

Avaliação da sucessão ecológica microbiana em solos expostos por recuo de geleira da Antártica sob a perspectiva dos ciclos do Carbono e Nitrogênio

Carolina Alves Fernandes ^{(1)*} Rubens Tadeu Delgado Duarte ⁽²⁾

⁽¹⁾ Acadêmico do curso de Agronomia do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Santa Catarina. Rod. Admar Gonzaga, 1346, Bairro Itacorubi, Caixa Postal 476, CEP 88040-900, Florianópolis, SC, Brasil.

⁽²⁾ Professor Adjunto, Departamento de Microbiologia, Imunologia e Parasitologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina. Campus Trindade, Caixa Postal 476, CEP 88040-900, Florianópolis, SC, Brasil.

* Autor correspondente - E Mail: carolina.f@grad.ufsc.br

Resumo

A Antártica é uma região amplamente discutida no contexto das mudanças climáticas, porém pouco estudado, sendo as geleiras os locais mais sensíveis à variações de temperatura. Com o aumento da temperatura, ocorre o processo de derretimento das geleiras e expõe o solo que estava coberto por gelo. Nessas áreas, os níveis de carbono (C) e nitrogênio (N) são escassos, criando condições oligotróficas nesse ambiente. O objetivo desta pesquisa foi estudar o papel dos microrganismos nos ciclos do C e N e compreender a dinâmica dos processos de ciclagem de nutrientes. Amostras de solo foram coletadas em frente à Geleira Baranowski e da Geleira Collins na Ilha Rei George, Antártica. Para avaliar a taxa de respiração dos solos, amostras de solo foram incubadas a 20 °C durante 14 dias e monitoradas pelos métodos de titulação e sonda de fluxo de CO₂ (LI-8100). Além disso, taxas de respiração basal e induzida com C e N foram monitoradas para determinar variações de biomassa microbiana e qual nutriente é limitante no desenvolvimento da comunidade microbiana. Os resultados mostraram que há variações na taxa de respiração ao longo da cronosequência. A indução simultânea de C e N resulta no aumento da biomassa microbiana, induzindo o metabolismo e reprodução dos microrganismos.

Palavras-chave: biomassa microbiana, ciclagem de nutrientes, cronosequência, mudanças climáticas, respiração microbiana.

Abstract

Antarctica is a region widely discussed in the context of climate change, but little studied, and the glaciers are the most sensitive sites to temperature variations. With the increase in temperature, the glaciers melt and expose the soil that was covered by ice. In these areas, the levels of carbon (C) and nitrogen (N) are scarce, creating oligotrophic conditions in this

environment. The objective of this research was to study the role of microorganisms in the C and N cycles and to understand the dynamics of nutrient cycling processes. Soil samples were collected in front of Baranowski Glacier and Collins Glacier on King George Island, Antarctica. To assess soil respiration rates, soil samples were incubated at 20 °C for 14 days and monitored by titration and CO₂ flow probe (LI-8100) methods. In addition, basal and induced respiration rates with C and N were monitored to determine variations in microbial biomass and which nutrient is limiting the development of the microbial community. The results showed that there are variations in respiration rate along the chronosequence. The simultaneous induction of C and N results in an increase in microbial biomass, inducing the metabolism and reproduction of microorganisms.

Keywords: chronosequence, climate change, microbial biomass, microbial respiration, nutrient cycling.

1. Introdução

A retração da frente de geleiras do mundo inteiro é considerada como um sinal evidente das Mudanças Climáticas (OERLEMANS, 2005), que ocorre desde áreas alpinas (HAEBERLI; BENISTON, 1998) até a Antártica (COOK et al. 2005). O declínio na duração de neve acumulada, aumento da temperatura do ar e a retração de gelo na região Antártica nas últimas décadas, evidenciam que as Mudanças Climáticas aceleraram esses processos com taxas sem precedentes em escala global (STRAUSS et al. 2009; KOZERETSKA et al. 2010). Ao longo da Península Antártica, as alterações da paisagem devido às Mudanças Climáticas são evidentes, no qual a temperatura média da região aumentou em até 3 °C nos últimos 50 anos (BRAUN et al. 2001; TURNER et al. 2009). Os solos antárticos mantêm 72% do carbono orgânico, apesar das temperaturas baixas e condições de seca, esse reservatório é descongelado sazonalmente e torna-se biologicamente disponível (BURKINS et al. 2001). A exposição dos solos por retração do gelo causa consequências como: exposição à chuva direta, mudanças de temperatura, maior incidência de radiação, estabelecimento de vegetação e contato com animais (principalmente aves), sendo que todos esses fatores controlam o desenvolvimento e formação dos solos (BAO et al. 2018).

Outro impacto das mudanças climáticas é o aumento de duas espécies de plantas na Antártica, a *Deschampsia antarctica* e *Colobanthus quitensis*. Com a exposição dos solos, as comunidades vegetais de plantas nativas ao longo da Península Antártica têm maior oportunidade de colonizar a região (CONVEY et al. 2011). Nos últimos 40 anos, as duas

espécies de plantas aumentaram em número e tamanho (PARNIKOZA et al. 2009), parcialmente como resposta ao recuo de geleiras (STRAUSS et al., 2009). Em geral, o aumento da temperatura acelera o crescimento vegetativo dessas duas espécies (TANG; BALDOCCHI, 2005). Carvalho et al. (2013) relataram que em locais com maior desenvolvimento de vegetação, tendem a emitir mais gases de efeito estufa, quando comparados a solos sem cobertura vegetal.

Na área da geleira Baranowski (Península Antártica), as plantas só ocorrem em solos mais distantes da frente da geleira. Duarte (2010) relata a observação de musgos a partir de 340 m de distância da frente da geleira Baranowski, e as gramíneas *D. antarctica* e *C. quitensis* após 380 m de distância da mesma. Este fenômeno pode estar relacionado com uma comunidade microbiana do solo mais desenvolvida e com maior capacidade de dar suporte nutricional para as plantas (DUARTE, 2010), uma vez que os microrganismos transformam a matéria orgânica do solo através da ciclagem dos nutrientes (SILVA FILHO; SILVA, 2002).

Com o processo de retração da frente de geleira, o solo de moraina, coberto por gelo durante centenas ou milhares de anos, volta a ser exposto ao ambiente. Dessa maneira, ao longo da contínua retração da frente das geleiras, o solo passa a representar um gradiente de fatores físicos, químicos e biológicos, que refletem em mudanças ambientais geradas ao longo do tempo (**Figura 1**). Assim, solos mais próximos à borda da geleira representam o solo recentemente exposto (1-2 anos), enquanto os solos mais distantes representam aquele exposto a alguns anos ou várias décadas. Este gradiente espaço-temporal, denominado cronossequência, permite o estudo de várias décadas de mudanças ecológicas em distâncias de poucos metros. Desta forma, os solos expostos por recuo de geleira representam um excelente modelo no estudo do desenvolvimento do solo e da sucessão ecológica microbiana em áreas sensíveis a variações ambientais. (SIGLER; ZEYER, 2004).

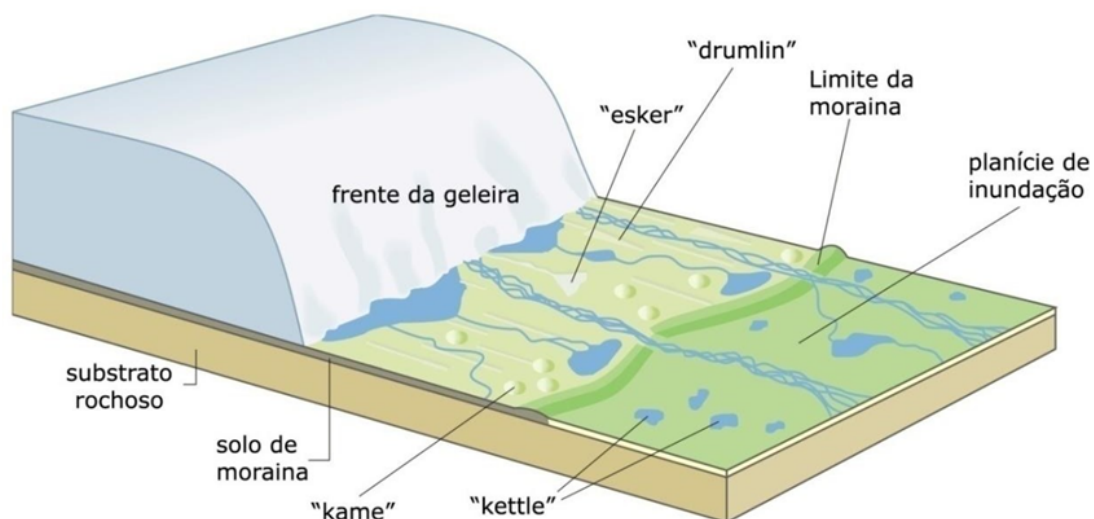


Figura 1. Ilustração do ambiente resultado do recuo de geleiras. Termos sem tradução para o português: Drumlin - colinas de forma alongada e dimensões variadas formadas pela ação das geleiras; Esker - depósito de argila ou areia proveniente da erosão provocada pelo degelo; Kame – produto do acúmulo de sedimentos (areia, cascalho) transportados pela água de degelo e depositados na frente ou na lateral da geleira; Kettle (Chaleiras) - depressões de paredes abruptas e circulares produzidas pela fusão do gelo. Fonte: Adaptado de Duarte (2010).

