIA
Data: 21/03/2025 19:00:56-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Luis Manuel Hernández García– UEMA



Documento assinado digitalmente
MARCIO FERNANDES ALVES LEITE
Data: 20/03/2025 07:43:17-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Márcio Fernandes Alves Leite – EXTERNO



Documento assinado digitalmente
CAMILA PINHEIRO NOBRE
Data: 21/03/2025 17:26:47-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dra. Camila Pinheiro Nobre – UEMA



Documento assinado digitalmente
MARIE LUISE CAROLINA BARTZ
Data: 22/03/2025 11:13:31-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^ª Dra. Marie Luise Carolina Bartz- EXTERNO

Quando te esforças, a vida também se esforça para te ajudar.
Chico Xavier

AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Dr. Guillaume Rousseau e Dr. Luis Hernandez pela orientação, e por serem compreensivos quanto a este grande desafio.

À Universidade Estadual da UEMA, pela possibilidade dada a elaboração desta tese.

Agradeço a CAPES pela concessão da bolsa, o que possibilitou a dedicação para a tese.

À equipe de laboratório da UEMA, a todos os alunos que coletaram estes dados da tese, pois sem essa força dos anos passados, eu não teria alcançado a tese.

Ao Ernesto Cardozo por toda paciência e auxílio na estatística.

À Rayanne Cristine que sempre foi atenciosa e solícita para alertar a nós, alunos, como proceder seguindo as regulamentações da Universidade.

À Professora Danielle Celentano, que na época do Covid reuníamos online não somente para falar sobre nossos trabalhos, mas para nos inspirar e ouvir sobre a gente, um grande ser humano.

Aos colegas de laboratório e da Universidade, Sandriel, Tayllon, Jonathan, Layla, Izadora, Viviam, Valéria, André, Silver, Lesbia e Sophia (Chefa).

À banca avaliadora da Tese, Dr. Christoph Gehring, Dr. Márcio Fernandes Alves Leite, Dr. Sam James pelas grandiosas contribuições.

Aos pesquisadores que me inspiram a seguir na pesquisa de oligoquetas, Dr. Patrick Lavelle (IRD Paris), Dr. George Brown (Embrapa Solos), Dra. Marie Bartz (CMCD Portugal), Dr. Sam James (Maharishi International University).

Agradeço ao Universo e a todos os Seres de Luz que me pediram para ter paciência e persistência, que o caminho afunila, mas alcança quem tem força e honra por si.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
CAPÍTULO 1	1
1. INTRODUÇÃO	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO	2
2.1. Determinantes da abundância e diversidade de oligoquetas	2
2.2. A determinante climática	4
2.3. O determinante edáfico	5
3. REFERÊNCIAS	8
4. HIPÓTESES	13
5. OBJETIVO GERAL	13
6. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
CAPÍTULO 2	14
DETERMINANTES AMBIENTAIS E A COMUNIDADE DE MINHOCAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS DA AMAZÔNIA ORIENTAL	14
RESUMO	14
INTRODUÇÃO	14
MATERIAIS E MÉTODOS	16
Local e origem dos dados	16
.....	17
Desenho amostral	17
Variáveis estudadas	18
Cálculo da idade da floresta e estoque de carbono acima do solo	18
Amostragem de Comunidades de minhocas	19
Análises de solo	19
Análises estatísticas	20
Rarefação	20
Seleção de Variáveis mediante análises de redundância (RDA)	20
Análises da Estrutura da comunidade	20
Modelo de dissimilaridade generalizado (GDM)	21
RESULTADOS	22
.....	27
Discussão	27
Conclusão	30
CONSIDERAÇÕES GERAIS	34

RESUMO

Este trabalho analisou as relações entre a comunidade de oligoquetas e fatores ambientais, como o clima, o solo e a sucessão vegetal, além da identificação de duas novas espécies na Amazônia Oriental. O estudo foi conduzido em áreas de sucessão florestal na região de endemismo Belém, abrangendo municípios do Pará e Maranhão. A coleta das minhocas foi realizada pelo método TSBF, resultando na identificação de diversas espécies pertencentes às famílias Acanthodrilidae, Glossoscolecidae, Rhinodrilidae e Ocnerodrilidae. Entre elas, destacam-se as nativas *Righiodrilus gurupi* e *Holoscolex fernandoi*, além da espécie peregrina *Pontoscolex corethrurus*, encontrada em maior abundância em todas as áreas. O estudo avaliou a influência das variáveis climáticas, edáficas e da cobertura vegetal na estrutura da comunidade de minhocas, bem como o impacto dessas variáveis nos estoques de carbono do solo ao longo da sucessão florestal. Os resultados indicam que o clima e o solo são os principais determinantes da composição dessas comunidades. Conclui-se que este estudo contribuiu significativamente para o entendimento da dinâmica ecológica das minhocas na Amazônia Oriental, fornecendo subsídios para a conservação e o manejo sustentável desses ecossistemas.

Palavras-chave: Oligoquetas. Clima. Solo. Áreas sucessionais. *Pontoscolex corethrurus*.

ABSTRACT

This study analyzed the relationships between the oligochaete community and environmental factors such as climate, soil, and vegetation succession, as well as the identification of two new species in the Eastern Amazon. The research was conducted in forest succession areas within the Belém endemism region, covering municipalities in Pará and Maranhão. Earthworm collection was carried out using the TSBF method, resulting in the identification of various species belonging to the families Acanthodrilidae, Glossoscolecidae, Rhinodrilidae, and Ocnerodrilidae. Among them, the native species *Righiodrilus gurupi* and *Holoscolex fernandoi* were highlighted, in addition to the peregrine species *Pontoscolex corethrurus*, which was found in greater abundance across all areas. The study assessed the influence of climatic, edaphic, and vegetation cover variables on the structure of earthworm communities, as well as their impact on soil carbon stocks throughout forest succession. The results indicate that climate and soil are the primary determinants of community composition. It is concluded that this study significantly contributes to the understanding of the ecological dynamics of earthworms in the Eastern Amazon, providing valuable insights for the conservation and sustainable management of these ecosystems.

Keywords: Oligochaetes. Climate. Soil. Successional areas. *Pontoscolex corethrurus*.

CAPÍTULO 1

1.INTRODUÇÃO

Uma análise global recente enfatiza a relevância das mudanças climáticas, como o aumento da temperatura do ar e a modificação da precipitação média anual, na diversidade das minhocas (Phillips et al., 2019). O estudo sugere que, nas regiões tropicais, há maior endemismo e diversidade em comparação com outras regiões, devido à alta variação na composição de espécies entre diferentes locais.

Além dessas mudanças climáticas, esses organismos também têm enfrentado os desafios decorrentes do comprometimento do uso do solo (Longo et al., 2020), o que pode acarretar tendências de elevação na temperatura do solo. Tais mudanças podem alterar as características do solo, reduzir o seu conteúdo de água, afetar o pH e modificar a sua textura (Pritchard, 2011; Gelibó et al., 2018).

Essas alterações climáticas afetam diretamente a disponibilidade de liteira e nutrientes do solo, fatores cruciais para regular a diversidade de minhocas, especialmente em regiões tropicais, que apresentam uma alta taxa de decomposição (Eisenhauer et al., 2009).

A taxa de decomposição pode ser influenciada por organismos, como a espécie de minhoca *Pontoscolex corethrurus*, que desenvolveu um sistema digestivo capaz de sobreviver em ambientes com recursos orgânicos de baixa qualidade e demonstra uma maior tolerância às variações de temperatura (Lavelle et al., 1995; Edwards, 2004).

Outro fator climático importante para os organismos do solo, é a precipitação, pois reflete tanto na abundância quanto na diversidade desses seres (Singh et al., 2019). Uma redução na precipitação pode acarretar efeitos prejudiciais em sua fisiologia e desenvolvimento, já que dependem de ambientes úmidos para sobreviver e se reproduzir (Righi, 1990; Lindberg, 2003; Siebert et al., 2019).

Com base nisso, evidencia-se o clima como um fator chave para a manutenção da biodiversidade (Lewis et al., 2015). É preocupante observar que as florestas tropicais estão sendo rapidamente desflorestadas; estima-se que cerca de 20% da floresta amazônica brasileira já tenha sido desmatada (Silva-Junior et al., 2021).

Esses desmatamentos resultam em florestas secundárias, refletindo diferentes estágios sucessionais, desde florestas jovens até maduras (Silva-Junior et al., 2021). É importante ressaltar que nesse processo, o solo desempenha um papel fundamental como principal sumidouro de carbono nos ecossistemas terrestres (Swift, 2001).

O sumidouro solo possui importante influência da fauna do solo. Entre os organismos que se destacam estão as minhocas, que possuem efeitos sobre a matéria fresca, aumentando a mineralização de C orgânico, estimulando a atividade microbiana, biomassa, riqueza e diversidade, e ainda estabilizando o C orgânico, promovendo a formação de macro e microagregados (Lubbers et al., 2013; Angst et al., 2019).

Essas formações estruturais no solo, promovidas por organismos como as minhocas, favorecem as interações entre seus componentes, como a regulação da dinâmica da água, a promoção do crescimento vegetal e a melhoria da estrutura física do solo (Scheu, 2003; Blouin, et al., 2013). Além disso, as minhocas desempenham diversas funções importantes, como o controle da erosão e a regulação da água, impactando diretamente o crescimento das plantas (Fonte et al., 2023).

A estrutura física do solo fornecida pelas minhocas é de suma importância na regeneração de florestas, porque enquanto essas florestas se recuperam há a presença de plantas herbáceas como samambaias e graminoides e assim nas florestas mais jovens há maior abundância de minhocas comparadas às florestas mais antigas (Simmons et al., 2015).

Outros estudos destacam que após até 40 anos de regeneração, as florestas secundárias na Amazônia Oriental mostraram um alto grau de resiliência da biodiversidade, recuperando 88% e 85% da riqueza e composição média de espécies de plantas da floresta primária não perturbada (Lennox et al., 2018).

Porém, não se espera que a biodiversidade seja a mesma após décadas de perturbação que o solo atravessou, pois sua fertilidade foi alterada, e as características físico-químicas possivelmente também foram modificadas. Além disso, o microclima e outras variações ambientais podem afetar esses organismos do solo.

Essas variações ambientais refletirão sobre os organismos do solo, como as minhocas, principalmente pela sua diversidade e densidade depender da sucessão e do tipo de perturbação que esse solo sofreu. Assim, o objetivo geral desta tese é analisar as relações entre a comunidade de oligoquetas, o ambiente, a cobertura vegetal e o carbono solo na Amazônia Oriental.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Determinantes da abundância e diversidade de oligoquetas

O conceito de nicho ecológico tem sido um conceito amplo e fundamental desde

suas origens (Grinnell, 1904), mas há muitas vertentes dessa conceituação entre ecologistas, a exemplo do foco inicial da concepção aonde o lugar de uma espécie era devido o equilíbrio divino da natureza (Grinnell, 1904, 1917, 1924).

O conceito de nicho ecológico, segundo Hutchinson (1957), tem evoluído no decorrer do tempo, principalmente a partir da compreensão das variáveis ambientais que influenciam a sobrevivência e a distribuição geográfica de uma espécie (Grinnell, 1904, 1917, 1924).

