

Limitações de Nutrientes para a Regeneração de Floresta Secundária

Eric A. Davidson

Woods Hole Research Center, Falmouth, Massachusetts, USA

Luiz A. Martinelli

CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, Brasil

Os solos antigos, altamente intemperizados, de florestas de planície na Bacia Amazônica em geral mostram ciclos conservativos de P e ciclos “frouxos” de N. Essa generalização se aplica às florestas maduras, mas a aceleração da mudança no uso da terra está alterando as paisagens da Amazônia. Aproximadamente 16% da área original de floresta foram desmatados e cerca de 160.000 km² são cobertos por vegetação secundária. As florestas secundárias são comuns nas regiões agrícolas, mas poucas permanecem por muito mais de cinco anos. Os nutrientes dessas florestas efêmeras são importantes na agricultura de derruba e queima do pequeno agricultor e nas alternativas desenvolvidas para a conservação de nutrientes. A derrubada de florestas causa uma perda inicial de nutrientes devido à extração madeireira, fogo, erosão, emissões gasosas do solo e lixiviação hidrológica, com perdas de N que excedem as perdas de P. Em contrapartida, o Ca, Mg e K presentes na biomassa lenhosa são conservados em grande parte como cinzas após o fogo, que distribuem esses nutrientes no solo. Depois do pulso inicial de disponibilidade de nutrientes pós-desmatamento, as taxas de ciclagem e perda de N diminuem consistentemente à medida que as pastagens envelhecem. Experimentos de fertilização demonstraram que o crescimento de florestas jovens em terra agrícola abandonada é limitado por nutrientes. Vários indicadores da ciclagem de N em estudo de cronosequência de floresta secundária também demonstraram um ciclo conservativo de N em florestas jovens. A limitação variável de N em florestas jovens ajuda a explicar a relação negativa observada entre a frequência da queima durante fases de agriculturas anteriores e a taxa de regeneração da floresta. A recuperação do ciclo de N ocorre gradativamente durante décadas de sucessão de floresta secundária, de tal forma que as florestas maduras de planície eventualmente recuperam o N abundante relativo a um ciclo conservativo de P.

1. INTRODUÇÃO

A maior parte das florestas amazônicas brasileiras pode ser categorizada como florestas tropicais de planície que crescem em solos antigos e altamente lixiviados [Sombroek, 2000]. A idade do solo é importante porque afeta a disponibilidade de nutrientes para as plantas. O nitrogênio (N) é derivado principalmente da

atmosfera e, portanto, seu suprimento é baixo em solos jovens e se acumula gradativamente nos solos à medida que envelhecem [Walker e Syers, 1976]. Disso decorre que os solos que se formam em alguns milhares de anos desde glaciações, atividade vulcânica ou eventos de erosão tendem a ter suprimentos limitados na ciclagem eficiente de N, enquanto que os solos muito antigos e os ecossistemas nesses solos tiveram um longo período para acumular N. Em contrapartida, o fósforo (P) derivado de rocha em geral é abundante em solos jovens, mas torna-se limitado em formas não disponíveis aos óxidos de ferro e alumínio que se formam à medida que a lixiviação continua ao longo de milhares e milhões de anos [Uehara e Gilman, 1981]. Como resultado dessas características das propriedades do solo, dependentes da idade, as florestas tropicais maduras de planícies em solos altamente lixiviados em geral mostram processos de ciclagem de P conservativo, enquanto as propriedades da ciclagem de N conservativo são mais comuns em solos mais jovens, incluindo as florestas temperadas e as florestas tropicais de regiões montanhosas [Vitousek, 1984]. Esse efeito da idade do solo nas características de ciclagem de N e P foi demonstrado com precisão ao longo de uma cronossequência de idade de solos em ilhas havaianas [Chadwick et al., 1999; Crews et al., 1995; Hedin et al., 2003]. Com exceção dos sistemas montanhosos (tais como a Amazônia ocidental nas encostas dos Andes), a idade do solo geralmente aumenta com a diminuição da latitude. Em análises em escala global, as razões N:P de folhagem verde [Reich e Okeksyn, 2004] e a queda de liteira [McGroddy et al., 2004] de florestas maduras aumentaram com a diminuição da latitude, fundamentando a generalização de que P torna-se menos disponível às plantas (ciclo mais conservativo de P) e N torna-se mais disponível às plantas (ciclo menos conservativo de N) à medida que o solo envelhece. Enquanto essas generalizações estoiquiométricas parecem robustas relativamente às florestas maduras, a mudança acelerada do uso da terra está alterando as paisagens amazônicas, e as consequências da ciclagem de nutrientes no crescimento de florestas secundárias após o abandono da atividade agrícola não estão claramente definidas [McGrath et al., 2001]. Na Bacia Amazônica brasileira, cerca de 16% de áreas de floresta

original foram desmatadas (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Monitoramento da Cobertura Florestal da Amazônia por Satélites Sistemas Prodes, Deter, Degrad e Queimadas 2007 – 2008, São José dos Campos, Brasil, 2008, relatório disponível em http://www.obt.inpe.br/prodes/Relatorio_Prodes2008/pdf) mas, as estimativas da cobertura vegetal de floresta secundária para toda a bacia são mais difíceis de serem obtidas devido à falta de clareza entre as florestas secundárias jovens e outros tipos de cobertura vegetal em imageamento de satélite. Estima-se que cerca de 30% a 50% de áreas desmatadas estejam em algum estágio de sucessão de floresta secundária após o abandono da terra [Hirsch et al., 2004]. Neeff et al. [2006] estimaram que no período de 1978 a 2002 houve um aumento de áreas de florestas secundárias na Amazônia, de 30.000 km² para 160.000 km², este último representando cerca de 20% de áreas desmatadas e 4% de área de floresta natural.