O cenário comum no contexto do solo exposto por recuo de geleiras é uma sucessão primária composta por organismos autotróficos, incluindo algas, musgos, líquens e plantas superiores, devido à falta de carbono orgânico para sustentar o desenvolvimento de organismos heterotróficos (WALKER; DEL MORAL, 2003). A fixação de carbono pelos autotróficos leva à síntese da matéria orgânica, provendo fontes de carbono para o desenvolvimento dos heterotróficos, os quais são responsáveis pelos processos ecológicos de decomposição e ciclagem dos nutrientes (BARDGETT; WALKER, 2004; BARDGETT et al. 2005). Entretanto, estudos em substratos expostos por recuo de geleiras no Ártico mostraram que comunidades heterotróficas microbianas ocorrem antes que as comunidades autotróficas estejam presentes (TSCHERKO et al. 2003). Posteriormente, Bardgett et al. (2007), também estudando retração de geleiras no hemisfério Norte, propuseram que estes heterotróficos utilizam o carbono depositado no substrato antes da presença do gelo como fonte de energia. A sucessão ecológica microbiana em solos de recuo de geleira foi estudada por Nemergut et al. (2007) em uma geleira localizada na cordilheira dos Andes peruana, que apresentou recuo de aproximadamente 500 m durante 20 anos. Os autores encontraram menor riqueza de espécies e menor diversidade microbiana nos solos jovens (recentemente expostos). Nos solos intermediários, tanto a riqueza como a diversidade aumentaram, atingindo um platô nos solos mais desenvolvidos. As evidências de uma sucessão ecológica microbiana foram reforçadas quando foram descritas maiores quantidades de Acidobacteria, Verrucobacteria e

Bacteroidetes nas amostras de solos coletadas distantes da geleira (expostos há mais tempo), uma vez que estes grupos são característicos de solos desenvolvidos. Adicionalmente, estes autores avaliaram a disponibilidade de nitrogênio ao longo da cronosequência como fator determinante na sucessão ecológica, e observaram que os níveis de compostos nitrogenados aumentavam com o tempo de exposição do solo. Cianobactérias de vida livre, fixadoras de nitrogênio, com heterocisto (*Anabaena* e *Nostoc*) e sem heterocisto (*Oscillatoria* e *Microcoleus*), estavam presentes nos solos jovens e foram os organismos dominantes nos solos mais antigos.

O papel do nitrogênio como limitante no desenvolvimento de solos de recuo de geleira alpina foi estudado em maiores detalhes por Duc et al. (2009). Estes autores utilizaram métodos moleculares para averiguar a diversidade do gene *nifH* (nitrogenase redutase) em amostras de solo dos Alpes Suíços, em escalas temporais de 8 e 70 anos de recuo de geleira. A diversidade de fixadores de nitrogênio (diazotróficos) encontrada nos solos mais jovens foi maior quando comparado ao solo mais antigo. Surpreendentemente, a diversidade de diazotróficos encontrada nestas amostras foi uma das maiores já relatadas em ambientes naturais.

No contexto da Antártica, a sucessão ecológica microbiana ainda não foi estudada de forma robusta em solos de recuo da geleira, embora neste resida uma das maiores taxas de derretimento e retração de geleiras do planeta (COOK et al. 2005). O trabalho de Duarte (2010) demonstra a alteração das comunidades bacterianas ao longo da retração da geleira Baranowski, localizada na Ilha Rei George, Antártica. Neste solo recém exposto pela Geleira Baranowski, o pirosequenciamento detectou a classe Betaproteobacteria como a mais abundante (48%) e os gêneros *Polaromonas* e *Rhodoferrax*, além de *Thiobacillus*, como dominantes. Entretanto, bactérias autotróficas e fixadoras de nitrogênio afiliadas ao Filo Cyanobacteria não foram predominantes (0,6%) nesta área, como era esperado. Estes dados indicam que a comunidade microbiana do solo da Antártica sofre processos de sucessão ecológica diferentes daqueles descritos no Ártico, utilizando possivelmente o estoque de C e N já disponíveis no solo antes da exposição pela geleira.

Vários fatores do solo como temperatura, umidade, nutrientes e tipo de populações microbianas determinam o fluxo de CO₂, e, conseqüentemente, a atividade microbiana (GUERRERO et al. 2007). Essas variações desencadeiam respostas fisiológicas dos microrganismos e isso se reflete na atividade da comunidade microbiana do solo, tanto na velocidade de crescimento, quanto no uso dos nutrientes. Esses efeitos podem ser avaliados por meio da respiração basal (ANDERSON; DOMSCH, 2010) e esta abordagem foi utilizada

para compreensão dos processos de sucessão ecológica em solos de recuo de geleira do Ártico (KAŠTOVSKÁ et al. 2005) e da Antártica (THOMAZINI et al. 2014). Entretanto, estes estudos limitaram-se a investigar transectos de até 180 m de recuo de geleira na Antártica, o que implica na avaliação de poucos anos de exposição do solo (THOMAZINI et al. 2014). No Ártico, a avaliação da respiração em solos de recuo de geleira não foi investigada em uma cronosequência clássica, o que também limita a interpretação da dinâmica da comunidade microbiana nos processos de sucessão ecológica (KAŠTOVSKÁ et al. 2005).

1.1. Objetivo geral

Este trabalho teve por objetivo avaliar a importância dos elementos carbono e nitrogênio nos processos de atividade microbiana em solos da Antártica expostos por recuo de geleira.

1.2. Objetivos específicos

Avaliar a respiração basal dos solos expostos por recuo de geleira da Antártica a fim de determinar variações de biomassa microbiana em função da distância da geleira e tempo de retração.

Avaliar a respiração dos solos induzida pela adição de fontes de Carbono (glicose) e Nitrogênio (nitrato de amônio) e determinar qual destes nutrientes é limitante para o desenvolvimento da comunidade microbiana do solo da Antártica.

2. Metodologia

2.1. Área de estudo

Este trabalho foi elaborado com amostras de solos expostos por recuo de duas geleiras da Antártica, denominadas Geleira Baranowski e Geleira Collins. As amostras fizeram parte de uma colaboração entre o projeto “**A Vida Microbiana na Criosfera Antártica: Mudanças Climáticas e Bioprospecção – MICROSFERA**” coordenado pela Prof^a. Dra. Vivian Helena Pellizari do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (IO- USP) e o Laboratório de Ecologia Molecular e Extremófilos (LEMEx) Coordenado pelo Prof. Rubens Tadeu Delgado Duarte do Departamento de Microbiologia, Imunologia e Parasitologia (MIP/UFSC). O projeto MICROSFERA abrangeu pesquisas em microbiologia ambiental e um de seus objetivos específicos foi avaliar a sucessão microbiana e contribuição de microrganismos nos ciclos biogeoquímicos em áreas de recuo de geleiras.

No verão austral de 2014/2015 foram coletadas as amostras dos solos expostos por recuo da Geleira Baranowski na Ilha Rei George, Antártica, por membros da equipe do projeto MICROSFERA. Um total de 13 amostras de solo foram coletadas em triplicata ao longo de um transecto de 500 m em frente à geleira (**Figura 2**). As amostras de solo foram armazenadas em freezer a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ do navio Almirante Maximiano (PROANTAR/Marinha do Brasil) até serem transportadas para o Brasil e posteriormente aos laboratórios da rede de pesquisa. Para a realização deste trabalho, foram fornecidas 5 amostras de solo distribuídas ao longo da cronossequência (**Tabela 1**).

Tabela 1. Amostras de solo de recuo da Geleira Baranowski utilizadas neste experimento.

Nome da amostra	Distância da geleira	Coordenadas	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)*
BGS-0	0	$62^{\circ}11'55.6''$; $58^{\circ}26'56.2''$	0,7
BGS-50	50	$62^{\circ}11'55.7''$; $58^{\circ}26'52.8''$	7,1
BGS-100	100	$62^{\circ}11'55.7''$; $58^{\circ}26'49.4''$	8,7
BGS-200	200	$62^{\circ}11'54.4''$; $58^{\circ}26'42.8''$	8,4
BGS-400	400	$62^{\circ}11'51.7''$; $58^{\circ}26'28.4''$	9,3

*A temperatura apresentada corresponde à temperatura do solo no momento da coleta.