De modo inicial, o nicho foi concebido como o conjunto de condições ambientais sob as quais uma espécie poderia persistir. Ademais, estudos mais recentes têm sugerido uma abordagem mais refinada, considerando o nicho como um conjunto de nichos demográficos, ou seja, os nichos refletem as associações entre a população de uma espécie e seu ambiente em diferentes estágios de seu ciclo de vida (Pironon et al., 2018).

Essa abordagem reconhece que as diferentes fases do ciclo de vida de uma espécie podem demandar diferentes condições ambientais para a sobrevivência e reprodução (Pironon et al., 2018). Para os autores, o nicho ecológico agora é visto como uma assembleia de nichos demográficos.

Esses nichos demográficos representam as necessidades específicas de uma fase particular do ciclo de vida de uma espécie, o que resulta em uma distribuição geográfica de uma espécie pode ser influenciada não apenas por fatores ambientais gerais, mas também pela distribuição desses nichos demográficos ao longo do ambiente (Pironon et al., 2018).

Além disso, a interação entre espécies em uma comunidade também desempenha um papel importante na definição do nicho ecológico, essas interações podem vir a ser competitivas, mutualísticas e outras entre espécies podem moldar as condições ambientais em que uma espécie pode persistir, expandindo ou restringindo seu nicho ecológico (Holt, 2009; Pironon et al., 2018).

O conceito de nicho ecológico tem evoluído para incluir um entendimento mais minucioso das relações entre as espécies e seu ambiente, considerando não apenas as condições ambientais gerais, mas também as necessidades demográficas específicas em diferentes estágios do ciclo de vida, bem como as interações entre espécies em uma comunidade (Holt, 2009; Pironon et al., 2018).

Essas condições estão atreladas com as determinantes ambientais que impactam as minhocas, consideradas organismos-chave para a compreensão da engenharia do solo (Lee, 1985; Lavelle, 1993), uma vez que desempenham serviços ecossistêmicos essenciais

para o funcionamento do solo, como aeração, porosidade, produção de excrementos férteis para o solo, plantas e outros organismos (Lavelle et al., 2004).

As minhocas são influenciadas pelas determinantes ambientais climáticas e cobertura do habitat que definem a abundância e a diversidade de espécies, e isso infere que essas alterações climáticas podem impactar na dinâmica das comunidades deste organismo e sua interação no ambiente (Phillips et al., 2019).

A reprodução das minhocas depende das condições ambientais. Para minhocas epigeicas, que vivem na superfície do solo, sobre resíduos orgânicos e os primeiros centímetros de solo, essas condições são ainda mais críticas (Dominguez; Edwards, 2011). Para os mesmos autores, as minhocas possuem limites específicos de tolerância à umidade e temperatura, que, se não forem os ideais, podem comprometer a sobrevivência e reprodução das espécies.

A resposta de tolerância de umidade e temperatura é semelhante para minhocas anécicas, pois estas vivem no perfil do solo e se alimentam na superfície e precisam de disponibilidade de alimento para sobreviverem (Potvin et al., 2017). Ainda para Potvin et al. (2017), as minhocas endogeicas, por viverem mais profundamente no solo, conseguem se adaptar melhor a condições adversas.

De modo geral, quando na falta de material orgânico, umidade e temperatura favoráveis as minhocas tendem a deslocar-se para zonas mais apropriadas, caso contrário morrem, uma vez que são organismos sensíveis a mudanças bruscas das dinâmicas ambientais (Dominguez; Edwards, 2011).

Os invertebrados são favorecidos pelas determinantes ambientais para realizar serviços ecossistêmicos, mesmo durante períodos de regimes de umidade. No entanto, quando essas determinantes sofrem alterações devido às mudanças climáticas, torna-se necessário realizar estudos que compreendam as respostas dessa comunidade.

2.2. A determinante climática

O clima desempenha um papel importante na estrutura, função e composição dos organismos do solo, e a comunidade faunística do solo atua como um bioindicador sensível às mudanças ambientais (Pugnaire et al., 2019).

As mudanças climáticas referem-se a alterações no estado do clima do planeta e que podem ser identificadas utilizando análises e testes estatísticos, onde mudanças na média ou na variabilidade de suas propriedades, que persistem por um período prolongado, normalmente décadas ou mais indicam estas mudanças (Hergerl et al., 2007).

As mudanças climáticas podem ser atribuídas a processos internos ou a forças externas, as influências externas respondem a mudanças na radiação solar, ou seja, são naturais e contribuem para a variabilidade natural total do sistema climático (Hergerl et al., 2007). Os processos internos refletem mudanças na composição da atmosfera que resultaram principalmente com o advento da revolução industrial e são resultado da atividade humana.

Os impactos causados pelas mudanças climáticas podem atingir de forma considerável a biodiversidade, incluindo alterações nas interações ecológicas, na preferência de habitat, na abundância e distribuição de espécies, na fenologia e no aumento de espécies invasoras (Eisenhauer et al. 2009; Lurgi et al., 2012).

Segundo Phillips et al. (2019) as variáveis climáticas mais importantes para os modelos métricos foram, a "precipitação", a qual destacou-se como a mais importante os modelos de riqueza de espécies e abundância total, enquanto, tanto "temperatura" quanto "precipitação", foram identificadas como algumas das variáveis mais importantes para a biomassa.

As recentes descobertas sobre o clima associada aos organismos edáficos, entre eles as minhocas, destacam que as mudanças na temperatura e na precipitação têm o potencial de influenciar a diversidade e as distribuições desses organismos, e tem implicações importantes para as funções que esses organismos desempenham nos ecossistemas (Phillips et al., 2019).

2.3. O determinante edáfico

As mudanças no uso e cobertura do solo afetam de modo direto os ecossistemas, em vista de que alteram fatores abióticos e bióticos (Meyer; Turner, 1992). Estas mudanças causam impactos tanto na biodiversidade como nos processos de decomposição, equilíbrio hídrico do solo e ainda no clima, uma vez que esses processos estão interligados (Briassoulis, 2009).

No contexto, o solo é um sistema biodiverso e vital para os múltiplos processos ecossistêmicos, possui considerável reservatório de carbono e os ciclos de nutrientes que criam mecanismos para sustentar a biodiversidade e funcionamento do ecossistema e responsável por sustentar a vida terrestre (Decäens et al., 2006).

Para que ocorra o devido funcionamento do ecossistema solo, um dos componentes primordiais são os organismos edáficos, em especial, as minhocas, as quais atuam nos processos de decomposição de matéria orgânica e partículas minerais, e através

da mistura e ingestão simultânea realizam a transformação desses materiais em seus intestinos, disponibilizando de nutrientes e material orgânico (Lubbers et al., 2015).

Portanto, uma das funções das minhocas é estabilizar o carbono do solo convertendo compostos vegetais lábeis em necromassa microbiana, aumentando a sua resiliência a perturbações naturais e antropogênicas (Angst et al., 2019). Estes organismos não apenas estabilizam o carbono, como também atuam na formação de agregados.

Os agregados são uma junção de partículas orgânicas e minerais (Shipitalo, 1989; Bossuyt et al., 2005), que consistem em macroagregados, partículas maiores com diâmetros superiores a 0,25 mm, e em microagregados e mesoagregados, que são partículas menores com diâmetros inferiores a 0,25 mm (Lubbers et al., 2013).

Na produção de microagregados do solo, especialmente em solos argilosos. Song et al. (2018) destacou em seu estudo da inacessibilidade física nesse tipo de solo favorece esses organismos, fortalecendo ainda mais a formação de microagregados.

O serviço prestado pelas minhocas envolve as categorias ecológicas, que correspondem a três e cada uma possui diferentes comportamentos alimentares, o que pode resultar em impactos diferenciados na formação de agregados do solo (Capowiez et al., 2024).

As endogeicas vivem e se alimentam no solo mineral, afetam a agregação do solo devido ao seu comportamento geófago (ingestão de solo mineral). Por esse motivo, elas consomem menos material de orgânico da superfície e se habitam a camada mineral do solo, resultando em efeitos menos visíveis na decomposição da liteira (Bossuyt et al., 2006; Knowles et al., 2016; Huang et al., 2020).

Por outro lado, as minhocas epigeicas têm um efeito significativo na incorporação de resíduos frescos em microagregados que estão contidos em macroagregados maiores, isso ocorre porque essas minhocas permanecem na camada superficial do solo, onde está a liteira, e, portanto, têm mais acesso a materiais frescos para incorporação (Sánchez-De-León et al., 2014; Wu et al., 2017).

As minhocas anécicas, por sua vez, têm a capacidade de fragmentar tanto os resíduos de liteira como minerais do solo (Jiang et al., 2018), o que resulta em um forte impacto na formação de agregados do solo (Shipitalo; Protz, 1989). De forma geral, tanto as espécies anécicas quanto as epigeicas individualmente aceleram a decomposição da liteira, mas têm uma resposta neutra no que se refere ao nível de carbono orgânico do solo (Huang et al., 2019).

No entanto, a combinação dos três grupos funcionais amplifica o efeito conjunto

de alimentação, fragmentação, condicionamento do carbono orgânico, inoculação e mistura organo-mineral (Shipitalo; Protz, 1989; Uvarov, 2010). Isso aumenta a probabilidade de sobrevivência das minhocas, uma vez que todos os três grupos estão presentes, potencialmente resultando em uma maior decomposição.

A perda de certos compartimentos de carbono no solo pode afetar os diferentes grupos de minhocas de várias maneiras, dado que possuem preferências alimentares, hábitos de vida e adaptabilidade distintos a diferentes condições ambientais.

2.4. A cobertura vegetal como determinante

As mudanças na composição e estrutura da vegetação durante a sucessão secundária através da regeneração natural são bastante conhecidas, no entanto, o conhecimento associado a forma que a macrofauna do solo se comporta nesse processo ainda é bastante limitado (Amazonas et al., 2018).

Amazonas et al. (2018), encontraram padrões claros de mudança na macrofauna ao longo das cronossequências. Observaram que as densidades de macrofauna do solo não aumentaram de forma linear, e isso foi intimamente associado à cobertura do dossel. Sabe-se que a cobertura vegetal promove a produção de liteira em quantidade e qualidade e mantém as condições microclimáticas mais estáveis, evitando a perda da macrofauna edáfica e estimulando as atividades de grupos funcionais da engenharia ecossistêmica, como as Oligochaeta (minhocas), Fomicidae (formigas) e Isoptera (cupins) (Barros et al., 2003).

A fauna edáfica está susceptível a ambientes alterados, principalmente nas áreas de florestas secundárias em estágio inicial, pois estão sujeitas a condições de um solo pobre em nutrientes, compactado e instável. No entanto, essas características se modificam com o passar do tempo, à medida que o solo se recupera (Amazonas et al., 2018).

No estudo de Serra et al. (2021), foi revelado que os grupos taxonômicos amplos da macrofauna do solo tendem a se recuperar em florestas secundárias conforme a idade aumenta. Descobriu-se que a riqueza de grupos apresentou um rápido aumento nos primeiros 10 anos de recuperação, após os quais tende a se estabilizar ou até mesmo a diminuir ligeiramente em florestas com até 30 anos de idade.

Esse padrão foi observado também na diversidade em florestas mais jovens (cerca de 7 anos de idade) (Serra et al., 2021). Além disso, a frequência do desmatamento florestal mostrou afetar significativamente a abundância da macrofauna do solo, com um claro aumento na abundância de macrofauna observado com o aumento da frequência de desmatamento florestal (Serra et al., 2021).