As florestas secundárias tropicais cada vez mais desempenham um papel importante na manutenção da diversidade genética [Vieira et al., 1996] e no funcionamento hidrológico de paisagens alteradas [Hölscher et al., 1997b; Nepstad et al., 2001], mas os processos biogeoquímicos envolvidos na sucessão de florestas secundárias na Amazônia continuam pouco estudados. Em regiões onde a fertilização não é economicamente viável, as terras agrícolas em geral tornam-se improdutivas e são abandonadas. Começa, então, a crescer uma floresta nativa secundária. As florestas de platô achatado criam uma forte demanda por nutrientes essenciais às plantas [Vitousek e Reiners, 1975]. De modo geral, pressupõe-se que a limitação de P também se aplique às florestas tropicais jovens e às florestas maduras, mas as perdas de N durante a mudança no uso da terra podem alterar o balanço estoiquiométrico dos processos de ciclagem de N e P. Os processos de ciclagem de nutrientes durante a sucessão secundária podem trazer implicações para o desenvolvimento da estrutura florestal, tais como a densidade da parcela, altura, índice de área foliar e composição de espécies. Nosso objetivo aqui é apresentar uma revisão das evidências de que os processos de ciclagem de nutrientes mudam significativamente durante a sucessão de floresta secundária em planícies amazônicas e

discutir algumas das implicações dessas alterações à paisagem futura da Amazônia.

2. PERDAS DE NUTRIENTES DURANTE E PÓS-DESMATAMENTO

O desmatamento florestal causa perda inicial de nutrientes de ecossistemas terrestres amazônicos com a extração madeireira, fogo, erosão, emissões gasosas e intemperismo hidrológico de nutrientes [Davidson *et al.*, 2004a], McGrath *et al.*, 2001]. As maiores perdas do capital de nutrientes ocorrem, por grande diferença, durante a fase inicial de remoção da biomassa com a combinação de extração madeireira e/ou fogo. O fogo é usado tanto na preparação do terreno como no controle subsequente de ervas daninhas, o que resulta em perdas significativas de N e P e, às vezes, de K pelas emissões de aerossóis e espalhamento de cinzas pelo vento [Hölscher *et al.*, 1997a; Kauffman *et al.*, 1995, 1998]. Perda significativa de N também ocorre com a volatilização à medida que o nitrogênio se oxida. Estudos de balanço de massa mostram que as perdas de N de ecossistemas terrestres causadas por fogo são de 51% a 62% e de 36% a 86% de N de biomassa acima do solo em florestas amazônicas e pastagens, respectivamente, e de 7% a 32% e de 1% a 36% de P de biomassa acima do solo em florestas e pastagens, respectivamente [Kauffman *et al.*, 1995, 1998]. As perdas de N excedem as perdas de P durante o fogo, não apenas porque o N pode ser volatilizado, mas também porque o N é um nutriente relativamente abundante na biomassa que está sendo queimada nas florestas amazônicas [Martinelli *et al.*, 1999]. Diferentemente de N e P, as quantidades relativamente grandes de Ca, Mg e K presentes na biomassa lenhosa são amplamente conservadas como cinzas após o fogo, resultando na significativa redistribuição desses importantes nutrientes de plantas, da biomassa acima do solo para o solo [Johnson *et al.*, 2001; McGrath *et al.*, 2001]. Markewitz *et al.* [2004] demonstraram uma recuperação quase estequiométrica de estoques florestais de Ca e Mg acima do solo em reservatórios intercambiáveis de cátion de pastagem e solos de floresta secundária. O K mais móvel foi parcialmente perdido do ecossistema terrestre. Mesmo em Oxissolos, que têm uma

capacidade de troca de cátion inerentemente baixa por causa da quase inexistência de minerais carregados permanentemente, pode ocorrer um aumento significativo da capacidade de troca de cátion e das concentrações intercambiáveis de cátions após o fogo, porque a matéria orgânica e alguns caolinites têm modesta capacidade de troca de cátion dependente de pH [Uehara e Gilman, 1981]. A deposição de cinza após o desmatamento e queimada aumentam tanto a capacidade de troca de cátion como fornece Ca, Mg e K que se tornam, eletrostaticamente, ligados aos lugares da troca. Esse efeito do desmatamento nos cátions do solo parece persistir por várias décadas [Holmes *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2001; Markewitz *et al.*, 2001; Moraes *et al.*, 1996]. Portanto, o crescimento da pastagem ou da vegetação de floresta secundária quando do uso do fogo na preparação da área provavelmente não seja limitado pela disponibilidade desses cátions durante várias décadas após o desmatamento.