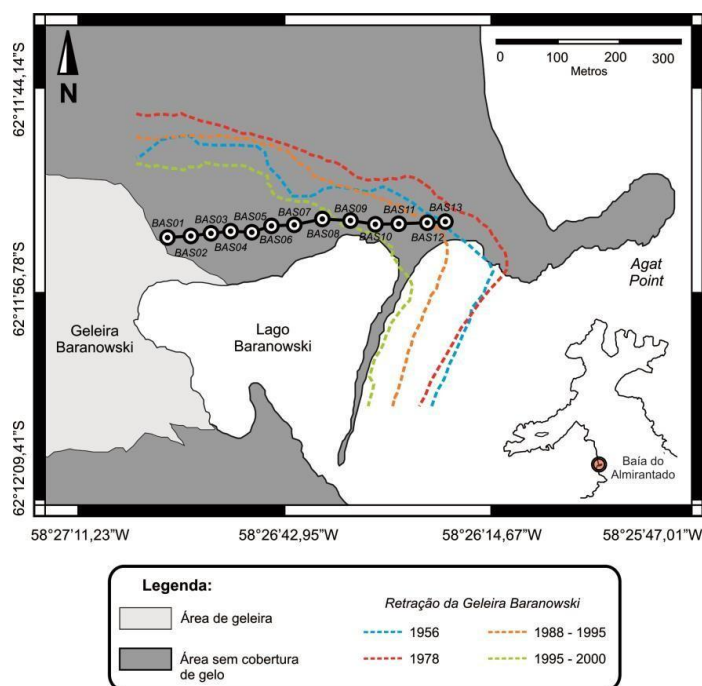


Figura 2. Mapa da área de solo exposto por recuo da Geleira Baranowski, Ilha Rei George, Antártica. Os pontos indicados representam a área de coleta de solos (em triplicata), denominados BAS01 até BAS13. O limite da Geleira Baranowski corresponde à sua localização no ano de 2014. Fonte: Adaptado de Duarte (2010).

As amostras de solos expostas pelo recuo da Geleira Collins foram coletadas no verão 2016/2017 durante a 35ª Operação Antártica do Programa Antártico Brasileiro (PROANTAR/CNPq), na qual envolveu a participação da autora deste trabalho. As coletas foram realizadas em frente à Geleira Collins (Bellingshausen Dome Glacier, 62°10.180'S; 58°55.300'W) próxima às estações de pesquisa do Uruguai (Base Artigas), da Rússia (Stantsiya Bellingshausen) e do Chile (Base Escudero), localizadas na Península Fildes, Ilha Rei George (**Figura 3**).

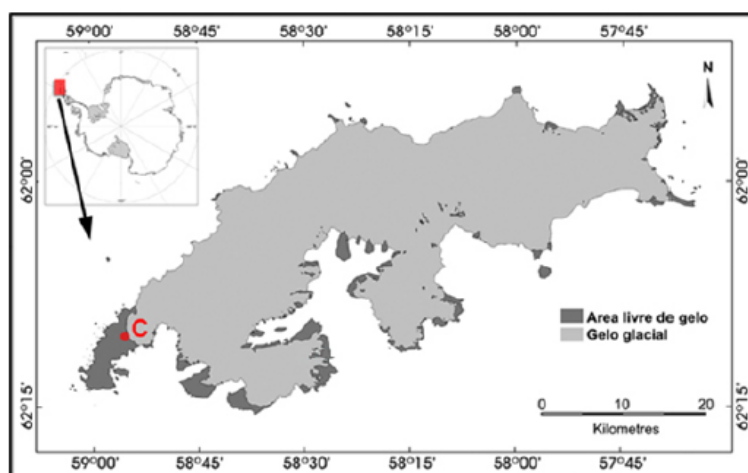


Figura 3. Mapa ampliado da Ilha Rei George indicando a localização da Geleira Collins (C). Em detalhe, mapa da Antártica com destaque para localização da Ilha Rei George (retângulo vermelho). Fonte: Projeto MICROSFERA.

As amostras de solo da Geleira Collins foram coletadas ao longo de um transecto de 0-800 m (**Figura 4**), em triplicata, retirando os primeiros 5 cm da camada de solo. Além das triplicatas, uma quarta amostra de solo foi coletada especificamente para análises físico-químicas.



Figura 4. Imagem indicando os pontos de coleta das amostras de solo (ícones vermelhos) à frente da Geleira Collins do ano de 2017. Fonte: modificado Google Earth™.

As amostras foram armazenadas em freezer a -20°C desde a Antártica na Base Escudero (estação chilena) e posteriormente do Navio Ary Rongel (PROANTAR/Marinha do Brasil), até serem transportadas para o Brasil e aos laboratórios da rede de pesquisa. Neste projeto foram utilizadas 6 amostras de solo distribuídas ao longo da cronosequência (**Tabela 2**).

Tabela 2. Amostras de solo da Antártica utilizadas neste projeto. O número no nome da amostra indica a distância do solo em relação à frente da geleira. A temperatura indicada na tabela representa a temperatura do solo no momento da coleta.

Nome da amostra	Distância da geleira (m)	Coordenadas	Temperatura* ($^{\circ}\text{C}$)
C0M	0	62°09'49.3"; 58°55'22.3"	-0,5
C3M	3	62°09'49.3"; 58°55'22.7"	0,6
C50M	50	62°09'49,2";58°55'25,7"	6,6
C100M	100	62°09'804";58°55'506"	9,0
C300M	300	62°09'776"; 58°55'712"	1,8
C400M	400	62°09'752";58°55'825"	3,0

*Os valores de temperatura correspondem à temperatura do solo no momento da coleta.

2.2. Determinação da respiração microbiana por titulação

A taxa de respiração do solo foi utilizada como parâmetro de monitoramento da atividade microbiana, assumindo que a adição de fontes de carbono e nitrogênio acelera o metabolismo da comunidade microbiana heterotrófica, aumentando a respiração e consequentemente a emissão de gás CO_2 (PARKIN et al. 1996). Dessa forma, a taxa de respiração foi medida através do método tradicional de titulação com hidróxido de sódio (NaOH), descrito em Jenkinson & Powlson (1976) e modificado em Silva et al. (2007). O princípio do método consiste na captura do CO_2 produzido durante a respiração pelos microrganismos em uma solução de hidróxido de sódio e seu residual titulado com solução de ácido clorídrico.

Os tratamentos foram realizados em triplicatas. Para a avaliação da respiração basal, as alíquotas de 20 g de solo exposto por recuo da Geleira Baranowski foram acondicionadas em recipientes de vidro com capacidade de 500 mL, hermeticamente fechados, contendo frascos com 20 mL de NaOH $0,1 \text{ mol L}^{-1}$ e incubados a 20°C . Para a avaliação da respiração induzida, recipientes de vidro foram preparados conforme descrito para a respiração basal e

nestes foram adicionadas fontes suplementares de nutrientes, sendo tratamento C fonte de carbono (10 mg glicose.g⁻¹ solo seco), tratamento N fonte de nitrogênio (1,1 mg nitrato de amônio.g⁻¹ solo seco) e tratamento C+N ambos (10 mg glicose + 1,1 mg nitrato de amônio. g⁻¹ solo seco).

Para determinar a quantidade de nutrientes suplementares que foram usados nos tratamentos, uma alíquota de solo de cada amostra foi pesada e seca em estufa. Dessa forma, foi possível determinar os valores da porcentagem de água e posteriormente os valores de peso seco do solo de cada amostra. Os tratamentos contêm cerca de 4 mg de C.g⁻¹ solo seco, ou 0,4 mg N.g⁻¹ peso seco, ou então 4 mg C + 0,4 mg N.g⁻¹ solo seco. Além dos tratamentos com adição de nutrientes, recipientes sem adição de solo foram utilizados como controle. A umidade do solo foi calibrada para 60% da capacidade de retenção do solo.

O monitoramento da emissão de CO₂ foi realizado durante os tempos 0, 4, 7 e 14 dias, método similar ao empregado em solos do Ártico (YOSHITAKE et al. 2007). O NaOH residual foi titulado com HCl 0,1 mol L⁻¹, sendo o resultado expresso em µg C-CO₂ g solo seco⁻¹ h⁻¹. O quociente metabólico (qCO₂) foi calculado pela razão entre a respiração basal e a biomassa microbiana sendo este expresso em µg de C-CO₂ mg⁻¹ CBM h⁻¹. As taxas de respiração basal e induzida com C e N foram monitoradas para determinar variações de biomassa microbiana.