Esse desmatamento florestal está atrelado às práticas de uso do solo na Amazônia Oriental, decorrentes da intensificação agrícola. Os históricos de uso afetam a composição da macrofauna, especialmente o funcionamento do solo, o que pode ser determinante para o sucesso da recuperação de áreas degradadas ou da implantação de práticas agrícolas mais sustentáveis (Rousseau et al., 2014, 2022).

Lavelle et al. (2022), observaram que a abundância e a riqueza de grupos da macrofauna foram significativamente maiores nas florestas tropicais (1895 indivíduos $m^{-2} \pm 234$ indivíduos/ m^2). Esta diversidade e abundância reduziram progressivamente em sistemas de uso mais intensivo. Em sistemas de cultivo tropical, que incluem culturas associadas a árvores, a densidade foi de (1358 indivíduos $m^{-2} \pm 120$ indivíduos/ m^2). Nas pastagens, os números caíram ainda mais, para (1178 indivíduos $m^{-2} \pm 154$ indivíduos/ m^2), e foram mais baixos nas culturas anuais (867 indivíduos $m^{-2} \pm 62$ indivíduos/ m^2).

Estes resultados sugerem que as florestas secundárias podem servir como um reservatório para as interações de espécies que permitirão a recuperação da complexidade do ecossistema encontrada em florestas maduras (Amazonas et al., 2018).

3.REFERÊNCIAS

AMAZONAS, N. T.; et al. **Mudanças na macrofauna durante a sucessão secundária da floresta amazônica.** *Forest Ecology and Management*, v. 432, p. 1-10, 2018.

ANGST, G.; et al. **Stabilization of soil organic carbon through earthworm activity.** *Nature Communications*, v. 10, n. 1, p. 1-10, 2019.

BARROS, E.; et al. **The role of soil fauna in litter decomposition and nutrient release in smallholder agriculture in central Amazonia.** *Applied Soil Ecology*, v. 23, n. 1, p. 1-12, 2003.

BOSSUYT, H.; et al. **Effect of earthworm species on carbon distribution in macroaggregates formed in pastures.** *Soil Biology and Biochemistry*, v. 37, n. 2, p. 285-

293, 2005.

BRIASSOULIS, H. **Factors influencing land-use and land-cover change.** Land cover, land use and the global change, encyclopaedia of life support systems (EOLSS), v.1, p. 126-146, 2009.

BLOUIN, M., HODDA, M., & DEHARVENG, L. Soil earthworms: Key players in the restoration of soil fertility. **Soil Biology and Biochemistry**, v.57, p.121-124, 2013.

CAPOWIEZ, Y.; et al. **Earthworm species and aggregate stability: a relationship governed by feeding behavior.** *Geoderma*, v. 364, p. 114171, 2024.

DECÄENS, T.; et al. **The roles of soil fauna and soil structure in soil functioning: a synthesis of current knowledge and new concepts.** *European Journal of Soil Biology*, v. 42, p. 29-44, 2006.

DOMINGUEZ, J.; EDWARDS, C. A. **Biology and ecology of earthworm species used for vermicomposting.** In: *Earthworms: Types, Biology and Environmental Impact*. 2011. p. 37-56.

EISENHAUER, N., MILCU, A., SABAIS, A. C., BESSLER, H., WEIGELT, A., ENGELS, C., SCHEU, S. Plant community impacts on the structure of earthworm communities depend on season and change with time. **Soil Biology and Biochemistry**, v.41, n.12, p.2430-2443, 2009.

FONTE, S. J., HSIEH, M., MUELLER, N. D. Earthworms contribute significantly to global food production. **Nature Communications**, v.14, n.1, 2023.

GELIBÓ, F.; et al. **Impact of climate change on soil characteristics.** *Climate Research*, v. 10, n. 2, p. 50-60, 2018.

GRINNELL, J. Geography and evolution. **Ecology**. v. 5, p. 225–229, 1924.

GRINNELL, J. **The Niche-Relationships of the California Thrasher.** American Ornithologists' Union, v. 34, n. 4, p. 427–433, 1917.

GRINNELL, J. The origin and distribution of the chest-nut-backed chickadee. **The Auk**, v.21, n.3, p.364–382, 1904.

HEGERL, G. C. et al. Climate change detection and attribution: The role of human influence. In: **Climate Change 2007: The Physical Science Basis**. Cambridge University Press, 2007.

HOLT, R. D. **Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, p. 19659-19665, 2009.

HUANG, J.; et al. **Carbon sequestration potential in tropical agricultural systems: earthworm-induced aggregation of soil organic matter**. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 136, p. 107521, 2019.

HUANG, W., GONZÁLEZ, G., ZOU, X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis. **Applied Soil Ecology**, v. 150, p. 103473, 2020.

HUTCHINSON, G. E. **Concluding remarks**. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. v. 22, p. 415–427, 1957.

JIANG, Y.; et al. **Effects of earthworm activity on soil aggregates and carbon dynamics in different stages of secondary tropical forest succession**. *Soil Biology and Biochemistry*, v. 124, p. 162-171, 2018.

KNOWLES, M. E., ROSS, D. S., GÖRRES, J. H. Effect of the endogeic earthworm *Aporrectodea tuberculata* on aggregation and carbon redistribution in uninvaded forest soil columns. **Soil Biology and Biochemistry**, v.100, 192-200, 2016.

LAVELLE, P., BIGNELL, D., LEPAGE, M., WOLTERS, V., ROGER, P., INESON, P. O. W. H., ... DHILLION, S. **Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers**, 1997.

LAVELLE, P., MATHIEU, J., SPAIN, A., BROWN, G., FRAGOSO, C., LAPIED, E., ... & ZHANG, C. Soil macroinvertebrate communities: A world-wide assessment. **Global Ecology and Biogeography**, v.31, n.7, p.1261-1276, 2022.

LEE, K. E. **Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use**. Sydney: Academic Press, 1985.

- LENNOX, G. D.; et al. **Secondary forest succession in the eastern Amazon: biomass, biodiversity, and socio-economic factors.** *Science Advances*, v. 4, n. 8, p. eaar4325, 2018.
- LEWIS, S. L.; et al. **Deforestation and its impact on the global carbon cycle.** *Nature*, v. 519, p. 40-50, 2015.
- LONGO, A.; et al. **Effects of land-use change on soil organisms.** *Science of The Total Environment*, v. 734, p. 139-151, 2020.
- LUBBERS, I. M.; et al. **Earthworms as ecosystem engineers: effects on soil structure and carbon dynamics.** *Global Change Biology*, v. 19, p. 887-895, 2013.
- LUBBERS, I. M., JAN VAN GROENIGEN, K., BRUSSAARD, L., VAN GROENIGEN, J. W. Reduced greenhouse gas mitigation potential of no-tillage soils through earthworm activity. **Scientific Reports**, v.5, n.1, p.13787, 2015.
- LURGI, M., LOPEZ, B. C., & MONTROYA, J. M. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.367, p.3050-3057, 2012.
- MEYER, W. B.; TURNER, B. L. **Human population growth and global land-use/cover change.** *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 23, p. 39-61, 1992.
- PHILLIPS, H. R. P.; et al. **Global distribution of earthworm diversity.** *Science*, v. 366, n. 6464, p. 480-485, 2019.
- PIRONON, S., VILLELLAS, J., THUILLER, W., ECKHART, V. M., GEBER, M. A., MOELLER, D. A., GARCÍA, M. B. The ‘Hutchinsonian niche’ as an assemblage of demographic niches: implications for species geographic ranges. **Ecography**, v.41, n.7, p.1103-1113, 2018.
- POTVIN, C.; et al. **Diversity, interactions, and the functioning of tropical ecosystems.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 48, p. 461-483, 2017.
- PRITCHARD, H. **Impact of climate change on soil ecosystems.** *Climate Science*, v. 8, p. 101-113, 2011.

PUGNAIRE, F. I.; et al. **Climate change and soil fauna: Implications for ecosystem functioning.** *Science Advances*, v. 5, n. 7, p. 1505-1516, 2019.

RIGHI, G. **Minhocas da América Latina: Biodiversidade e ecologia.** *Revista Brasileira de Biologia*, v. 50, p. 23-29, 1990.

ROUSSEAU, G. X., SILVA, P. R. D. S., CELENTANO, D., & CARVALHO, C. J. R. D. Macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras, florestas e pastos no Centro de Endemismo Belém, Amazônia Oriental. *Acta amazônica*, v.44, 499-512, 2014.

ROUSSEAU, G., BURGOS-GUERRERO, J., HERNÁNDEZ-GARCÍA, L., GÓMEZ-CARDOZO, E., TRIANA, S., MEDINA, J., ... & CELENTANO, D. Potential of slash-and-mulch system with legumes to conserve soil attributes and macrofauna diversity in Eastern Amazon. *Pedobiologia*, v.95, 150840, 2022.

SÁNCHEZ-DE LEÓN, Y., LUGO-PÉREZ, J., WISE, D. H., JASTROW, J. D., GONZÁLEZ-MELER, M. A. (2014). Aggregate formation and carbon sequestration by earthworms in soil from a temperate forest exposed to elevated atmospheric CO₂: A microcosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, v.68, p.223-230, 2014.

SCHEU, S. Effects of earthworms on plant growth: patterns and perspectives: The 7th international symposium on earthworm ecology· Cardiff· Wales· 2002. *Pedobiologia*, v.47, p.846-856, 2003.

SERRA, M. J.; et al. **Soil fauna in secondary tropical forests.** *Biology and Fertility of Soils*, v. 57, p. 1-12, 2021.

SHIPITALO, M. J.; PROTZ, R. Chemistry and micromorphology of aggregation in earthworm casts. *Geoderma*, v.45, p.357-374, 1989.

SIEBERT, J.; et al. **Precipitation and earthworm abundance: Interrelations in tropical ecosystems.** *Soil Biology & Biochemistry*, v. 12, p. 125-130, 2019.

SILVA-JUNIOR, C. H. L.; et al. The Brazilian Amazon deforestation rate in 2020 is the greatest of the decade. *Nature Ecology & Evolution*, v.5, n.2, p.144-145, 2021.

SIMMONS, E.; et al. **Effects of forest succession on earthworm communities.** *Ecology and Evolution*, v. 5, p. 2030-2040, 2015.

SINGH, R.; et al. **Precipitation influences on tropical earthworm species.** *Journal of Soil Science*, v. 14, p. 240-247, 2019.

SONG, X. P., HANSEN, M. C., STEHMAN, S. V., POTAPOV, P. V., TYUKAVINA, A., VERMOTE, E. F., & TOWNSHEND, J. R. Global land change from 1982 to 2016. *Nature*, v.560, p.639-643., 2018.

SWIFT, M. J. **The role of soil fauna in ecosystem functioning.** *Biological Conservation*, v. 10, p. 230-240, 2001.

UVAROV, A.V. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: their role for earthworm performance and ecosystem functioning. *Pedobiologia*, v.53, p.1–27, 2010.

WU, J., REN, Z., ZHANG, C., MOTELICA-HEINO, M., DENG, T., WANG, H., & DAI, J. Effects of soil acid stress on the survival, growth, reproduction, antioxidant enzyme activities, and protein contents in earthworm (*Eisenia fetida*). *Environmental Science and Pollution Research*, v.27, p.33419-33428, 2020.