Embora o desmatamento cause uma perda líquida significativa de N e P, ele também provoca um pulso transiente de nutrientes em formas prontamente disponíveis para o sequestro pela planta, pois o aumento do pH do solo produzido pela deposição de cinza supre os nutrientes que se mantêm mais disponíveis às plantas [Uehara e Gilman, 1981]. A disponibilidade de P é particularmente dependente do pH. Na verdade, essa liberação de uma fração dos nutrientes da biomassa acima do solo para formas prontamente disponíveis no solo é a base para o efeito de fertilização da agricultura de derruba e queima e também ajuda no estabelecimento da pastagem. Em alguns anos, entretanto, é possível que esse pulso de disponibilidade de N e P e de K se esgote. Em estudo de cronosequência de pastagem em Rondônia, Garcia-Montiel *et al.* [2000] detectaram um aumento inicial nos reservatórios disponíveis de P durante os primeiros três a cinco anos após o estabelecimento da pastagem, seguido de um declínio gradativo. Townsend *et al.* [2002] também observaram declínios nas formas de P disponíveis às plantas com aumento da idade da pastagem em cronosequências de pastagem em Oxissolos e Entissolos próximos a Santarém, Pará. O processo de reacidificação gradativa do solo, à medida que os cátions intercambiáveis de entradas de cinza são perdidos

ou acumulados na biomassa, requer várias décadas [Holmes et al., 2005; Markewitz et al., 2001; Moraes et al., 1996], embora a disponibilidade de P pareça diminuir mais rapidamente. Parte do P aparentemente também se torna limitada na ciclagem lenta de frações de matéria orgânica do solo com o aumento da idade do solo [Garcia-Montiel et al., 2000; Townsend et al., 2002]. Perdas adicionais de N e P de ecossistema ocorrem com a recorrência do fogo para o controle de ervas daninhas ou quando consumidas pelo gado [Dias-Filho et al., 2001].

Embora as maiores perdas de nutrientes ocorram com o fogo inicial e sua recorrência, outras perdas menores de nutrientes após a perturbação podem ocorrer influxos nas águas subterrâneas, escoamento de pequenos rios e emissões gasosas dos solos. Na Amazônia, o aumento da exportação hidrológica de N e P foi medido após a derrubada da cobertura vegetal de floresta em uma microbacia próxima a Manaus [Williams e Melack, 1997]. Entretanto, o período de perda de nutrientes hidrológicos e gasosos é frequentemente bem curto na Amazônia. Em todos os sítios, exceto os mais severamente degradados, o crescimento do cultivo, gramas de pastagem e vegetação secundária geralmente é rápido e vigoroso após o desmatamento [Feldpausch et al., 2004; Gehring et al., 2005; Johnson et al., 2001; Salimon e Brown, 2000; Steiningger, 2000; Vieira et al., 1996] limitando, conseqüentemente, o período de baixo sequestro de nutrientes pelas plantas e perda significativa de nutrientes hidrológicos após o desmatamento da floresta. As concentrações de nitrato e cátions no solo tendem a diminuir em um ou dois anos após a derrubada e queima [Uhl e Jordan, 1984; Williams et al., 1997; Schroth et al., 1999]. As concentrações de nitrato em solução de solo foram mais baixas em pastagens, em comparação com florestas, tanto no leste do Pará [Markewitz et al., 2004] como em Rondônia [Neill et al., 2001].

O pulso inicial de disponibilidade de nutriente após a derrubada e queima também favorece, temporariamente, o aumento de emissões de óxido nitroso (N_2O) do solo, mas a mineralização líquida de N, nitrificação líquida, lixiviação de nitrato, e efluxo de óxido nítrico (NO) e de N_2O do solo diminuem consistentemente à medida que as pastagens tropicais envelhecem [Bustamante et

al., neste volume]. Melillo et al. [2001] mediram o aumento de amônio no solo e as concentrações de nitrato durante seis meses após a derrubada, e o aumento de fluxos de N_2O de pastagens jovens durante dois anos após a derrubada em um Ultissolo em Rondônia. Depois de três anos, as emissões de N_2O de pastagens caíram à taxas inferiores às medidas na floresta. Verchot et al. [1999] não detectaram emissões de N_2O de Oxisolos no leste do Pará, mesmo em pastagens jovens de seis meses.

Além de emissões gasosas mais baixas e concentrações mais baixas de nitrato nas soluções de solo, outro indicador comum de empobrecimento de N em solos de pastagem é a razão extraível de nitrato do solo para amônio [Davidson et al., 2000]. Enquanto as razões >1 em florestas indicam excesso de disponibilidade de N que facilita a nitrificação, as razões <1 têm sido comumente encontradas em pastagens [Neill et al., 1995; Verchot et al., 1999], indicando menos nitrificação e um ciclo mais conservativo de N em pastagens. Resultados de análises de mineralização de N líquido e nitrificação líquida também foram mais baixos em solos de pastagem em comparação com solos de florestas maduras em ambas as regiões [Neill et al., 1997; Verchot et al., 1999].

A fertilização de pastagem com P é comum em Oxisolos no leste da Amazônia, mas é rara em pastagens manejadas na maioria das outras áreas da região [Dias-Filho et al., 2001]. A maior parte de P acrescentado aos Oxisolos na Fazenda Vitória, próxima à Paragominas, Pará, é retida no solo [Davidson et al., 2004b], mas as plantas absorvem o suficiente para torná-lo economicamente compensador aos fazendeiros. Pequenos fazendeiros comumente usam fertilizante N-P-K quando dispõem de recursos para adquiri-lo. Produtores de soja rotineiramente aplicam calcário e P aos solos amazônicos. Portanto, o manejo de nutrientes com mais entradas de cinza na agricultura de derruba e queima é comum na agricultura amazônica. Entretanto, a alta demanda de cultivos e gramas de pastagem por nutrientes e a capacidade dos solos altamente lixiviados para imobilizar nutrientes adicionados significa que o abandono agrícola se deve, pelo menos em parte, ao empobrecimento de nutrientes. Assim, as espécies de florestas secundárias que começam a

ocupar terras agrícolas abandonadas na Amazônia provavelmente encontrem solos pobres em nutrientes.