Dentro de cada um dos recipientes de vidro de 500 mL (previamente identificados de acordo com seu tratamento) foram adicionados 20 g de solo e acondicionados rapidamente, frascos com capacidade de 50 mL contendo 20 mL de NaOH 0,1 mol.L⁻¹. Todos os recipientes foram vedados com plástico filme e fechados cuidadosamente, para que não houvessem entradas de CO₂ da atmosfera externa ou saídas do CO₂ produzido internamente. A cada preparo e monitoramento foram anotados a hora e a data de início, usados posteriormente nos cálculos. O monitoramento foi realizado no 4º, 7º e 14º dia do período de incubação e as amostras não foram previamente incubadas por 6 dias a temperatura ambiente e em local isento de luminosidade, por não haver risco de germinação de sementes.

Após cada monitoramento, o frasco contendo NaOH foi retirado imediatamente de dentro do recipiente de 500 mL e adicionado 2 mL de BaCl₂ 10% (m/v) para interrupção da reação e precipitação completa do CO₂ capturado. Posteriormente, foram adicionadas duas gotas de fenolftaleína 1% (m/v) deixando a solução instantaneamente rosa (indicando alcalinidade) e sob agitação magnética realizada a titulação. A titulação foi feita com uma bureta digital contendo solução 0,1 mol L⁻¹ de HCl, que posteriormente foi padronizada. A titulação encerrava quando ocorria a mudança da cor da solução, isto é, de rosa para incolor.

O procedimento foi realizado completamente em cada recipiente por vez, enquanto os demais permaneciam fechados. Os valores de HCl gastos nas titulações foram anotados e usados posteriormente nos cálculos.

Para a titulação da solução de HCl foram adicionados 50 mL de solução de tris-hidroximetil aminometano (THAM) e 10 mL da solução de ácido bórico (H_3BO_3) em concentração de 1% em um erlenmeyer e a solução foi mantida sob agitação contínua. A titulação do HCl encerrava-se quando ocorria a mudança da cor da solução de verde para rosa. O cálculo da molaridade exata do HCl foi determinado utilizando a seguinte fórmula:

$$M = (M_{THAM} * V_{THAM}) / V$$

Onde,

M= molaridade do ácido clorídrico a ser determinado;

M_{THAM}= molaridade da solução THAM;

V_{THAM}= Volume de THAM utilizado na titulação;

V= Volume de ácido clorídrico gasto na titulação.

O cálculo da respiração do solo (basal e induzida) foi realizado usando a seguinte equação:

$$RB = (((V_b - V_a) \cdot M \cdot 6.1000) / PS) / t$$

Onde,

RB= Respiração basal do solo (mg de C-CO₂ . kg⁻¹ solo . hora⁻¹);

V_b= volume de ácido clorídrico gasto na titulação do branco (mL);

V_a= volume gasto na titulação da amostra (mL);

M= molaridade exata do HCl;

PS= peso seco da amostra em g;

t= tempo de incubação da amostra em horas.

2.3. Determinação da respiração microbiana com sonda de fluxo de CO₂

Os tratamentos foram realizados em triplicatas. A determinação da respiração basal dos solos foi realizada adicionando 50 g de solo exposto por recuo da Geleira Collins, em placas de petri de vidro de 90 x 15 mm, vedadas com plástico filme (PVC) e incubados a 20° C. Para a análise da respiração induzida, o experimento foi preparado conforme descrito para a respiração basal e nas amostras de solo foram adicionadas fontes suplementares de nutrientes, sendo tratamento C fonte de carbono (glicose), tratamento N fonte de nitrogênio (nitrato de amônio) e tratamento C+N ambos (glicose + nitrato de amônio).

Para determinar a quantidade de nutrientes suplementares que foram usados nos tratamentos, uma alíquota de solo de cada amostra foi pesada e seca em estufa. Dessa forma, foi possível determinar os valores da porcentagem de água e posteriormente os valores de peso seco do solo de cada amostra. Os tratamentos contêm cerca de 0,4 g de C.g⁻¹ solo seco, ou 0,04 g N.g⁻¹ peso seco, ou então 0,4 g C + 0,04 g N.g⁻¹ solo seco. Além dos tratamentos com adição de nutrientes, placas de petri sem solo foram utilizadas como controle. A umidade do solo foi calibrada para 60% da capacidade de retenção do solo.

O monitoramento da emissão de CO₂ foi realizado durante os tempos 2, 4, 7, 10 e 14 dias, método similar ao empregado em solos do Ártico (YOSHITAKE et al. 2007). O fluxo de CO₂ foi determinado com a sonda LI-8100 (LI-COR, Estados Unidos), através da mensuração da respiração resultante da atividade microbiana ao longo do tempo, captada por um sensor interno da cúpula do equipamento e direcionada ao analisador infravermelho de gases (IRGA). O analisador mede a alteração nas concentrações de CO₂ dentro da cúpula e os dados extraídos nos permitem interpretar a respiração microbiana.

3. Resultados e Discussão

3.1. Geleira Baranowski

As velocidades de respiração basal de cada amostra de solo da Geleira Baranowski foram inicialmente comparadas entre si em termos de velocidade específica em cada tempo e em termos de respiração acumulada (**Figura 6 A e B**).

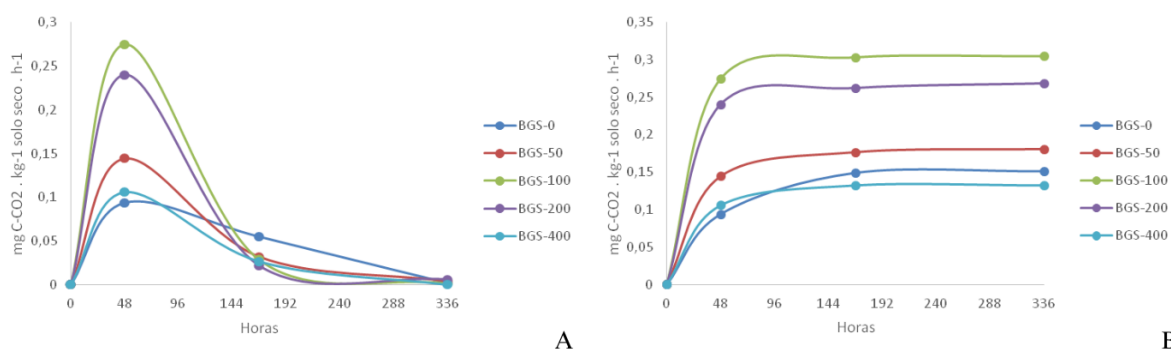


Figura 6. Gráficos das velocidades de respiração basal dos solos expostos de recuo da Geleira Baranowski ao longo de 14 dias de incubação. (A) Velocidade específica de produção de CO₂. (B) Respiração basal acumulada.

Os resultados de respiração basal sugerem que o solo BGS-100 possui maior biomassa microbiana, ou seja, apresenta uma maior quantidade de microrganismos vivos. Isso é evidenciado pela velocidade de respiração de 0,27 mg CO₂.h⁻¹, que é superior às outras amostras. Além disso, após 14 dias de incubação, a quantidade acumulada de CO₂ também foi maior na amostra BGS-100, corroborando com o resultado da velocidade.

A amostra BGS-200 teve a segunda maior velocidade de produção e acúmulo de CO₂, atingindo um nível de 0,24 mg CO₂.h⁻¹. Estes resultados podem estar relacionados a uma mudança na comunidade microbiana, uma vez que solos expostos mais recentemente (BGS-0 e BGS-50) apresentaram menor respiração microbiana. Sendo assim, o fornecimento de carbono como fonte adicional de nutrientes, pode ter estimulado uma maior atividade microbiana. Por fim, as amostras BGS-50, BGS-0 e BGS-400 apresentaram uma produção de CO₂ de 0,14, 0,10 e 0,09 mg CO₂.h⁻¹, respectivamente.

Os resultados obtidos neste estudo demonstram variações na velocidade de produção de CO₂ ao longo da cronosequência. Inicialmente, logo após a exposição do solo devido ao recuo da geleira (amostras BGS-0 até BGS-50), observou-se uma retomada da atividade metabólica da comunidade microbiana, resultando em uma velocidade média de respiração de 0,12 mg CO₂.h⁻¹. Com o passar dos anos e o desenvolvimento da comunidade microbiana, houve um aumento significativo na biomassa e na velocidade de respiração, atingindo 0,27 mg CO₂.h⁻¹, ou seja, 2,25 vezes maior do que o período inicial entre 0 e 50 metros. Apesar das baixas temperaturas impostas pelo ambiente, que contribuem para a preservação da matéria orgânica (THOMAZINI et al. 2015), estudos anteriores (CARVALHO et al. 2013) relataram que a erosão dos solos é intensa em regiões mais próximas à geleira, resultando em solos menos desenvolvidos e com menor quantidade de matéria orgânica.