4.HIPÓTESES

- I. O clima e o solo são os primeiros determinantes da composição da comunidade de oligoquetas na Amazônia Oriental, antes da cobertura vegetal.
- II. A comunidade de minhocas se recupera junto com os estoques de carbono ao longo da sucessão vegetal independentemente do clima e do local.

5.OBJETIVO GERAL

- Analisar as relações entre a comunidade de oligoquetas, o clima, o solo em áreas de sucessão vegetal na Amazônia Oriental.

6.OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analisar as relações entre estrutura da comunidade (abundância, riqueza, diversidade) e determinantes ambientais (clima, solo e sucessão).
- Relacionar as espécies de oligoquetas e os estoques de carbono ao longo da sucessão vegetal.

CAPÍTULO 2

DETERMINANTES AMBIENTAIS E A COMUNIDADE DE MINHOCAS EM ÁREAS SUCESSIONAIS DA AMAZÔNIA ORIENTAL

Ruana Aretha Farias Santiago Beckman ¹, Luis Manuel Hernandez-García¹, Márcio Fernandes Alves Leite², Guillaume Xavier Rousseau ¹

¹*Post-Graduate Program in Agroecology, Maranhão State University, Av. Lourenço Vieira da Silva 1000, Jardim São Cristóvão, São Luís, MA*

²*Department of Microbial Ecology at the Netherlands Institute of Ecology. Droevendaalsesteeg 10, 6700 AB Wageningen, The Netherlands.*

RESUMO

A Amazônia abriga uma grande riqueza e diversidade da macrofauna de solo, mas é um ambiente que passa por severas conversões antrópicas. Como resultado, observam-se áreas em diferentes fases de sucessão, refletindo a complexidade e dinâmica do ambiente diversificado por históricos de uso do solo, variáveis ambientais e climáticas. O objetivo geral deste artigo foi analisar as relações entre a comunidade de oligoquetas, o ambiente e a cobertura vegetal na Amazônia Oriental. Neste trabalho foram realizadas coletas de oligoquetas, de solo (físico-químicas) entre os anos de 2011 a 2016, em 65 parcelas referentes a áreas sucessionais. Para as análises estatísticas foram analisados os efeitos do ambiente e estabelecido cinco matrizes de dados, quanto a posição geográfica, física e química do solo, carbono e clima, e assim foram realizadas análises de RDA, co-inércia, BCA na plataforma R. Em nosso modelo aditivo final sugere que as variáveis físico-químicas do solo são responsáveis pela explicação de 48%, dos componentes ambientais, a química do solo foi quem melhor explicou a variabilidade da comunidade de minhocas (25%), seguindo da física do solo (20%), clima (15%), e quanto a cobertura vegetal, ocorreu a maior densidade de oligoquetas no eixo 1 (48,45%) de nossa RDA, e isso permitiu compreender que esses ambientes proporcionam condições favoráveis para a abundância desses organismos. O nosso estudo reforça que as principais condicionantes e determinantes para a manutenção das comunidades de minhocas são: as variáveis físico-químicas do solo, clima e cobertura vegetal

Palavras-chave: Amazônia, Oligoquetas, Sucessão ecológica, Clima, Solo.

INTRODUÇÃO

As minhocas, são componentes chave para a biota do solo, tanto em termos de manutenção como formação de solo (Lavelle e Spain, 2001; Edwards e Dominguez, 2011). Elas facilitam a decomposição da matéria orgânica, promovem a aeração do solo e influenciam o ciclo de nutrientes, contribuindo significativamente para a produtividade dos ecossistemas florestais (Edwards,2004; Lavelle et al.,2016).

No entanto, a habitação ocorrência desta comunidade está sendo impactada por atividades antrópicas que impedem o seu trabalho ecossistêmico, como o desmatamento e conversão de terras para uso agrícola (Brown e Domínguez, 2010; Rousseau et al., 2014). Essas atividades não apenas fragmentam e degradam o habitat natural, mas também influenciam determinantes ambientais críticas (Wall et al., 2015; Singh et al., 2019).

Essas determinantes influenciam os organismos do solo de maneira hierárquica, no processo, a macrofauna decompõe da matéria orgânica, mas esta depende da qualidade desses recursos, das características texturais solo, e o clima atua como o principal modulador dessas determinantes ambientais (Lavelle et al., 1993, Phillips et al., 2019).

Os fatores climáticos são considerados os mais importantes na formação das comunidades de minhocas (Philips et al., 2019), pois o clima modula as interações ecológicas, tais como as preferências de habitat, abundância e distribuição, e ainda no favorecimento de espécies invasoras (Einsenhauer et al., 2014).

Algumas espécies, como a *Pontoscolex corethrurus*, demonstram maior plasticidade ao ambiente e conseguem se ajustar às variações climáticas (Edwards, 2004; Taheri et al., 2018). O aumento da temperatura exige um metabolismo adaptado, e durante períodos de seca extrema, essas minhocas tendem a entrar em diapausa até que o ambiente se torne apropriado novamente; caso contrário, podem morrer (Edwards e Dominguez, 2011).

Agora para o aumento da frequência e intensidade de precipitações, estes organismos respiram pela pele, então a tendência é evadir ou ir para camadas mais profundas do solo menos úmidas (Edwards, 2004), e a partir daí estes organismos vão depender das propriedades desse solo.

As propriedades do solo incluem textura, propriedades químicas e conteúdo de matéria orgânica (Fragoso e Lavelle, 1992). A textura tem um efeito direto sobre as minhocas, solos mais arenosos tem efeitos abrasivos, enquanto solos de textura média franco argilosa parecem ser mais favoráveis a esses organismos (Edwards e Aracon, 2022).

As propriedades químicas, por sua vez, podem ser associadas às comunidades de minhocas como fatores limitantes. A maioria das espécies de minhocas está ausente em solos muito ácidos (pH inferior a 3,5) (Edwards, 2004). Embora o solo da Amazônia seja ácido, esses organismos ainda demonstram certa tolerância.

A tolerância desses organismos se estende a outras propriedades químicas, como o cálcio e o magnésio, que estão associados à distribuição de minhocas (Edwards e

Dominguez, 2011). Esses fatores podem estar intimamente relacionados às mudanças antrópicas no solo, o que pode acarretar reduções na diversidade de minhocas (Brown e Domínguez, 2010).

Essa diversidade é influenciada também pela qualidade dos recursos disponíveis. O tipo de vegetação pode fornecer diferentes fontes de nutrientes (Brandão et al., 2022; De Souza et al., 2023). Nas sucessões mais jovens, a diversidade de minhocas tende a ser maior devido à abundância de recursos disponíveis (Léon et al., 2004; Lavelle et al., 2016).

Enquanto em sucessões mais maduras, a disponibilidade de nutrientes é menos heterogênea, o que favorece as minhocas nativas (Léon et al., 2003). Então, todos esses fatores são determinantes para condicionar a comunidade de minhocas em um habitat.

Além disso, com a crise ambiental atual, é relevante questionar se a hierarquia ambiental infere nos organismos do solo. Sendo importante de entender como as minhocas, respondem ao desmatamento e à regeneração das áreas. Pois este estudo explora esse cenário de mudanças, atrelado a ambientes de regeneração e nas determinantes ambientais afetadas pelas mudanças causadas pelo antrópico.

A hipótese deste trabalho é que o clima, o solo e o local são as primeiras determinantes que condicionam a composição da comunidade de oligoquetas na Amazônia Oriental, antes mesmo da cobertura vegetal. Assim, o objetivo é determinar quais variáveis ambientais são determinantes para a estruturação das comunidades de oligoquetas em florestas secundárias de diferentes idades.

MATERIAIS E MÉTODOS

Local e origem dos dados

Amostras foram coletadas em diferentes municípios dos Estados, Pará e Maranhão desde 2011 até 2017: Tomé-Açu; Centro Novo do Maranhão; Itinga do Maranhão; Alcântara; São Luís; Rosário. Todas as amostras estão dentro da região considerada Área de endemismo Belém (AEB, Figura 1), que se estende desde o leste da Amazônia brasileira até a ecorregião do interflúvio Xingu, Tocantins e Araguaia (WWF, 2016).

A região apresenta um gradiente climático com maior precipitação na região norte e clima do tipo Am, Aw no Sul e As no Leste (Alvarez et al., 2013). O solo da região deriva principalmente de rochas sedimentares detríticas e engloba sedimentos das Formações Barreira e Itapicuru (De Almeida; Vieira, 2010).

A floresta nativa do Oeste dessa região é caracterizada por ser ombrófila densa (Tomé-Açu, Centro Novo e Itinga do Maranhão), enquanto os demais municípios possuem vegetação floresta ombrófila aberta com influência costeira (Lima et al., 2013; Barros et al., 2023).

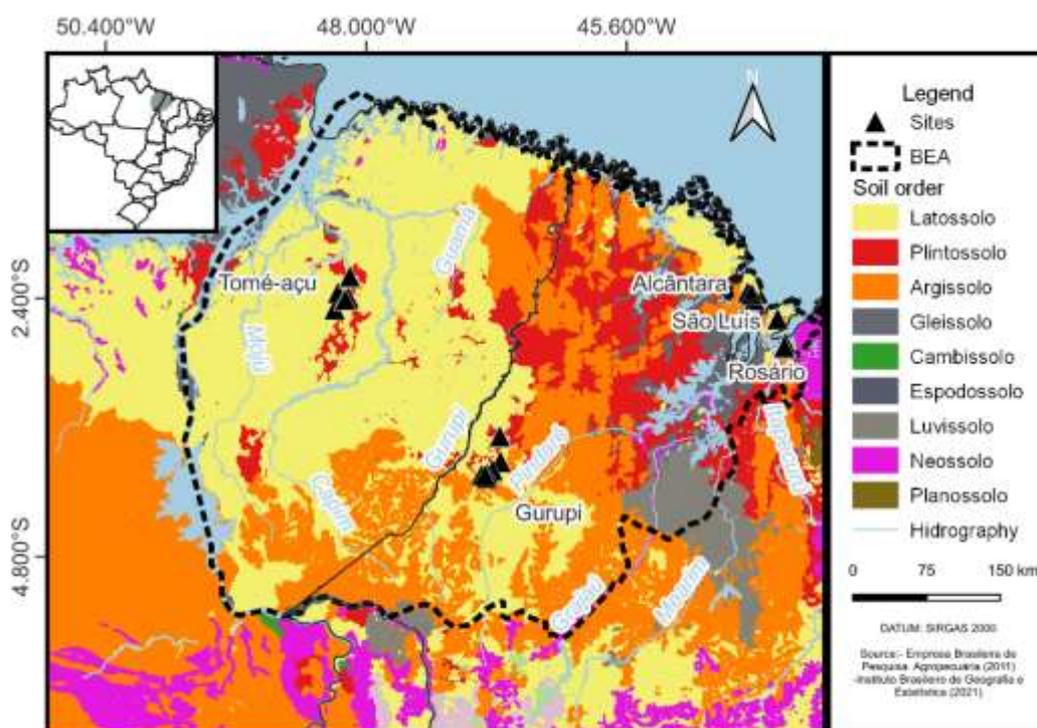
Desenho amostral

Foram consideradas 4 categorias de florestas segundo as recomendações de Hudson, et al. (2014) e Cardozo et al. (2022): Floresta Secundária jovem com idade inferior a 10 anos (14), floresta secundária intermediária com idade inferior a 30 anos (26), floresta secundária madura exploradas e com idade superior a 30 anos (18), floresta madura conservada (7), totalizado 65 parcelas (Tabela 1).