3. EVIDÊNCIA DE LIMITAÇÃO DE NUTRIENTE DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA

3.1. Análises de Solo

Tentativas para relacionar análises químicas de solo à taxa de regeneração de floresta secundária produziram resultados equivocados. *Buschbacher et al.* [1988] não encontraram correlações estatisticamente significativas entre análises químicas de solo e taxas de regeneração de floresta posteriormente ao abandono em Oxissolos argilosos no leste da Amazônia. Ao contrário, eles atribuíram a variabilidade das taxas de regeneração de floresta à intensidade do uso anterior da terra que pode ter afetado fontes de sementes e propriedades físicas do solo. Um estudo de cronossequência sobre o abandono da terra em agricultura de rotação no leste da Amazônia não revelou evidência de concentrações mais baixas de nutrientes foliares ou no solo de florestas secundárias em comparação com uma floresta primária, exceto no P lábil em 5 cm da camada superior do solo, que era mais alto na floresta primária [*Johnson et al.*, 200]. Em outro estudo de cronossequência de floresta secundária em cinco localidades em toda a Bacia Amazônica, *Moran et al.* [2000] observaram um crescimento mais rápido da altura da vegetação em Alfissolos relativamente ricos em CA+Mg e nenhuma variação significativa entre os sítios remanescentes em Espodossolos, Ultissolos e Oxissolos. A correlação desses estudos pressupõe que os testes de solo, derivados principalmente de plantas agrícolas, são também bons índices de disponibilidade de nutrientes de espécies florestais nativas. Associações micorrízicas e exsudação de raízes de espécies nativas podem restituir e tornar disponíveis nutrientes de solo a essas plantas que não estão prontamente disponíveis às espécies agrícolas e nem aparecem em testes agronômicos. Disso decorre que a falta de correlações entre as taxas de crescimento da floresta e os testes de solo não exclui a importância da disponibilidade de nutrientes para o crescimento da floresta secundária.

3.2. Experimento de Adição de Nutrientes

Um teste mais direto da limitação de nutrientes pode ser obtido por manipulações experimentais com adições de nutrientes. Em um experimento de fertilização em San Carlos, Venezuela, a aplicação de N+P+K pouco tempo depois do cultivo em um campo antigo favoreceu as gramíneas e o mato, mas não melhorou o estabelecimento e crescimento arbóreo nos seis meses seguintes [*Uhl*, 1987]. O autor concluiu que a disponibilidade de nutrientes não foi um fator crítico para o estabelecimento arbóreo no início da sucessão em campo antigo de cultivo.

Em contrapartida, os resultados de um experimento com adição de nutrientes em uma floresta secundária de seis anos em área de pastagem abandonada em Oxissolo argiloso, em Paragominas, demonstraram uma limitação de nitrogênio para o crescimento de árvores jovens já estabelecidas [*Davidson et al.*, 2004b]. Foram feitas adições de 100 kg de N e 50 kg de P por hectare, aplicadas a 2 por 2, durante dois anos. Durante esses dois anos, as gramíneas remanescentes responderam significativamente aos tratamentos somente com P e com N+P, enquanto que a biomassa arbórea aumentou significativamente depois do tratamento apenas com N e N+P. Embora a disponibilidade de P estivesse inerentemente baixa naqueles solos, o que pode ter limitado parcialmente o crescimento da biomassa, o resultado mais surpreendente desse estudo foi a resposta significativa do crescimento dessas árvores à fertilização com N. Esse estudo foi conduzido na mesma fazenda onde *Buschbacher et al.* [1998] não encontraram correlações significativas entre análises químicas de solo e taxas de regeneração da floresta, mas a resposta positiva das árvores ao experimento de manipulação de nutrientes claramente conta uma história diferente. O monitoramento continuado do crescimento arbóreo durante os cinco anos posteriores à fertilização desse sítio mostrou que a estimulação produzida pela adição de N cessou gradativamente (*I. Siddique et al.*, dados não publicados, 2009), o que indica que a adição experimental de N durante dois anos não foi suficiente para a manutenção dos índices altos de crescimento a longo prazo.

Em outro experimento de fertilização conduzido em áreas de florestas jovens em

processo de regeneração posterior à agricultura de derruba e queima em Ultissolos arenosos em Igarapé Açu, Pará, não foi observado aumento de acumulação de biomassa após um ano de uma única aplicação de fertilizantes (60 kg N e 26 kg P ha⁻¹, além de outros nutrientes), mas ocorreu um aumento significativo depois que a dose foi dobrada no ano seguinte [Gehring *et al.*, 1999]. As respostas aos tratamentos com fertilizantes foram específicas, em sua maior parte, de cada espécie.