A comunidade microbiana na amostra de solo exposta por um período mais longo (BGS-400) apresentou uma redução na velocidade de produção para $0,09 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, quando comparada ao solo imediatamente anterior (BGS-200), indicando alterações na comunidade microbiana neste intervalo. Considerando que a velocidade de produção de CO_2 de BGS-400 é semelhante àquela observada na comunidade microbiana do solo recentemente exposto (BGS-0), é possível inferir que os processos de sucessão ecológica nos solos da Antártica ocorrem em aproximadamente 30 anos (idade estimada entre os solos BGS-0 e BGS-400 em Duarte, 2010). Nesse período, a comunidade microbiana mais desenvolvida se assemelha àquela encontrada em solos localizados abaixo da geleira. Esses resultados estão de acordo com estudos anteriores que utilizaram técnicas de DGGE e sequenciamento do gene RNAr 16S para avaliar a estrutura de comunidade microbiana na Geleira Baranowski (Duarte, 2010).

Os resultados de respiração induzida com C e N foram obtidos e interpretados sob a perspectiva de nutriente limitante para o desenvolvimento da comunidade microbiana. De acordo com a Lei de Liebig (“Lei do Mínimo”), o crescimento de um organismo é limitado pelo nutriente que está disponível em menor quantidade no ambiente (KREUZ et al. 1995). Portanto, se os tratamentos com adição de C ou N apresentarem uma velocidade de produção de CO_2 maior que o tratamento basal, isso indica que esse elemento está em baixa concentração no solo, e a sua adição estimulou o metabolismo e a reprodução dos microrganismos. De forma similar, caso os tratamentos de C e N não alterem de forma significativa a velocidade de produção de CO_2 comparado ao tratamento basal, estes nutrientes já se encontravam em concentrações acima do necessário para os microrganismos do solo.

De modo geral, a adição simultânea de C e N resultou em um aumento na velocidade de respiração em todos os solos (**Figura 7**), exceto em BGS-200 (**Figura 7 D**). Entre as amostras analisadas, BGS-100 (**Figura 7 C**) mostrou a maior quantidade acumulada de CO_2 em 14 dias ($2,5 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), enquanto as demais amostras apresentaram uma média de $0,51 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$. As amostras anteriores a BGS-100 (BGS-0 e BGS-50) tiveram uma média de $0,69 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, enquanto as posteriores (BGS-200 e BGS-400) tiveram uma média de $0,33 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$. Esses resultados sugerem que a biomassa microbiana é maior em BGS-100 em comparação com as outras amostras, corroborando com os resultados obtidos na respiração basal. Apesar dos estudos de Thomazini et al. (2015) indicarem um aumento nas emissões de CO_2 , os solos localizados mais distantes da geleira tendem a ser mais desenvolvidos, ácidos e ricos em nutrientes, o que pode estar relacionado à diminuição da média de $\text{CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ nas

amostras BGS-200 e BGS-400 (**Figura 7 D e E**), devido às alterações nas comunidades microbianas nesses tipos de solo.

Com relação ao tratamento induzido com C, o resultado da amostra BGS-0 (**Figura 7 A**) indica a necessidade desse elemento nos primeiros anos após o recuo da geleira Baranowski. No entanto, não foram observadas diferenças entre a respiração basal e a induzida com carbono na amostra BGS-50 (**Figura 7 B**), sugerindo que o carbono não é limitante para o desenvolvimento dos microrganismos nesse solo.

Além disso, observou-se um aumento na velocidade de produção e acúmulo de CO₂ em 14 dias nas amostras BGS-100, BGS-200 e BGS-400 em comparação com a respiração basal. Isso indica que o carbono é, de alguma forma, limitante para o crescimento dos microrganismos nos solos após BGS-50, especialmente em BGS-100, que apresentou a maior velocidade de produção de CO₂ (0,48 mg CO₂.h⁻¹) entre os solos expostos por mais tempo.

Com relação ao Nitrogênio, esse elemento segue um padrão semelhante ao do carbono nos primeiros anos de exposição do solo (BGS-0 e BGS-50), sendo limitante inicialmente e depois não apresentando diferenças em relação ao tratamento basal. No entanto, o nitrogênio não é um nutriente limitante em BGS-100 e BGS-200, pois não foram observadas diferenças significativas em relação ao tratamento basal. No solo exposto por mais tempo (BGS-400), a adição de nitrogênio resultou em um aumento na produção de CO₂ pela comunidade microbiana. A média da velocidade nos solos onde o nitrogênio não é limitante (BGS-50, BGS-100 e BGS-200) foi de 0,24 mg CO₂.h⁻¹, enquanto no solo BGS-400 foi significativamente maior, com 0,36 mg CO₂.h⁻¹, indicando que o nitrogênio se torna limitante nos solos mais desenvolvidos.

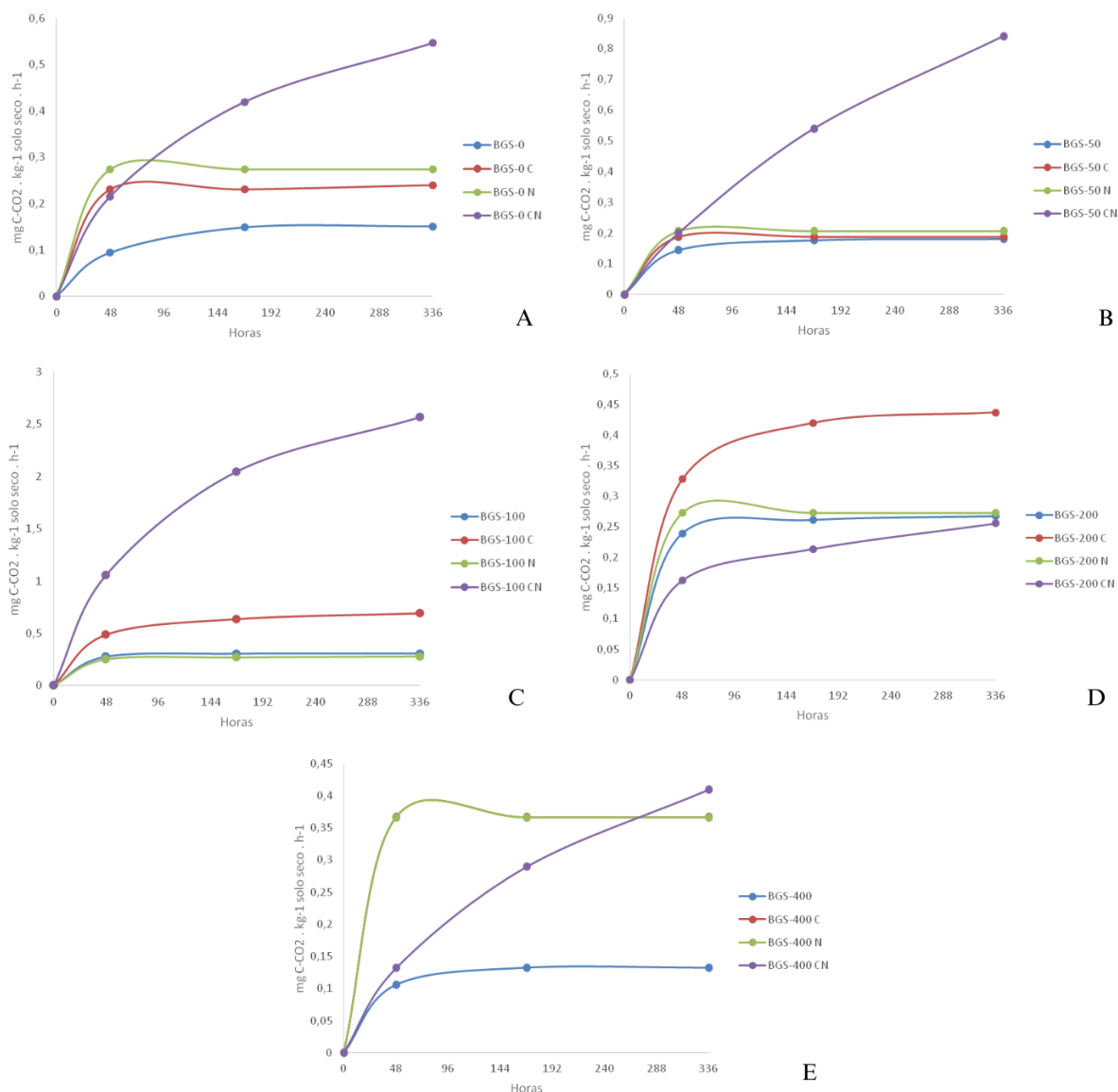


Figura 7. Curvas de acumulação de CO₂ na cronossequência de solos expostos por recuo da Geleira Baranowski. **(A)** Amostra BGS-0 sob condições basal e induzida. **(B)** Amostra BGS-50 sob condições basal e induzida. **(C)** Amostra BGS-100 sob condições basal e induzida. **(D)** Amostra BGS-200 sob condições basal e induzida. **(E)** Amostra BGS-400 sob condições basal e induzida.