Tabela 1. Parcelas utilizadas nos estudos

Nº de parcela	Estágio sucessional	Idade
14	Floresta secundária jovem (YSF)	<10
26	Floresta secundária intermediária (ISF)	<30
18	Floresta madura explorada (LMF)	>30
7	Floresta madura conservada	>100

Figura 1. Mapa dos locais amostrados.



Variáveis estudadas

Na tabela 1, apresentamos um resumo das principais variáveis estudadas ao longo da pesquisa e os métodos utilizados para sua obtenção e análise.

Tabela 2. Resumo das variáveis estudadas, métodos de coleta/análise.

Variável	Descrição	Unidade de Medida	Método de Coleta/Análise
Idade da Floresta	Estimada por entrevistas e confirmação via satélite.	Anos	Entrevistas e imagens de satélite
Estoque de Carbono acima do Solo	Quantidade de carbono armazenada nas árvores e vegetação.	Toneladas por hectare	Medição do DAP, fórmulas alométricas específicas
DAP (Diâmetro à Altura do Peito)	Medida do diâmetro das árvores a 1,30m de altura.	Centímetros	Medição em campo
Necromassa Fina e Grande	Quantidade de material morto (ramos, folhas, etc.).	Gramas por metro quadrado	Coleta em áreas delimitadas e pesagem
Propriedades Físicas e Químicas do Solo	Parâmetros como pH, umidade, e teor de nutrientes.	(%)	Análises laboratoriais
Comunidade de Minhocas	Diversidade e abundância de oligoquetas.	Número de indivíduos	Coleta manual e identificação taxonômica

Cálculo da idade da floresta e estoque de carbono acima do solo

Para estimar o estoque de carbono das árvores, foi utilizado o método de medição do DAP (Diâmetro à Altura do Peito). Conforme descrito por Cardozo et al. (2022), em cada local de amostragem, todas as árvores com um DAP igual ou superior a 10 cm, bem como palmeiras com uma altura igual ou superior a 2 metros, foram mensuradas em uma área circular com um raio de 25 metros.

Os arbustos com um DAP entre 1 e 10 cm foram medidos em cinco subparcelas quadradas, cada uma com 25 metros quadrados, em cada

parcela do estudo. A idade da floresta foi estimada por meio de duas formas, em todas as parcelas foram realizadas entrevistas com os membros mais antigos, isto é, com maior conhecimento da área e a partir do que foi dito por eles, a idade foi confirmada por meio de satélite.

A necromassa fina foi oriunda de ramos de 2 a 5 cm de diâmetro e liteira de <2 cm diâmetro, coletadas em áreas de 1m² localizado em cada centro de subparcelada, realizando cinco repetições por parcela e quanto a necromassa grande, 5 cm de diâmetro (Cardozo et al., 2022).

O carbono acima do solo foi considerado os seguintes compartimentos: tronco, galhos, serapilheira árvores vivas quanto árvores mortas, e assim os componentes da vegetação foram estimados alometricamente usando fórmulas de espécie-específicas ou multiespécies.

Quanto a biomassa destrutiva formada por elementos (folhas, caules e raízes), estes foram coletados, pesados e separados, e essa abordagem permite uma medida direta da quantidade de biomassa presente para cada subparcela.

Amostragem de Comunidades de minhocas

As coletas de oligoquetas foram realizadas através do método Tropical Soil Biology and Fertility/TSBF (Anderson; Ingram, 1993) modificado por Rousseau et al. (2014). Foi delimitado um círculo de 20 metros de raio e cinco monólitos de solo de 25x25x10 cm foram extraídos considerando os vértices cardinais e o ponto central. As minhocas foram obtidas mediante coleta manual e fixadas em formaldeído (10%) e conservadas em álcool 96%. As minhocas adultas foram identificadas a nível de espécie ou gênero (juvenil), utilizando chaves taxonômicas para espécies nativas (Feijoo; Gil, 2010; Hernandez et al., 2018; Sousa et al., 2020), e exóticas (Plisko et al., 2015) ou comparando com todas as descrições publicadas para a região quando foi necessário.

Análises de solo

Amostras de solo, em duplicatas, foram coletadas adjacentes aos monólitos utilizando cilindros metálicos 10 cm de altura x 6cm de diâmetro. A porcentagem de umidade do solo foi estimada por diferença de peso, após secagem em estufa 105 °C. A densidade aparente foi estimada como a relação de massa seca/volume (566 cm³). A granulometria foi determinada em amostras compostas mediante o método densitométrico (EMBRAPA, 2017).

O pH (0.01M CaCl₂) P disponível, K trocável, Ca, Mg, H+Al, foram quantificados usando métodos padrões do Instituto Agronômico de Campinas (Van Raij

et al., 2001). Foram calculados também a capacidade efetiva de troca catiônica (ECEC) como $K+Ca+Mg+Al$, a capacidade de troca catiônica (CEC) isto é, $ECEC+H$, soma de bases (SB), ou seja, $K+Ca+Mg$, saturação de bases (Bsat) como $100 \times SB$, e densidade aparente (BD) (Van Raij et al., 2001).

Por último, as concentrações de carbono no solo foram analisadas utilizando o método de combustão úmida (Walkley; Black, 1934).

Análises estatísticas

Rarefação

Curvas de rarefação foram ajustadas por tipo de vegetação e para cada sistema de uso da terra utilizando o pacote *Inext* (Hsieh et al., 2018).

Seleção de Variáveis mediante análises de redundância (RDA)

Para avaliar o efeito do ambiente na comunidade de minhocas foram consideradas cinco matrizes de dados: física e química do solo, carbono acima do solo, clima, e o componente espacial, representado pelas coordenadas geográficas.

Segundo Borcard et al. (2018) a estrutura espacial pode estar presente em diferentes escalas, sendo o modelo de superfície (ou polinômio) o mais geral para análises multivariadas. Assim, variáveis respostas podem ser explicadas por uma função polinomial das coordenadas dos sítios (Braak, 1987; Legendre, 1990). Em seguida, foi realizada uma Análise de Redundância (RDA) em cada matriz. A matriz de espécies foi transformada usando o algoritmo Bray-Curtis no pacote *Vegan* (Oksane et al., 2018).

Variáveis colineares foram excluídas previamente usando o critério do fator de inflação de variância (VIF) mantendo aquelas variáveis com valores inferiores a 10 (Borcard et al. 2011). Seguidamente, cada matriz de dados, foi submetida a seleção direta de variáveis usando a função *Ordstep* do pacote *Vegan* e apenas as variáveis significativas foram mantidas para construir o melhor modelo geral (Bocard et al., 2011). A variância total explicada pelo modelo for particionada usando a função *Varpart* do pacote *Vegan* para determinar quanto da variância da comunidade de minhocas é explicada puramente pelas matrizes.

Análises da Estrutura da comunidade

As variáveis selecionadas no modelo foram usadas para representar espacialmente a sua relação com a comunidade de minhocas e as classes de idades florestais, mediante

análises de co-inertia, usando o pacote Ade4 (Dray; Dufor, 2007). O efeito das classes de idade sobre a comunidade de minhocas foi testado mediante uma Análise entre Classes (BCA). A significância dos modelos foi avaliada através do teste de Monte Carlo com 999 permutações.

Modelo de dissimilaridade generalizado (GDM)

Para determinar a relação entre a taxa de substituição de espécies e as variáveis ambientais foi realizado um modelo de dissimilaridade generalizado (GDM). O GDM permite capturar de forma mais precisa as relações complexas e não lineares entre a biodiversidade e as variáveis ambientais, ao contrário dos modelos lineares tradicionais. Esta abordagem é particularmente útil em ecossistemas diversos como a Amazônia, onde a variabilidade ambiental é alta e os padrões de distribuição das espécies são complexos.

O GDM é uma extensão não linear dos enfoques mais tradicionais de regressão matricial (Ferrier et al. 2007), onde a matriz resposta (d_{ij}) consiste na dissimilaridade biológica entre pares de sítios i e j (Mokani et al., 2022) que está relacionada à distância espacial ou ambiental η (transformada) entre esses sítios, segundo a equação: $d_{ij}=1-e^{-\eta}$.

Onde η representa a distância ecológica prevista calculada mediante a soma das diferenças absolutas, e transformadas, entre os locais i e j , para todas as variáveis preditoras (x_1 a x_n), segundo a expressão:

$$\eta = b + \sum |fp(x_{pi}) - fp(x_{pj})| \quad n_{p=1}$$

O modelo foi executado mediante o pacote “gdm” (Fitzpatrick et al., 2022). Para a nossa análise a variável resposta foi uma matriz com 64 sítios e com abundância de 28 taxa, principalmente espécies. A matriz de dissimilaridade composicional foi transformada posteriormente, considerando o índice de Bray-Curtis.

As variáveis preditoras foram as coordenadas geográficas em formato UTM, 8 variáveis de física do solo, 20 de química do solo, 2 referentes ao clima e 10 representando o carbono acima do solo. Essas variáveis foram selecionadas com base em modelos anteriores e análises preliminares, garantindo que todos os principais fatores ambientais relevantes fossem incluídos no modelo de dissimilaridade generalizado (GDM).

As variáveis ambientais foram posteriormente transformadas em matriz de distância eliminando o efeito de dimensionalidade. O modelo considerou dados de abundância de espécies e foi ponderado de acordo com a área amostrada por sítio para evitar o efeito dos diferentes esforços amostrais.

A seleção das variáveis foi realizada automaticamente, considerando coeficientes

do modelo acima de 0. A significância das variáveis foi obtida mediante permutações (Leitão et al., 2017) e o erro padrão (± 1 ES) para cada modelo foi obtido para cada variável. As variáveis selecionadas foram agrupadas em três grupos principais relacionados ao solo, clima e carbono acima do solo e posteriormente foi realizado uma partição da variância explicada por cada componente e expressa como percentagem de variância explicada com respeito ao total. Todas as análises foram realizadas no R Studio versão 4.3.2 (R Core Team, 2023).

Por fim, foi feito o modelo de dissimilaridade generalizado (GDM) para capturar as relações não lineares entre as oligoquetas e as variáveis ambientais. A abordagem combinada de métodos tradicionais e avançados possibilitou avaliar de forma detalhada os fatores ambientais na determinação da composição da comunidade de oligoquetas na Amazônia Oriental.

RESULTADOS

3.1 Análise das determinantes ambientais

Nesta seção, os resultados da análise dos modelos são apresentados, destacando as diferentes fontes de variação e sua relevância na explicação da comunidade de minhocas. Os modelos são classificados por categoria, evidenciando as contribuições das variáveis geográficas, químicas, físicas, climáticas e de carbono. A análise revela a importância relativa de cada fonte de variação e seu impacto no modelo final, representado pelo R^2 ajustado.

Na tabela 3, observamos que a variação do carbono apresentou a menor relevância, enquanto a química se destacou como o fator mais representativo.

Das cinco fontes de variáveis analisadas, as mais influentes foram as geográficas, químicas, físicas e climáticas, contribuindo para um modelo final do R^2 ajustado de 48%. De tal forma que essa abordagem envolveu a análise de modelos independentes e adicionais, e nos permitiram avaliar a contribuição das variáveis ambientais para explicar as variações observadas na comunidade de minhocas.

Tabela 3. Modelos de análise de redundância são utilizados para explicar e prever a variação na abundância das espécies de oligoquetas, considerando múltiplas variáveis.