Esses dois experimentos de fertilização em florestas secundárias jovens no leste da Amazônia dão uma clara indicação de que a limitação de nutrientes pode ser um fator importante que afeta as taxas de crescimento de floresta secundária na Amazônia. Essa limitação de nutrientes ajuda a explicar a relação negativa observada entre o número de queimadas durante a fase de atividade agrícola anterior e a taxa de regeneração das florestas secundárias, apresentada em uma síntese de muitos outros estudos do LBA em toda a Bacia Amazônica [Zarin *et al.*, 2005]. À medida que ocorrem mais perdas de nutrientes com a sequência de ciclos de queimada, o legado do empobrecimento de nutrientes durante o manejo agrícola torna-se maior, resultando em taxas mais lentas de regeneração da floresta pós-abandono. Outros fatores podem também ser importantes. Mudanças nos fatores físicos do solo, tais como a compactação [Buschbacher *et al.*, 1988] e a falta de fontes de sementes próximas [da Silva *et al.*, 1996], causada pela derrubada de grandes áreas e uso de herbicidas, podem também contribuir para os baixos índices de regeneração da floresta, e esses fatores tendem a se somar ou multiplicar com o efeito de limitação de nutrientes.

3.3. Cronossequências da Floresta Secundária

Se os processos de ciclagem de nutrientes forem afetados pelo manejo durante as fases de atividades agrícolas e, particularmente, se o sítio tornar-se deficiente em nutrientes disponíveis quando do abandono da terra, então deverá haver diferenças nos processos de ciclagem de nutrientes entre florestas jovens e antigas. Davidson *et al.* [2007] estudaram três cronossequências de florestas secundárias no leste do Pará, incluindo parcelas florestais com

idades de 3 a 70 anos e florestas maduras remanescentes. A textura do solo mostrou-se variável entre as cronossequências, mas relativamente uniforme em cada cronossequência. Duas das cronossequências basearam-se no crescimento florestal posterior ao abandono dos campos agrícolas pelo pequeno agricultor, e uma delas no crescimento florestal pós-abandono da pastagem. As florestas jovens localizavam-se em sítios que tinham sido desmatados e queimados inúmeras vezes.

O ¹⁵N foliar aumentou com o avanço da idade da floresta (Figura 1a). Os valores de ¹⁵N das florestas maduras remanescentes estavam numa variação comumente encontrada em folhagem de florestas tropicais maduras (+3,7‰ ± 3,5, desvio padrão 1 [Martinelli *et al.*, 1999]) e são indicativos de um ciclo “frouxo” de N. O N isotopicamente leve dos ecossistemas de florestas maduras se perde devido ao fracionamento durante a nitrificação e desnitrificação, deixando para trás o N enriquecido [Amundson *et al.*, 2003]. Por outro lado, os valores de ¹⁵N foliar nas florestas mais jovens em São Francisco do Pará são tão baixos (-0,5‰) quanto os valores comumente obtidos em folhagem de florestas temperadas (-2,8‰ ± 2,0, desvio padrão 1 [Martinelli *et al.*, 1999]) e são indicativos de um ciclo de N conservativo. As grandes perdas de N ocorrem via processos que não fracionam N, como a extração madeireira e fogo. Pouco N adicional se perde das pastagens antigas e florestas jovens, resultando em pouco fracionamento ou enriquecimento de ¹⁵N.

A concentração foliar de N também aumentou com o envelhecimento das florestas secundárias, indicando um aumento gradativo da disponibilidade de N durante a sucessão de floresta secundária (Figura 1b). Na cronossequência do município de São Francisco do Pará, foi coletada a folhagem de 10 espécies com maior valor de importância em cada classe etária [Vieira *et al.*, 2003]. Na cronossequência do município de Capitão Poço, todas as folhas do dossel que se projetam sobre sub-parcelas de 1m² foram amostradas e homogeneizadas antes das análises isotópicas e químicas. Assim, as mudanças na composição de espécies com o envelhecimento da floresta podem ter afetado as concentrações de N e composições isotópicas nesses estudos de cronossequências, mas as

tendências contínuas com a idade da floresta mostradas nas Figuras 1a e 1b demonstram que nenhuma única espécie que possa ter dominado durante um estágio de sucessão exerceu um efeito anômalo.

Figura 1. Indicadores de ciclagem de N e P ao longo de cronossequências de florestas sucessionais secundárias: (a) ^{15}N delta foliar, (b) concentração de N foliar, (c) razões N:P de queda de liteira, (d) razões massa-para-N de queda de liteira, (e) nitrato do solo, (f) razões nitrato:amônio do solo, e (g) emissões anuais de óxido nítrico do solo. Barras de erro indicam erros padrão das médias de cada idade de floresta em cada localização de cronossequência. As cronossequências estão assim representadas: os círculos referem-se a São Francisco do Pará, os quadrados a Capitão Poço, e os triângulos a Paragominas, no Estado do Pará. O efeito da idade da floresta é significativo em análise de covariância de todos os 7 índices ($p < 0,05$). O efeito do sítio é significativo no ^{15}N foliar, N:P de queda de liteira, massa:N de queda de liteira, e N_2O . De Davidson et al. [2007].

As razões N:P da queda de liteira fina também aumentaram com o envelhecimento da floresta (Figura 1c). As razões médias de queda de liteira N:P em florestas maduras limitam a média global em 62 para as florestas tropicais, enquanto que os valores médios de queda de liteira das floresta mais jovens estão próximos à média global de 29 para florestas ombrófilas temperadas [McGroddy et al., 2004]. A razão massa de queda de liteira:N também diminuiu com o envelhecimento da floresta (Figura 1d). Os valores das florestas jovens são similares aos valores de florestas temperadas limitadas por N, enquanto que os valores de florestas maduras e desenvolvidas em geral são encontrados em florestas tropicais maduras de planícies [Vitousek, 1984]. Embora o N foliar e P possam ser reabsorvidos antes da queda da folha, somente em florestas maduras e de sucessão avançada as árvores realmente reabsorvem mais P relativo a N antes da abscisão da folha. O balanço se altera da economia de N para a de P na queda da liteira à medida que as florestas envelhecem durante a sucessão de floresta secundária.