Em suma, a dinâmica do Carbono e Nitrogênio nos solos expostos por recuo de geleira pode ser interpretada com a seguinte argumentação, considerando a estimativa de tempo de recuo da Geleira Baranowski apresentada na Tabela 3:

Tabela 3. Dados auxiliares para interpretação (adaptados de Duarte, 2010)

Nome amostra em Duarte (2010) Coleta 2004/2005	Distância da borda da geleira (m)	Idade estimada de exposição do solo (anos)	Nome da amostra na coleta 2014/2015 e idade estimada
BS01	1	1	BGS-0 (1 ano)
BS03	42	3	BGS-50 (3 anos)
BS05	116	8	BGS-100 (7 anos)
BS08	230	16	BGS-200 (15 anos)
BS14	392	27	BGS-400 (30 anos)

Inicialmente, no primeiro ano após o recuo da geleira Baranowski (amostra BGS-0), a comunidade microbiana do solo carece de carbono e nitrogênio. Os dois elementos parecem ser igualmente limitantes neste solo (BGS-0 Carbono = 0,23; BGS-0 Nitrogênio = 0,27; **Figura 7 A**). Os microrganismos devem utilizar fontes de C e N provenientes provavelmente do estoque desses nutrientes no solo antes da geleira derreter, ou seja, de matéria orgânica morta. O trabalho de Bardgett et al. (2007) demonstra este fenômeno em geleiras dos Alpes Austríacos.

Ao longo dos próximos 3 anos de exposição (amostra BGS-50), a comunidade microbiana desenvolve-se e provavelmente incorpora microrganismos fixadores de carbono (ex. quimiolitotróficos e fotoautotróficos) e de Nitrogênio (diazotróficos de vida livre). Microrganismos nitrificantes também devem surgir neste período, fornecendo nitrogênio na forma de NO_2^- e NO_3^- para a comunidade em desenvolvimento. O balanço entre consumo e produção de C e N mantém-se em equilíbrio (**Figura 7 B**), pois nenhum destes elementos apresentou (individualmente) um aumento na velocidade ou acúmulo de CO_2 frente ao tratamento basal (e como esperado, C+N induz a comunidade como um todo). A velocidade de produção de CO_2 aumenta, em média, comparado ao solo anterior (BGS-0 basal = 0,09; BGS-50 basal = 0,14; **Figura 7 A e B**), indicando aumento da biomassa.

Após 7 ou 8 anos de exposição (BGS-100), a comunidade microbiana atinge seu ápice de biomassa. Nesta época a comunidade microbiana possui a maior velocidade (BGS-100 basal = 0,27) e maior acúmulo de CO_2 (BGS-100 basal = 0,30; **Figura 6**) de toda a cronossequência. A demanda por Carbono é evidente, indicando que o consumo supera a fixação deste elemento. Já o Nitrogênio mantém-se estável no solo, não apresentando influência na velocidade de produção de CO_2 quando presente. O Carbono é, portanto, o grande limitante para sustentar a alta biomassa microbiana (**Figura 7 C**).

Após 15 anos de recuo da geleira Baranowski (BGS-200), a comunidade microbiana

ainda apresenta uma biomassa grande (BGS-200 basal = 0,24; comparado com outras amostras na **Figura 7 D**). Embora a biomassa seja relativamente grande, a velocidade de respiração é menor que a amostra imediatamente anterior (BGS-100 basal = 0,27; **Figura 7 C**), indicando que no geral esta biomassa apresenta tendência a diminuir. O Carbono continua sendo o nutriente limitante neste momento, enquanto o estoque de Nitrogênio do solo aparenta ser suficiente para sustentar a comunidade microbiana (**Figura 7 D**).

Por fim, após aproximadamente 30 anos de exposição (BGS-400), os processos de sucessão ecológica no solo da Antártica levam a um perfil muito similar ao do solo recentemente exposto (BGS-0): a biomassa microbiana estimada pela velocidade de respiração é relativamente menor (BGS-400 basal = 0,10; BGS-0 = 0,09; **Figura D e A**), o Carbono e Nitrogênio passam a ser igualmente limitantes quando comparados entre si (BGS-400 Carbono = 0,36; BGS-400 Nitrogênio = 0,36; **Figura 7 E**).

Processos de sucessão ecológica ocorrem nos solos da Antártica após o recuo de geleiras. Neste processo, a comunidade microbiana que estava previamente coberta por gelo, durante centenas a milhares de anos, passa a ser exposta à atmosfera e é suprida com nutrientes, oxigênio, luz, e água líquida. Nesse momento, os microrganismos ali presentes de forma “pioneira”, dão início aos processos de sucessão ecológica, alterando a composição do solo em que vivem. Após 3 anos de exposição, a comunidade microbiana dá espaço a um conjunto de microrganismos diferentes daqueles congelados abaixo da geleira, com a introdução de importantes grupos de fixadores de carbono e microrganismos do ciclo do nitrogênio. Esta comunidade microbiana desenvolve-se, tornando-se uma comunidade secundária e aumentando sua biomassa ao longo dos próximos anos (7 a 15 anos após retração da geleira), no qual o Carbono passa a ser o nutriente limitante para seu desenvolvimento. Por fim, esta comunidade secundária desenvolvida após 30 anos de retração da geleira, não é capaz de sustentar a alta demanda por carbono e ocorre a diminuição da biomassa total, momento no qual o Nitrogênio e Carbono passam a ser igualmente limitantes no solo. Como é esperado em um processo de sucessão ecológica, esta comunidade microbiana desenvolvida deve apresentar alta diversidade e riqueza de espécies, provavelmente sendo similar à comunidade de microrganismos preservada abaixo do gelo no início do processo. Estes dados corroboram com as estimativas de diversidade de espécies bacterianas encontradas nos solos da Geleira Baranowski através de técnicas de sequenciamento do gene RNAr 16S (DUARTE, 2010).

3.2. Geleira Collins

Seguindo o mesmo critério de comparação da respiração basal dos solos entre si (**Figura 8 A e B**), os solos com maior respiração correspondem a solos com maior biomassa microbiana, maior velocidade de respiração e maior produção de CO₂ acumulado.

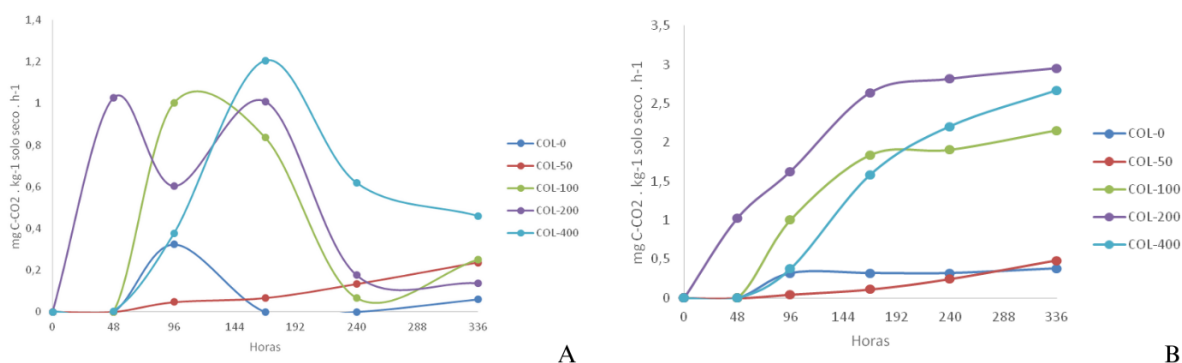


Figura 8. Gráficos das velocidades de respiração basal dos solos expostos de recuo da Geleira Collins ao longo de 14 dias de incubação. **(A)** Velocidade específica de produção de CO₂. **(B)** Respiração basal acumulada.

O solo COL-400 apresentou velocidade de respiração de 1,2 mg CO₂.h⁻¹, superior aos demais solos, indicando que esse solo contém maior biomassa microbiana. Porém, o solo COL-200 apresentou a maior quantidade de CO₂ acumulada após 14 dias de incubação (2,95 mg CO₂.h⁻¹) em comparação a amostra COL-400 (2,6 mg CO₂.h⁻¹) e a segunda maior velocidade de produção CO₂ (1,02 mg CO₂.h⁻¹). Este resultado pode estar relacionado à presença de gramíneas que foram observadas em campo nos solos 200 m de distância da Geleira Collins. Um estudo da geleira Baranowski na Antártica, sugere que a presença de plantas em solos expostos a mais tempo pode estar relacionado a uma comunidade microbiana mais desenvolvida, onde a presença de fotoautotróficos e a ocorrência de plantas contribuem para gerar matéria orgânica (Duarte, 2010). Ainda em relação a velocidade de respiração e acúmulo de CO₂, o solo COL-100 apresentou o terceiro maior nível sendo 1,0 mg CO₂.h⁻¹ e 2,15 mg CO₂.h⁻¹ respectivamente. Na sequência encontram-se as amostras COL-50 e COL-0 com produção de 0,48 e 0,38 mg CO₂.h⁻¹.