Step	Variation Font	Model	P	R ² adj.
Original independent model	Geographycal	$Y \sim x + y + x^2y + xy^2 + x^2y^2 + x^3y + xy^3 + x^2y^3 + x^3y^2 + x^3y^3$	0,001	0,39
	Physical	$Y \sim BD + Por + Csand + Fsand + Silt + Clay + Silt_Clay + Silt.Clay$	0,001	0,22
	Chemical	$Y \sim pH + P + K + Ca + Mg + H_Al + Na + Al + ECEC + CEC + Bsat + S_P + S_K + S_Ca + S_Mg + S_H_Al + S_Na + S_Al$	0,001	0,37
	Carbon	$Y \sim SOC + NecroC + LitterC + FineNC + PalmC + TreeC + HerbC + SchrubC + AGC$	0,003	0,12
	Climatic	$Y \sim Rainfall + Temperature$	0,001	0,15
Independent model	Geographycal	$Y \sim y + xy^3$	0,001	0,14
	Physical	$Y \sim BD + Silt.Clay + Csand + Clay$	0,001	0,20
	Chemical	$Y \sim Bsat + S_H_Al + S_P + pH + Mg$	0,001	0,25
	Carbon	$Y \sim FineNC + SOC$	0,001	0,10
	Climatic	$Y \sim Rainfall + Temperature$	0,001	0,15
Additive model	All	$Y \sim Geographycal + Physical + Chemical + Carbon + Climatic$	0,001	0,49
Final additive model	Environment	$Y \sim Y + Mg + SOC + S_H_Al + Silt.Clay + pH + Clay + BD + Temperature + XY3 + Rainfall$	0,001	0,48

Física do solo: BD são densidades aparentes; Por é porosidade; Csand é areia fina; Silt é silte; Clay é argila; Silt_Clay é a soma de silte e argila; Silt.Clay é a razão de silte e argila. Química do solo: potencial hidrogeniônico, fósforo, potássio, cálcio, magnésio, hidrogênio e alumínio, sódio, alumínio, capacidade efetiva de troca catiônica (ECEC), capacidade de troca de cátions (CEC), bases saturadas (Bsat). Carbono do solo: SOC é carbono orgânico do solo, NecroC é carbono em necromassa grossa, LitterC é carbono da liteira, FineNC é necromassa fina do carbono, PalmC é necromassa das palmeiras, TreeC é carbono das árvores, HerbC é carbono do pasto, SchrubC é carbono dos arbustos, AGC é carbono acima do solo. Clima: Rainfall é precipitação e Temperature é temperatura.

Os modelos intermediários também forneceram respostas valiosas, mesmo que em menor significância, a exemplo do modelo químico, que alcançou um R² ajustado de 0,25, na sequência, o modelo físico com um R² ajustado de 0,20 e o modelo climático R² ajustado de 0,15. Demonstra que indicam que esses fatores influenciaram em algum papel sob a determinação da comunidade de minhocas.

Além dos modelos intermediários, durante as análises, observou-se a importância dos percentuais de explicação, como no modelo aditivo total, que representou 49%, destacando a relevância das variações das fontes avaliadas.

Para então responder que as variáveis mais importantes na explicação da comunidade de minhocas, foram, fatores geográficos: y (geográfica), Mg (magnésio), SOC (carbono orgânico do solo), H_Al (hidrogênio e alumínio), Silt.Clay (razão de silte e argila), pH (potencial hidrogeniônico), Clay (argila), BD (densidade aparente), temperatura, Y3 fonte geográfica), e a precipitação.

3.2 Partição da Variância e Correlação entre Variáveis

Aqui são discutidos os resultados da partição da variância entre as variáveis ambientais e a abundância de oligoquetas, destacando o efeito pertinente das variáveis químicas e físicas do solo.

A figura 2 ilustra a maior interação entre fatores climáticos e de solo, evidenciando que a variável do solo abrange um número maior de variáveis, exerce uma influência mais significativa, resultando em um efeito mais puro.

Por outro lado, o fator climático é associado com apenas duas variáveis, e com menor interação, mais uma vez afirmando que a maior influência das variáveis, foi o físico e químico do solo.

Aproximadamente 53% da variância total permanece como resíduo na análise, sugerindo que ainda há uma quantidade significativa de variação nos dados não explicada pelos fatores considerados.

Isso pode indicar a presença de outros fatores não incluídos no modelo que também influenciam a variável de interesse. Enquanto a variável do solo mostra uma contribuição de 12% e é a principal contribuinte para a variação observada.

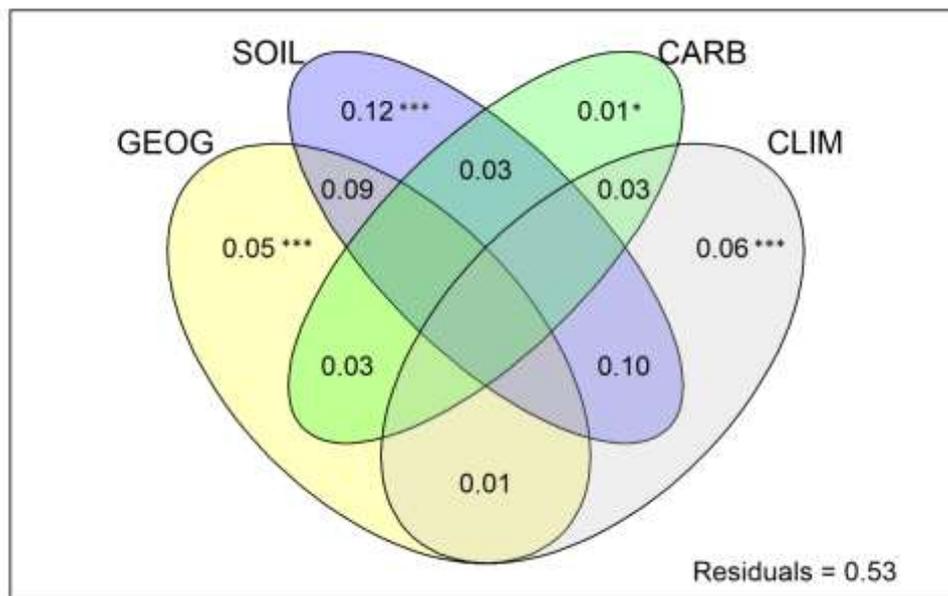


Figura 2. Gráfico de Venn apresentando a partição da variância entre as restrições do RDA (Análise de Correspondência Canônica) na comunidade de oligoquetas entre as matrizes de espaço (Geog), clima (Clim), física e química do solo (Solo).

3.3 Covariância entre Usos do Solo

Os diferentes usos do solo foram analisados em termos de composição, utilizando intervalos de confiança (elipses), verificou-se que elipses não sobrepostas indicam diferenças significativas entre as composições das comunidades de oligoquetas em diferentes usos do solo. As elipses representam a composição nas sucessões jovens, intermediárias e florestas maduras exploradas e estão visivelmente separadas, sugerindo uma composição distinta nestes locais.

Quanto as setas, quando menores indicam maior covariância entre as sucessões e a comunidade de minhocas. A presença de várias setas apontando para uma única direção indica que existem diversos sítios com uma comunidade de minhocas muito semelhante.

Os resultados apontam que os usos do solo com maior dispersão, e, portanto, menor covariância, são LMF (Floresta madura explorada), ISF (Floresta Intermediária) e YSF (Floresta jovem), com variabilidade explicada no eixo 1 (48,45%). Em contraste, MF (Floresta Madura) apresenta uma comunidade de oligoquetas distinta e possivelmente a maior covariância. Isso sugere que as comunidades em MF são mais homogêneas, possivelmente devido a condições ambientais mais estáveis, com variabilidade explicada no eixo 2 (30,5%).

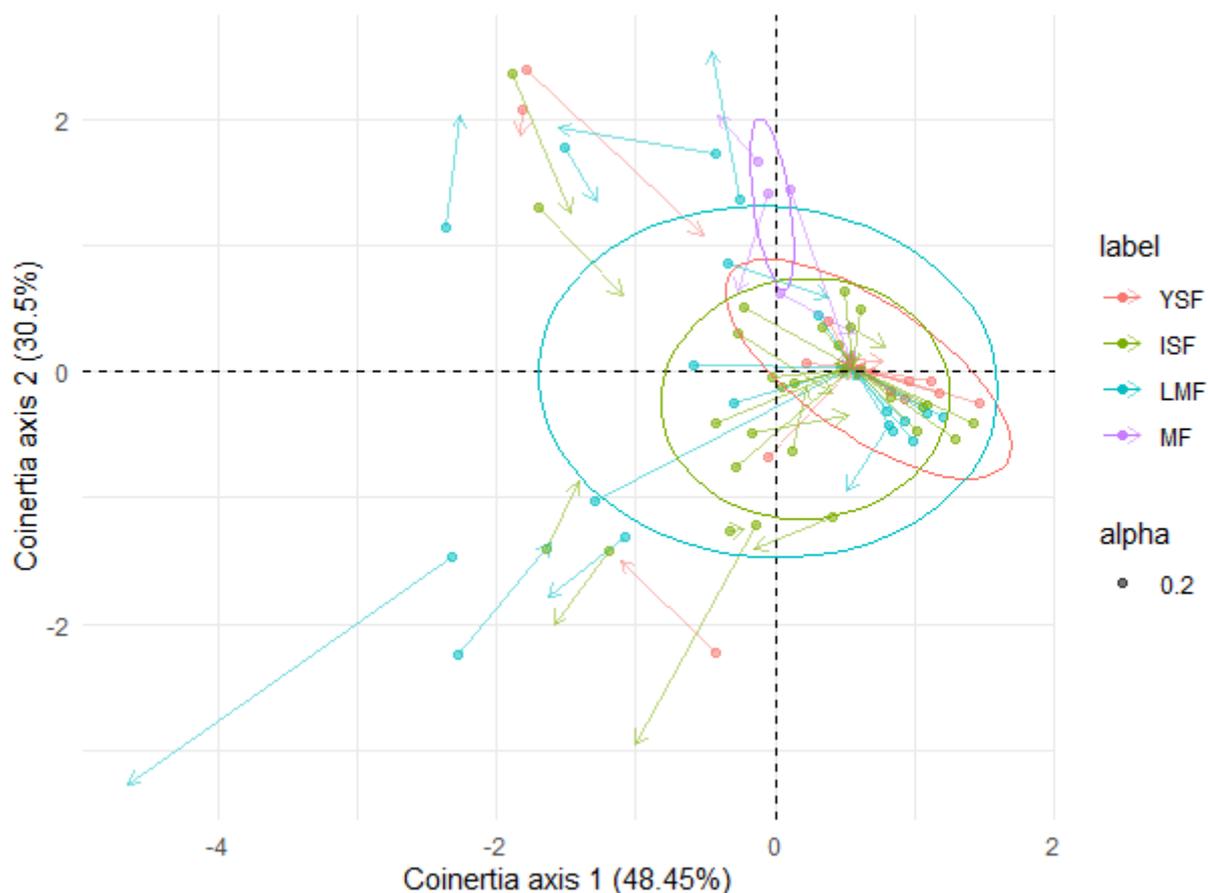


Figura 3. Correlação entre composições de oligoquetas no solo e as categorias sucessionais, identificadas pelos dois primeiros eixos de co-inérgia: YSF (Floresta Jovem), ISF (Floresta Intermediária), LMF (Floresta Madura Explorada) e LM (Floresta Madura).