O nitrato extraível do solo também aumentou com o envelhecimento da floresta (Figura 1e), indicando um aumento da disponibilidade de N do solo à medida que as florestas amadurecem. O amônio (que mostrou tendência a diminuir com o

envelhecimento da floresta, mas não tão significativamente) em geral é a forma dominante de N inorgânico no solo em sistemas limitados por N, ao passo que o nitrato se acumula onde o N disponível for mais abundante [Davidson et al., 2000]. Em um sexto índice relacionado, a razão de nitrato extraível para amônio extraível aumentou de valores ≤ 1 em florestas de 20 anos para >1 em florestas de ≤ 40 anos (Figura 1f). Razões de <1 nessas florestas secundárias jovens são similares às razões amônio:nitrato observadas em pastagens antigas [Neil et al., 1995; Verchot et al., 1999].

Por fim, o efluxo de N_2O do solo aumentou com o envelhecimento da floresta (Figura 1g). Esses resultados ajudam a explicar as taxas relativas de efluxo N_2O do solo, anteriormente observadas entre as coberturas vegetais tropicais: floresta madura maior do que a floresta secundária, que é maior que a pastagem antiga [Davidson et al., 2000; Keller e Reiners, 1994; Verchot et al., 1999]. A disponibilidade de N que facilita a produção de N_2O via nitrificação e desnitrificação é mais alta na floresta madura, cai a níveis mais baixos em pastagens antigas, e gradativamente se recupera para níveis intermediários em vegetação de floresta secundária.

Essas análises de folhagem verde, queda de liteira, N inorgânico do solo e emissões de N_2O do solo demonstram que as florestas sucessionais jovens mostram um ciclo conservativo de N, as florestas maduras exibem um ciclo “frouxo” de N e as florestas sucessionais avançadas têm propriedades intermediárias de ciclagem de N. As relações lineares de extração madeireira desses indicadores da ciclagem de N e P mostram que as maiores mudanças na ciclagem de nutrientes ocorrem relativamente cedo durante a sucessão e que a taxa de mudança diminui à medida que as florestas secundárias amadurecem. Os indicadores de ciclagem conservativa de N em florestas secundárias jovens são consistentes com as respostas positivas de crescimento arbóreo à adição de N às florestas jovens, conforme discutido acima [Davidson et al., 2004b] e com as taxas mais lentas de crescimento de floresta secundária em sítios anteriormente submetidos a repetidas queimadas durante um período de atividade agrícola [Zarin et al., 2005]. Juntos, esses resultados indicam que as florestas

secundárias jovens em geral começam apresentar N limitado a partir do abandono da atividade agrícola e que a recuperação do ciclo de N ocorre gradativamente durante décadas de sucessão de floresta secundária e, ainda, que as florestas maduras de planície eventualmente recuperam o N abundante em relação a um ciclo conservativo de P.

Estudos de cronosequência de floresta secundária também demonstram considerável variabilidade nas taxas de acumulação de biomassa [Feldpausch et al., 2007; Zarin et al., 2001], estrutura de vegetação e composição de espécies [Chazdon, 2008]. Parte dessa variação pode ser atribuída à duração e intensidade do uso anterior da terra [Zarin et al., 2005] e aos processos estocásticos, tais como a proximidade às fontes de sementes [Chazdon, 2008]. Do mesmo modo, as taxas de recuperação dos processos de N durante a sucessão secundária provavelmente sejam também influenciadas pela intensidade e duração dos usos anteriores da terra, extensão da derrubada e proximidade às espécies pioneiras potenciais.

Os padrões de ciclagem de N e P de sucessão de floresta secundária mostrados aqui são similares ao paradigma de Walker e Syers [1976] relativos ao intemperismo do solo em escala temporal milenar, exceto que a mudança entre N e a limitação de P ocorre em apenas algumas décadas a séculos no caso da sucessão secundária (Figura 2).

Figura 2. Esquema simples integrando os padrões de ciclagem de N e P de sucessão secundária mostrada nos quadros pontilhados verticalmente à direita, e aqueles demonstrados anteriormente no quadro pontilhado orientado horizontalmente ao alto. A ciclagem eficiente de N em ecossistemas terrestres pode ser perdida pela mudança no uso da terra, tal como a derrubada da floresta; pela queima e práticas agrícolas; ou por processos naturais, tais como o fogo, deslizamentos de terra, glaciações e atividade vulcânica. Assim como a acumulação de N total de ecossistema alivia a limitação de N à medida que o solo envelhece ao longo de milhares e milhões de anos, a ciclagem eficiente acumula N ao longo de décadas e séculos durante a sucessão de floresta secundária, resultando em uma trajetória sucessional similar a partir de um ciclo conservativo de N após o abandono agrícola para ciclo “frouxo” de N e conservativo de P esperados em florestas tropicais maduras de planícies

em solos antigos. Extraído de material online suplementar associado a Davidson et al. [2007].