Estes resultados mostram que a velocidade de produção de CO₂ varia ao longo da cronossequência da geleira Collins e de maneira similar a geleira Baranowski. Nos primeiros metros de distância, onde o solo foi recentemente exposto pelo recuo do derretimento da geleira (COL-0 e COL-50), a comunidade microbiana ali presente, volta à atividade metabólica com produção média de 0,28 mg CO₂.h⁻¹. No solo a 100 m de distância da Geleira Collins (COL-100) a velocidade de respiração foi 3,57 vezes maior que nos primeiros anos de 0 a 50 m. Apesar da preservação da matéria orgânica devido às baixas temperaturas

impostas pelo ambiente (THOMAZINI et al. 2015), durante a atividade de campo, observou-se uma maior umidade nos solos próximos à frente da geleira Collins que, somado ao efeito do relevo neste ponto, permitiu um acúmulo de água de degelo no solo (**Figura 9**). Carvalho et al. (2013) relataram que a erosão dos solos mais próximos a geleira é intensa, tornando-os menos desenvolvidos e conseqüentemente com menor quantidade de matéria orgânica. Isto pode elucidar os resultados encontrados.



Figura 9. Registros da escavação de neve e da camada de gelo para coleta de solo nos primeiros pontos da Geleira Collins. **(A)** Pesquisador Renato Gamba realizando a medição da espessura da camada de gelo que cobria o ponto C0M na segunda incursão ao ponto de coleta. **(B)** Pesquisadora Carolina Fernandes realizando a abertura do ponto com auxílio de uma piqueta para acessar o solo na segunda incursão ao local de coleta. **(C)** Ponto de coleta C0M na quarta incursão após o derretimento da camada de gelo. **(D)** Pesquisadora Carolina Fernandes coletando amostras de solo do ponto C0M na quarta incursão. Fonte: acervo pessoal da autora.

Diferente dos resultados observados na geleira Baranowski, a comunidade microbiana na geleira Collins não apresentou diminuição na velocidade de produção de CO_2 na amostra de solo exposta a mais tempo (COL-400). Durante a atividade de coleta, observou-se que próximo à distância 200 m haviam aves com filhotes e conseqüentemente possível deposição de matéria orgânica oriunda das fezes dos animais. Já próximo a distância 400 m, observou-se a presença de biofilme em alguns locais com acúmulo de água.

A indução das amostras com C e N simultaneamente também resultou no aumento da velocidade de respiração em todos os solos de maneira similar à geleira Baranowski (**Figura 10**). A amostra de solo COL-200 (**Figura 10 D**) apresentou maior acúmulo de CO_2 em 14

dias de incubação ($2,95 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) quando comparada às outras amostras (média de $1,40 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$). Em seguida, as amostras COL-400 ($2,6 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) e COL-100 ($2,15 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) apresentaram maior acúmulo comparada a média das amostras COL-0 e COL-50 (média $0,43 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$). Thomazini et al. (2015) relataram resultados de aumento de emissões de CO_2 em solos mais distantes da frente da geleira Ecology, também localizada na Ilha Rei George.

Os tratamentos com indução de carbono nas amostras de solo COL-0 e COL-50 (**Figura 10 A e B**), apresentaram acúmulo de CO_2 7,06 vezes maior quando comparado a respiração basal. Este resultado sugere que esse elemento é significativamente limitante para o desenvolvimento dos microrganismos nos primeiros anos após o recuo da geleira Collins. Nos solos imediatamente após COL-100, COL-200 e COL-400 (**Figura 10 C, D e E**), o carbono segue relativamente limitante para o crescimento dos microrganismos, acumulando uma média de $7,45 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, 1,25 vezes maior que a média da respiração basal. Resultado similar ao apresentado pela geleira Baranowski, exceto pela amostra COL-50 (**Figura 10 B**).

Com relação ao nitrogênio, a adição deste elemento não resultou num aumento da produção de CO_2 ao longo do transecto quando comparado com a respiração basal. Este resultado indica que o nitrogênio não limita o desenvolvimento dos microrganismos nestes solos. Pode-se inferir que nestes solos ocorre a fixação de nitrogênio, porém este parâmetro não foi avaliado neste experimento. No estudo realizado na costa oeste da Península Antártica, Strauss et al., (2012) mostraram um aumento de genes de fixação de N_2 (genes NifH) conforme se aumenta a distância da geleira. Outro estudo realizado ao longo de um transecto 0-180 m de recuo em frente à geleira Tianshan Mountain na China, mostrou resultado similar com o aumento de genes fixadores de nitrogênio ao longo da cronosequência (ZENG et al. 2016).

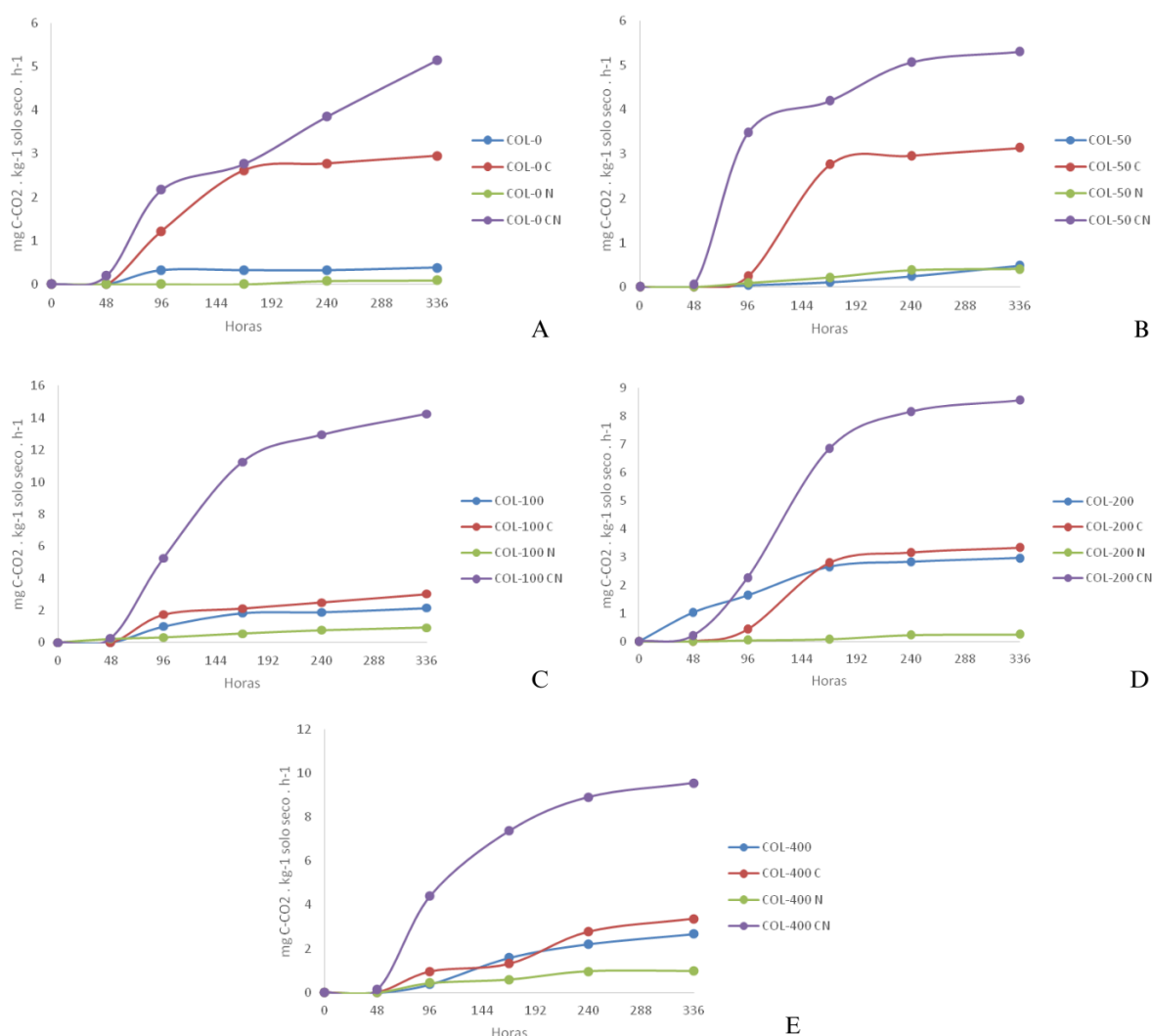


Figura 10. Curva de acumulação de CO₂ na cronossequência de solos expostos por recuo da Geleira Baranowski. **(A)** Amostra BGS-0 sob condições basal e induzida. **(B)** Amostra BGS-50 sob condições basal e induzida. **(C)** Amostra BGS-100 sob condições basal e induzida. **(D)** Amostra BGS-200 sob condições basal e induzida. **(E)** Amostra BGS-400 sob condições basal e induzida.