3.4 Modelos de Dissimilaridade entre Variáveis Ambientais

Nesta seção, é importante ressaltar a composição das minhocas no espaço e no tempo para revelar os processos ecológicos que estruturam e mantêm essa biodiversidade através das sucessões, detectando a presença de oligoquetas em função das variáveis ambientais.

Para isso, este estudo utilizou um modelo de B-diversidade para analisar como as mudanças nas variáveis ambientais explicam a dissimilaridade nas comunidades de oligoquetas nas diferentes fases de sucessão florestal na região. As variáveis selecionadas mostram as mudanças ao longo do gradiente ambiental e explicam a dissimilaridade das comunidades de oligoquetas.

A altura máxima alcançada por cada curva no gráfico indica a quantidade total da variável associada aos oligoquetas, ou seja, a contribuição relativa de cada variável para a composição das espécies.

A curva mostra uma relação forte entre a temperatura e a diversidade de oligoquetas, com a temperatura sendo a variável que mais contribui para a B-diversidade das minhocas. A curva se estabiliza em temperaturas mais altas, sugerindo que, a posterior de um certo ponto, o aumento na temperatura tem um efeito reduzido sobre a dissimilaridade das comunidades, o que pode indicar que as oligoquetas são sensíveis às variações térmicas e a temperaturas mais elevadas.

O estoque de magnésio também é uma variável importante, com uma curva ascendente que indica uma contribuição crescente do magnésio para a dissimilaridade das comunidades à medida que o estoque aumenta, o que pode sugerir que áreas com maiores concentrações de magnésio no solo possuem comunidades de oligoquetas mais diversas.

A razão entre silte e argila é outra variável significativa, pois à medida que essa razão aumenta, a diversidade também aumenta, isso pode estar relacionado à estrutura do solo, já que solos com diferentes proporções de silte e argila podem criar diferentes microhabitats que afetam a distribuição das espécies.

De maneira geral, as variáveis com maior contribuição foram a temperatura, que apresentou a maior associação com a B-diversidade das oligoquetas, seguida pelo estoque de magnésio e pela razão silte/argila, que também contribuíram significativamente para a B-diversidade das oligoquetas.

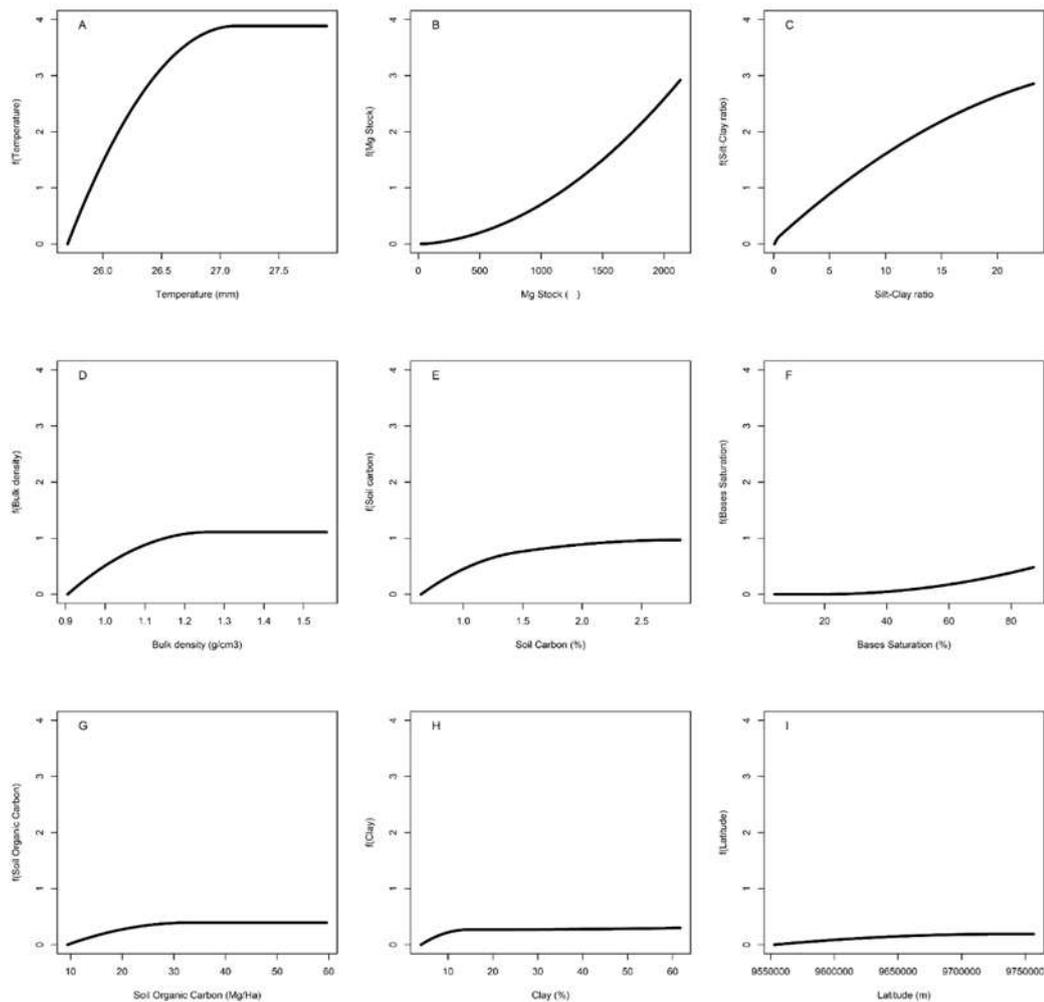


Figura 4. Modelos de dissimilaridade entre variáveis ambientais relacionadas às oligoquetas.

4. Discussão

Os resultados indicam que tanto as variáveis físicas e químicas do solo quanto as climáticas são importantes na determinação da composição da comunidade de minhocas nas sucessões florestais. No entanto, a química do solo foi o fator mais representativo no modelo de redundância, representando 25% de 49% da variação total.

Esses achados são consistentes com os resultados de Phillips et al. (2019) e de Lavelle et al. (2022), que também revelaram uma associação significativa entre a composição de espécies e os fatores climáticos e do solo.

Por outro lado, a variação do carbono apresentou a menor relevância, com apenas 10%, similar aos resultados de Cardoso et al. (2022), que observaram que o carbono orgânico do solo pouco diferiu significativamente entre os sistemas de uso da terra e ao longo da sucessão.

Na análise da partição da variância, destaca-se mais uma vez o efeito da variável do solo, na qual consta os fatores físicos e químicos do solo como mais significativos, isso sugere que essas características têm uma influência considerável na estruturação da comunidade estudada. Esse efeito pode estar relacionado ao papel edáfico das minhocas na construção e manutenção da estrutura do solo (Lavelle, 2004).

Outro resultado pertinente foi a interação entre os fatores climáticos e do solo. Essa observação sugere que os elementos climáticos e do solo não atuam isoladamente, mas sim de maneira interdependente, influenciando-se mutuamente na estruturação da comunidade de organismos do solo.

A covariação da comunidade de oligoquetas apontou a prevalência desses organismos nas sucessões jovens, intermediárias e em florestas maduras exploradas, sugerindo que esses ambientes proporcionam condições favoráveis para a abundância desses organismos.

Essas condições favoráveis se aplicam especialmente à espécie *Pontoscolex corethrurus*, que aproveita esse tipo de ambiente e estava presente tanto em áreas mais jovens quanto em áreas mais maduras. Sabe-se que essa espécie consegue manter-se em ecótipos distintos, enfrentando pressões seletivas em contextos urbanos, rurais e em ambientes preservados, demonstrando alta plasticidade ambiental (Taheri et al., 2018).

Em contraste, se destaca a menor composição de oligoquetas em áreas de florestas maduras, possivelmente espécies nativas que já possuem um equilíbrio associado a esse tipo de ambiente, e ainda assim espécies adaptativas também costumam dividir esses habitats, no entanto com menor preferência.

Nas florestas maduras costumam apresentar maior diversidade e abundância para a maioria dos grupos de macrofauna, porque funcionam como refúgios para uma fração significativa desta importante biota do solo, em virtude da sua estrutura mais conservada (Rousseau et al., 2022; Cardozo et al., 2022).

Os modelos de dissimilaridade, apontam novamente para as variáveis químicas e climáticas, principalmente a temperatura, pois as oligoquetas nativas se diferem a termotolerância de oligoquetas adaptativas.

A exemplo da espécie predominante *Pontoscolex corethrurus*, consegue facilmente suportar altas elevadas, enquanto que as espécies nativas possivelmente não conseguem suportar tanto calor, no entanto, há a necessidade de mais estudos a esse respeito na Amazônia Oriental.

Este tipo de fator na mudança na composição das assembleias bióticas no espaço

e no tempo é importante para revelar os processos ecológicos que estruturam e mantém a biodiversidade espacialmente através das paisagens, detectando perda de biodiversidade ou mudança nessa composição das assembleias, e ainda rastreando mudança global da biodiversidade (Ferrier et al., 2020; Hoskins et al., 2020).

A presença do magnésio sugere a relação com a degradação mostrando que este gradiente pode refletir no gradiente sucessional, principalmente nas sucessões mais jovens. O magnésio é um fator fortemente associado à calagem, prática indicada para corrigir a acidez do solo (Moura et al., 2009). Porém, a concentração desse elemento pode ter impactos negativos na composição de minhocas (Edwards e Dominguez, 2011).

Verificou-se a razão entre silte e argila e foram relacionadas com a distribuição das minhocas, destacando o impacto direto da textura do solo no seu habitat. Solos com uma proporção adequada de silte e argila tendem a apresentar uma estrutura que favorece a movimentação e a construção de galerias pelas minhocas, além de manter uma umidade adequada e oferecer proteção contra extremos de temperatura e seca.

Além disso, essas texturas propícias também promovem o acúmulo de matéria orgânica, como observado por Lapiéd, Nahmani e Rousseau (2009), que ressalta a importância da textura do solo e do teor de matéria orgânica como os principais determinantes da heterogeneidade nas comunidades de minhocas.

Nossos resultados sugerem que o clima e o solo desempenham um papel fundamental na determinação da composição da comunidade de oligoquetas na Amazônia Oriental, apesar da cobertura vegetal ter se apresentado como coadjuvante nesse estudo, ela deve ser apoiada por esses outros fatores.

Essas afirmações vão ao encontro com o modelo proposto por Lavelle et al. (1993) e os resultados tão significativos das mudanças do clima e da distribuição desses organismos em escala global, realizado por Phillips et al. (2019).

Lavelle et al. (1993) apontou que, embora a cobertura vegetal tenha um papel importante, é muitas vezes um fator secundário ou mediador, que exerce sua influência ao modificar as condições do solo e do microclima.

Phillips et al. (2019) ampliam essa visão ao demonstrar que as mudanças climáticas têm um impacto direto e significativo na distribuição global da diversidade de minhocas. O estudo revelou que fatores climáticos, como temperatura e precipitação, são determinantes essenciais para a presença e diversidade de minhocas em diferentes regiões do mundo.

Em especial, Phillips et al. (2019) destacam que o aumento das temperaturas e a

alteração nos padrões de precipitação, resultantes das mudanças climáticas, podem levar a uma redistribuição das populações de minhocas, afetando ecossistemas inteiros.