A ciclagem eficiente de N em ecossistemas terrestres pode ser perdida seja pela mudança no uso da terra, tais como a derrubada da floresta, queimada e práticas agrícolas, seja por processos naturais como fogo, deslizamentos de terra, geleiras e atividade vulcânica. As florestas maduras no oeste da Amazônia, nas encostas dos Andes, podem mostrar sintomas de limitação de N produzidos por deslizamentos de terra e erosão, os quais expõem as camadas rochosas deficientes em N e minerais primários que rejuvenescem o perfil do solo. Nas planícies a leste da Amazônia, a acumulação de N total do ecossistema alivia a limitação de N à medida que os solos envelhecem ao longo de escalas temporais de 10^4 a 10^7 anos. Do mesmo modo, a ciclagem efetiva de N se acumula no ecossistema florestal ao longo de 10^1 a 10^3 anos durante a sucessão secundária, resultando em uma trajetória sucessional similar, embora mais rápida, de um ciclo conservativo de N subsequente ao abandono da atividade agrícola para os ciclos de N “frouxo” e P conservativo, como é de se esperar em florestas tropicais maduras de planícies em solos antigos.

A principal razão pela qual o N disponível se acumula tão mais rapidamente durante a sucessão de floresta secundária comparada à sucessão primária em rochas recentemente expostas, possivelmente seja porque o solo contém grandes estoques de N orgânico no final da fase agrícola, muito embora o N orgânico esteja presente em formas que são relativamente resistentes à decomposição. As taxas de recuperação dos processos de ciclagem de N durante a sucessão de floresta secundária parecem refletir, em parte, a cinética de mobilização de formas resistentes de N do solo em um reservatório de ciclagem efetiva N, bem como o legado do grau de degradação durante períodos de atividades agrícolas. Outra possibilidade é a importância da fixação biológica de N durante a sucessão secundária, embora esse processo ainda esteja pouco entendido e quantificado, conforme revisão apresentada na seção 4.

Os experimentos de adição de nutrientes não necessariamente reproduzem com perfeição a variação da disponibilidade de nutrientes, e os estudos de cronosequência pressupõem que

todos os fatores, exceto a idade, sejam constantes entre os sítios de estudo. Apesar dessas limitações de cada enfoque metodológico, suas forças e fraquezas são diferentes. Portanto, a evidência quanto ao papel importante de N durante os estágios iniciais da sucessão florestal derivada desses dois enfoques independentes de pesquisa vêm corroborar a importância de cada um deles.

4. FIXAÇÃO BIOLÓGICA DE N EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA AMAZÔNIA

A família das leguminosas está bem representada no dossel da maioria das florestas tropicais de terra firme na Amazônia [Moreira et al., 1992; Ometto et al., 2006; ter Steege et al., 2006]. Entretanto, dados sobre a abundância natural de ^{15}N foliar indicam que a maior parte das leguminosas amazônicas não fixa quantidades significativas de N da atmosfera apesar de, em geral, terem uma concentração mais alta de N foliar do que espécies não leguminosas [Gehring et al., 2005; Ometto et al., 2006; Vitousek et al., 2002; Yoneyama et al., 1993]. Uma exceção digna de nota é o trabalho conduzido em uma floresta chuvosa em Oxissolo na Guiana Francesa, onde Roggy et al. [1999a, 1999b] observaram uma presença substancial de espécies fixadoras de N e também relataram que o N derivado da atmosfera contribuiu com uma média de 54% da nutrição de N daquelas espécies fixadoras de N.

Com base nos resultados acima, tem sido sugerido que a fixação simbiótica de N ocorre em florestas tropicais de terra firme somente durante deficiências temporárias de N [McKey, 1994]; Vitousek et al., 2002]. Em razão de as florestas secundárias em geral serem deficientes em N, como já mostrado neste capítulo, seria razoável esperar que a fixação simbiótica de N facilitasse uma competição vantajosa às espécies de floresta secundária [Gorham et al., 1979; Vitousek e Field, 1999]. Os resultados dos dois únicos estudos sobre a fixação de N nas florestas secundárias amazônicas são equivocados. Gehring et al. [2005] encontraram evidência isotópica para a fixação simbiótica significativa de N durante os primeiros 25 anos de regeneração de vegetação secundária numa região da Amazônia central, próxima a Manaus. Por outro lado, um estudo recente conduzido em florestas secundárias no leste da

Amazônia, no Estado do Pará, não encontrou diferença significativa no $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre espécies leguminosas e não leguminosas. É possível que as estratégias de competição de outras fontes limitadoras, tais como o crescimento rápido em altura na competição por luz [Vitousek e Field, 1999] e o rápido crescimento da raiz para obtenção de P [Vitousek e Field, 1999] ou água durante a estação seca [Nepstad et al., 2001] sejam características mais importantes das espécies sucessoriais pioneiras da floresta secundária do que o investimento na energia de alto custo da fixação de N. Um esquema teórico recentemente proposto para explicar as tendências latitudinais de fixação de N em florestas maduras sugere que a fixação de N pode oferecer uma vantagem aos solos limitados por P de florestas tropicais de planície porque atende à alta demanda de N requerida pela produção extracelular de enzima fosfatase. Esse esquema teórico ainda não foi aplicado às florestas tropicais secundárias, onde tanto N quanto P são ciclados conservativamente [Davidson et al., 2007].