4. Conclusões

Há variações na taxa de respiração ao longo da cronossequência e os nutrientes C e N são limitantes no desenvolvimento da comunidade microbiana.

A indução simultânea de carbono e nitrogênio de forma geral, resulta no aumento da biomassa microbiana, induzindo o metabolismo e reprodução dos microrganismos em ambas geleiras.

Na geleira Baranowski, após 3 anos de exposição, C e N são limitantes. Entre 7-15 anos, a biomassa microbiana aumenta e o C passa a ser o único limitante nos solos. De 15-30 anos, a biomassa diminui e os microrganismos têm seu crescimento limitado pelo C e N novamente.

Na geleira Collins, nos primeiros anos de exposição (0 – 50 m), C é limitante para o crescimento dos microrganismos. Nos solos imediatamente após (100 – 400 m), a biomassa microbiana aumenta e o C de alguma forma segue limitante. O nitrogênio não mostrou ser limitante ao longo do transecto.

Nos solos a mais tempo expostos por recuo de geleira ocorre a presença de vegetação, sugerindo que os microrganismos têm papel importante na ciclagem de nutrientes e no desenvolvimento do solo.

A paisagem e o tipo de relevo entre as geleiras são distintos. Um estudo detalhado destes fatores podem contribuir para o melhor entendimento dos resultados.

5. Referências Bibliográficas

ANDERSON, T. H.; DOMSCH, K. H. Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 42, n. 12, p. 2039–2043, dez. 2010.

BAO, Tao et al. Effects of multiple environmental variables on tundra ecosystem respiration in maritime Antarctica. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 12336, 2018.

BARDGETT, R. D. et al. **A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology.** **Trends in Ecology and Evolution**, nov. 2005.

BARDGETT, R. D. et al. Heterotrophic microbial communities use ancient carbon following glacial retreat. **Biology Letters**, v. 3, n. 5, p. 487–490, 22 out. 2007.

BARDGETT, R. D.; WALKER, L. R. Impact of coloniser plant species on the development of decomposer microbial communities following deglaciation. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 36, n. 3, p. 555–559, 2004.

BRAUN, M. et al. An improved topographic database for King George Island: compilation, application and outlook. **Antarctic Science**, v. 13, n. 1, p. 41-52, 2001.

BURKINS, M. B.; VIRIGINIA, R. A.; WALLT, D. H. Organic carbon cycling in Taylor Valley, Antarctica: quantifying soil reservoirs and soil respiration. **Global Change Biology**, v. 7, n. 1, p. 113-125, 2001.

CARVALHO, J. V. de S. et al. CO₂-C losses and carbon quality of selected Maritime Antarctic soils. **Antarctic Science**, v. 25, n. 1, p. 11–18, fev. 2013.

CONVEY, P. et al. Global southern limit of flowering plants and moss peat accumulation. **Polar Research**, v. 30, n. SUPPL.1, 2011.

COOK, A. J. et al. Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century. **Science**, v. 308, n. 5721, p. 541–544, 22 abr. 2005.

DUARTE, R. T. D. **Micro-organismos em ambientes criogênicos: gelo glacial, solos expostos por recuo de geleiras, e permafrost polares.** 2010. 201f. Tese (Doutorado em

Biotecnologia) - Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo, São Paulo.

DUC, L. et al. High diversity of diazotrophs in the forefield of a receding alpine glacier. **Microbial Ecology**, v. 57, n. 1, p. 179–190, jan. 2009.

GUERRERO, C. et al. Microbial biomass and activity of an agricultural soil amended with the solid phase of pig slurries. **Bioresource Technology**, v. 98, n. 17, p. 3259–3264, dez. 2007.

HAEBERLI, W.; BENISTON, M. (1998) Climate change and its impacts on glaciers and permafrost in the Alps. **Ambio**, v. 27, p. 258-265.

JENKINSON, D. S.; POWLSON, D. S. (1976) The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. A method for measuring soil biomass. **Soil Biol Biochem**, v.8, p.209-213.

KASTOVSKÁ, K. et al. Microbial assemblages in soil microbial succession after glacial retreat in Svalbard (high arctic). **Microbial ecology**, v. 50, n. 3, p. 396–407, 2005.

KOZERETSKA, I. A. et al. Development of Antarctic herb tundra vegetation near Arctowski station, King George Island. **Polar Science**, v. 3, n. 4, p. 254–261, jan. 2010.

KREUZ, C. L.; LANZER, E. A.; PARIS, Q. Funções de produção Von Liebig com rendimentos decrescentes. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 30, n. 1, p. 95–106, 1995.

NEMERGUT, D. R. et al. Microbial community succession in an unvegetated, recently deglaciated soil. **Microbial Ecology**, v. 53, n. 1, p. 110–122, jan. 2007.

OERLEMANS, J. (2005) Extracting a climate signal from 169 glacier records. **Science**, v. 308, p. 675–677.

PARKIN, T. et al. Field and laboratory test of soil respiration. In: Doran; J., Jones A. (Eds.); **Methods for Assessing Soil Quality**. Soil Science Society of America. p.231 - 246, New York, 1996.

PARNIKOZA, I. et al. Current status of the Antarctic herb tundra formation in the Central Argentine Islands. **Global Change Biology**, v. 15, n. 7, p. 1685–1693, 2009.

SIGLER, W. V.; ZEYER, J. Colony-forming analysis of bacterial community succession in deglaciated soils indicates pioneer stress-tolerant opportunists. **Microbial Ecology**, v. 48, n. 3, p. 316–323, nov. 2004.

SILVA, E. E.; AZEVEDO, P.H.S.; DE-POLLI, H. Determinação da respiração basal (RBS) e quociente metabólico do solo (qCO_2). **Seropédica: Embrapa Agrobiologia. Comunicado Técnico**, n. 99, 4 p., 2007.

SILVA FILHO, A.V., SILVA, M.I.V. Importância das Substâncias Húmicas para a Agricultura. In: Inhame: II Simpósio Nacional sobre as Culturas do Inhame e do Taro, 2002.

João Pessoa, PB. Anais... João Pessoa, PB: EMEPA-PB, 2002. v. 2, 234 p.

STRAUSS, S. L.; GARCIA-PICHEL, F.; DAY, T. A. Soil microbial carbon and nitrogen transformations at a glacial foreland on Anvers Island, Antarctic Peninsula. **Polar Biology**, v. 35, n. 10, p. 1459–1471, set. 2012.

STRAUSS, S. L.; RUHL, C. T.; DAY, T. A. Trends in soil characteristics along a recently deglaciated foreland on Anvers Island, Antarctic Peninsula. **Polar Biology**, v. 32, n. 12, p. 1779–1788, 2009.

TANG, J.; BALDOCCHI, D. D. Spatial-temporal variation in soil respiration in an oak-grass savanna ecosystem in California and its partitioning into autotrophic and heterotrophic components. **Biogeochemistry**, v. 73, n. 1, p. 183–207, mar. 2005.

THOMAZINI, A. et al. Spatial Variability of CO₂ Emissions from Newly Exposed Paraglacial Soils at a Glacier Retreat Zone on King George Island, Maritime Antarctica. **Permafrost and Periglacial Processes**, v. 25, n. 4, p. 233–242, 1 out. 2014.

THOMAZINI, A. et al. CO₂ and N₂O emissions in a soil chronosequence at a glacier retreat zone in Maritime Antarctica. **Science of the Total Environment**, v. 521–522, p. 336–345, 5 jul. 2015.

TSCHERKO, D. et al. Functional diversity of the soil microflora in primary succession across two glacier forelands in the Central Alps. v. 54, p. 685–696, 2003.

TURNER, J. et al. **Antarctic Climate Change and the Environment**. 2009.

WALKER, L. R.; DEL MORAL, R. **Primary succession and ecosystem rehabilitation**. Cambridge: Cambridge University Press, 456 p, 2003.

YOSHITAKE, S. et al. Carbon and nitrogen limitation of soil microbial respiration in a High Arctic successional glacier foreland near Ny-Ålesund, Svalbard. **Polar Research**, v. 26, n. 1, p. 22–30, 2007a.

ZENG, J. et al. Primary succession of nitrogen cycling microbial communities along the deglaciated forelands of Tianshan Mountain, China. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, n. AUG, 30 ago. 2016.