Nossos dados fortalecem ainda mais o contexto de mudanças climáticas, pois podemos perceber a importância das determinantes ambientais e sua influência na comunidade de minhocas, que pode ser limitante para minhocas nativas.

Então, as características físico-químicas do solo, o clima e a cobertura vegetal devem ser continuamente monitorados para sustentar as interações entre os organismos do solo necessárias para sua manutenção.

No entanto, é essencial reconhecer que esses organismos podem enfrentar desafios que afetam suas condições naturais ao longo do tempo, podendo resultar na prevalência de espécies adaptativas ao invés das nativas.

5. Conclusão

Essas descobertas, específicas para a região da Amazônia Oriental, sublinham a necessidade de considerar as determinantes ambientais, como solo e clima, na gestão e conservação dos ecossistemas florestais. As mudanças climáticas relacionadas ao uso intensivo do solo podem ter implicações significativas na dinâmica das minhocas no solo, afetando a disponibilidade de recursos e, conseqüentemente, os serviços ecossistêmicos que esses organismos fornecem.

É importante ressaltar a continuidade de estudos como este na Amazônia, especialmente devido à emergência climática, que terá conseqüências diretas na precipitação e temperatura, pois muitas espécies dependem da umidade da floresta para sobreviver, e poucas têm estratégias de adaptação. Portanto, resultados como esses revelam aspectos significativos de um organismo ainda pouco elucidado.

Além disso, políticas de conservação devem integrar estratégias para proteger e restaurar a qualidade do solo, promovendo práticas agrícolas e de manejo florestal sustentáveis que considerem a complexa interação entre o solo, a fauna e o clima. A preservação da biodiversidade edáfica é elementar para a saúde dos ecossistemas florestais, e também para a mitigação das mudanças climáticas e a sustentabilidade a longo prazo.

Agradecimentos

À CAPES pela concessão da bolsa, que possibilitou todo o doutoramento e dedicação para a conclusão deste estudo. À Pós-Graduação Agroecologia (UEMA) pela possibilidade dada à elaboração deste artigo. À equipe do laboratório LARECO pelo apoio contínuo.

Referências

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische zeitschrift*, 22(6), 711-728.
- Alves Pereira, C., & Guimarães Vieira, I. C. (2001). A importância das florestas secundárias e os impactos de sua substituição por plantios mecanizados de grãos na Amazônia. *Interciência*, 26(8), 337-341.
- Anderson, J. M., & Ingram, J. S. I. (1993). A handbook of methods. *CAB International, Wallingford, Oxfordshire*, 221, 62-65.
- Barros, A. L. R., Leite, M. F. A., Hernández-García, L. M., Sousa, S. C., James, S. W., & Rousseau, G. X. (2023). Variability of earthworm's functional traits in eastern Amazon is more species-dependent than environment-dependent. *European Journal of Soil Biology*, 118, 103535.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R* (Vol. 2, p. 688). New York: springer.
- Braak, C. J. (1987). The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69, 69-77.
- Brandão, D. O., Barata, L. E. S., & Nobre, C. A. (2022). The effects of environmental changes on plant species and forest dependent communities in the Amazon region. *Forests*, 13(3), 466.
- Brown GG, Domínguez J. Uso das minhocas como bioindicadoras ambientais: princípios e práticas – o 3º Encontro Latino-Americano de Ecologia e Taxonomia de Oligoquetas (ELAETAO3). *Acta Zool Mex.* 2010;26:1-18.
- de Almeida, A. S., & Vieira, I. C. G. (2010). Centro de endemismo Belém: status da vegetação remanescente e desafios para a conservação da biodiversidade e restauração ecológica. *Revista de Estudos Universitários-REU*, 36(3).
- De Wandeler, H., Sousa-Silva, R., Ampoorter, E., Bruelheide, H., Carnol, M., Dawud, S. M., ... & Muys, B. (2016). Drivers of earthworm incidence and abundance across European forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 99, 167-178.
- Dominguez, J. E. C. A., & Edwards, C. A. (2011). Biology and ecology of earthworm

species used for vermicomposting. *Vermiculture technology: earthworms, organic waste and environmental management*. CRC Press, Boca Raton, 27-40.

Edwards, C. A. (2004). The importance of earthworms as key representatives of the soil fauna. In *Earthworm ecology* (pp. 3-11). CRC Press.

Eisenhauer, N., Stefanski, A., Fisichelli, N. A., Rice, K., Rich, R., & Reich, P. B. (2014). Warming shifts ‘worming’: effects of experimental warming on invasive earthworms in northern North America. *Scientific Reports*, 4(1), 6890.

Feijoo, A., & Gil, L. V. C. (2010). Tres nuevas especies de Righiodrilus Zicsi 1995 (Annelida, Oligochaeta: Glossoscolecidae) de la Amazonía colombiana. *Acta Amazonica*, 40, 231-240.

Ferrier, S., Harwood, T. D., Ware, C., & Hoskins, A. J. (2020). A globally applicable indicator of the capacity of terrestrial ecosystems to retain biological diversity under climate change: The bioclimatic ecosystem resilience index. *Ecological Indicators*, 117, 106554.

Fitzpatrick, M., Mokany, K., Manion, G., Nieto-Lugilde, D., & Ferrier, S. (2022). Gdm: Generalized dissimilarity modeling. R package version 1.5. 0-1. *R Foundation*.

Hernandez-Garcia, L. M., Burgos-Guerrero, J. E., Dos Santos, B. T. S., Rousseau, G. X., & James, S. W. (2018). Three new species of *Holoscolex* (Clitellata, Glossoscolecidae) from the Gurupi Biological Reserve, last forest remnant of the Belém Endemism Area, Eastern Amazon. *Zootaxa*, 4496(1), 459-471.

Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665.

Hudson, L. N., Newbold, T., Contu, S., Hill, S. L., Lysenko, I., De Palma, A., ... & Milder, J. C. (2014). The PREDICTS database: a global database of how local terrestrial biodiversity responds to human impacts. *Ecology and evolution*, 4(24), 4701-4735.

Krück, S., Joschko, M., Schultz-Sternberg, R., Kroschewski, B., & Tessmann, J. (2006). A classification scheme for earthworm populations (Lumbricidae) in cultivated agricultural soils in Brandenburg, Germany. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 169(5), 651-660.

Lapied, E., Nahmani, J., & Rousseau, G. X. (2009). Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities. *Applied Soil Ecology*, 43(2-3), 241-249.

Lavelle, P. (1988). Earthworm activities and the soil system. *Biology and fertility of soils*, 6, 237-251.

Lavelle, P., & Spain, A. V. (2001). Soil organisms. *Soil ecology*, 201-356.

Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z., & Schaefer, R. (1987). Management of earthworm populations in agro-ecosystems: a possible way to maintain soil quality? In *Ecology of Arable Land—Perspectives and Challenges: Proceeding of an International Symposium, 9–12 June 1987 Swedish University of Agricultural Sciences*,

Uppsala, Sweden (pp. 109-122). Springer Netherlands.

Lavelle, P., Blanchart, E., Martin, A., Martin, S., & Spain, A. (1993). A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 130-150.

Lavelle, P., Mathieu, J., Spain, A., Brown, G., Fragoso, C., Lapied, E., ... & Zhang, C. (2022). Soil macroinvertebrate communities: A world-wide assessment. *Global Ecology and Biogeography*, 31(7), 1261-1276.

Legendre, P. (1990). Quantitative methods and biogeographic analysis. In *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic* (pp. 9-34). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Leon, Y. S. D., Zou, X., Borges, S., & Ruan, H. (2003). Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures. *Conservation Biology*, 17(4), 999-1006.

Moura, E.G., Moura, N.G., Aguiar, A.C.F., 2009. Evaluating chemical and physical quality indicators for a structurally fragile tropical soil. *Soil Use Manag.* 25, 368–375

Nielsen, U. N., & Ball, B. A. (2015). Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid and semi-arid ecosystems. *Global change biology*, 21(4), 1407-1421.

Phillips, H. R., Guerra, C. A., Bartz, M. L., Briones, M. J., Brown, G., Crowther, T. W., ... & Eisenhauer, N. (2019). Global distribution of earthworm diversity. *Science*, 366(6464), 480-485.

Plisko, J. D., & Nxele, T. C. (2015). An annotated key separating foreign earthworm species from the indigenous South African taxa (Oligochaeta: Acanthodrilidae, Eudrilidae, Glossoscolecidae, Lumbricidae, Megascolecidae, Microchaetidae, Ocnerodrilidae and Tritogeniidae). *African Invertebrates*, 56(3), 663-708.

Rousseau, G. X., Silva, P. R. D. S., Celentano, D., & Carvalho, C. J. R. D. (2014). Macrofauna do solo em uma cronosequência de capoeiras, florestas e pastos no Centro de Endemismo Belém, Amazônia Oriental. *Acta amazônica*, 44, 499-512.

Singh, J., Schädler, M., Demetrio, W., Brown, G. G., & Eisenhauer, N. (2019). Climate change effects on earthworms-a review. *Soil organisms*, 91(3), 114.

Singh, S., Sharma, A., Khajuria, K., Singh, J., & Vig, A. P. (2020). Soil properties changes earthworm diversity indices in different agro-ecosystem. *BMC ecology*, 20(1), 27.

Wall DH, Nielsen NU, Six J. (2015) Soil biodiversity and human health. *Nature*, 528:69–76.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

A tese conseguiu confirmar a hipótese de que as principais determinantes para a manutenção da comunidade de oligoquetas são as variáveis climáticas e o solo. O solo, com suas características físico-químicas, foi identificado como o primeiro determinante, desempenhando um papel central nas análises de redundância, na partição de variância, e estando presente também no modelo de dissimilaridade.

Dentre os elementos químicos, o magnésio se destacou por sua alta correlação com o desmatamento de áreas, um fator que deve ser considerado como uma limitação para esses organismos. Elementos físicos, como silte e argila, foram identificados como importantes qualidades texturais para as minhocas, que necessitam de mobilidade no solo para formar sua estrutura e manter-se com recursos orgânicos.

O segundo determinante, o clima, foi representado principalmente pela temperatura, um fator de grande preocupação no contexto das mudanças climáticas, especialmente para organismos que dependem de umidade para alimentação, movimentação e sobrevivência.

A cobertura vegetal, identificada como o terceiro determinante, oferece suporte orgânico para a comunidade de minhocas, mas, apesar de sua correlação, apresentou pouca representatividade nos resultados.

A segunda hipótese, de que a comunidade de minhocas estaria fortemente relacionada com os estoques de carbono, apresentou pouca expressividade, já que os testes estatísticos indicaram uma relação fraca entre esses fatores. O que pode indicar a necessidade de um maior esforço na coleta de dados ou de um desenho amostral mais robusto para evitar dissimilaridades.

De modo geral, a tese respondeu ao objetivo principal de relacionar os determinantes ambientais com as minhocas, revelando que essas variáveis já eram preocupantes nos anos analisados.

No contexto de emergência climática, é fundamental ampliar esses dados para desenvolver políticas que apoiem a sustentabilidade do solo. Em relação aos pontos que precisam ser aprimorados, é essencial desenvolver um plano amostral mais especializado, abrangendo um maior número de áreas. Além disso, são necessárias mais pesquisas na Amazônia Oriental sobre minhocas, não apenas para fins comparativos, mas também para acompanhar a manutenção de um organismo ainda pouco estudado na região.