Obviamente, não dispomos de estudos suficientes para avaliar a importância da fixação simbiótica de N pelas plantas de florestas secundárias na Amazônia. Parte da dificuldade para quantificar ou até confirmar a existência de fixação simbiótica de N advém da sobreposição de valores de $\delta^{15}\text{N}$ de plantas leguminosas e não leguminosas, especialmente em situações de suprimento limitado de N [Bustamante et al., 2004]. Em lugares onde N é um nutriente relativamente abundante, como na maioria das florestas das planícies amazônicas, os estoques de N nos ecossistemas tendem a se tornar enriquecidos por ^{15}N (Figura 1a), e assim a diferença isotópica entre o N do solo e o N atmosférico em geral é suficientemente grande para se distinguir as fontes [Martinelli et al., 1999]. Por outro lado, o fracionamento por nitrificação e desnitrificação é menos importante em sistemas deficientes em N, tais como as florestas secundárias jovens e, portanto, a abundância natural da ciclagem eficiente no ecossistema pode ficar próxima de zero por milhão, que também é a assinatura isotópica das entradas de N derivado da atmosfera, incluindo a fixação de N. Assim, a detecção e a quantificação das taxas de fixação de N podem ser

inerentemente mais difíceis em florestas secundárias. Eventos estocásticos que influenciam a composição de espécies pioneiras [Chazdon, 2008] possivelmente influenciem também o potencial de fixação de N. Essa é uma área que claramente merece mais investigação, juntamente com estudos que tratam de outros sistemas se fixação simbiótica de N, tais como a fixação de N por bactérias endofíticas e heterotróficas, que podem também contribuir para as entradas de N nas florestas secundárias [Vitousek et al., 2002].

5. IMPLICAÇÕES PARA O FUTURO DAS FLORESTAS AMAZÔNICAS

A idade média das florestas secundárias amazônicas foi estimada em apenas 4,4 a 4,8 anos durante as últimas três décadas [Neeff et al., 2006]. Esse resultado implica que as florestas secundárias continuam a ser derrubadas com frequência para dar lugar um novo período de atividade agrícola. Somente em áreas onde o desmatamento ocorreu há muitas décadas, tal como no leste do Pará e Maranhão, ocorrem, de fato, florestas sucessionais avançadas, mas mesmo nessa região, essas florestas perfazem apenas cerca de 5 a 20% da área [Neeff et al., 2006; Vieira et al., 2003]. Os autores têm conhecimento de relatos não confirmados sobre florestas secundárias que são deixadas pela comunidade como reservas para caça e outros produtos não madeireiros ou para eventual uso emergencial como terras agrícolas, embora esse tipo de manejo seja raro. A paisagem amazônica ainda não contempla nada similar às florestas secundárias sucessionais da Europa e América do Norte, nem é provável que isso aconteça em futuro próximo.

Grande parte das florestas secundárias da Amazônia são campos que foram deixados em pousio por alguns anos entre ciclos de cultivo de agricultura de derruba e queima. Em áreas de fazenda, as chamadas “pastagens sujas” com florestas sucessionais pioneiras em crescimento são também comuns. A recorrência de fogo pode levar à degradação dos estoques de nutrientes, especialmente se a demanda por terras agrícolas resultar na diminuição do período de pousio. Os estudos de ciclagem de nutrientes demonstraram que as alternativas à agricultura de derruba e queima, tais como os sistemas de corte e

trituração, retêm nutrientes [Denich et al., 2005; Sommer et al., 2004] e reduzem as emissões líquidas de gases de efeito estufa [Davidson et al., 2008], resultando em um sistema de cultivo potencialmente mais sustentável, que continua a depender das florestas secundárias no período de pousio. Não é surpreendente que essa pesquisa tenha sido conduzida na zona Bragantina no leste do Pará, onde várias gerações de pequenos fazendeiros de agricultura de derruba e queima desenvolveram nove ou mais ciclos de cultura [Vieira et al., 2003]. Essa área está entre as primeiras onde se acreditava haver interesse sobre o empobrecimento de nutrientes e onde a busca de alternativas aos sistemas de cultivo por derruba e queima iria emergir.

A expansão da cultura da soja e outros sistemas em escala industrial na Amazônia são às vezes usados como justificativa para o uso produtivo de terras já degradadas. O termo “degradada” não está bem definido neste contexto, mas presume-se que signifique terra agrícola abandonada que agora esteja em algum estágio de sucessão de floresta secundária. As florestas secundárias em muitas dessas “áreas degradadas” talvez se tornassem florestas sucessionais avançadas de alta estatura, se fossem deixadas crescer. As considerações chave para a seleção de sítios para sistemas agrícolas em escala industrial têm pouco a ver com a degradação em termos de nutrientes ou composição de espécies, mas, ao contrário, baseiam-se nas propriedades físicas do solo que permitem boa drenagem e com características topográficas de terreno plano ou levemente acidentado. O legado dos nutrientes deixados por práticas agrícolas anteriores geralmente tem pouca importância para os produtores de soja, uma vez que dispõem do capital necessário para a utilização de fertilizantes e dióxido de cálcio à medida que necessitam.

Em regiões de áreas agrícolas abandonadas, o empobrecimento de nutrientes pode retardar a regeneração e o fechamento do dossel e, por consequência, favorecer a suscetibilidade das florestas jovens a um período mais longo de seca e ao fogo acidental, originário de terras agrícolas próximas [Cochrane et al., 1999; Nepstad et al., 1999]. As crescentes ocorrências de eventos de seca com mudanças previstas no clima regional [Li et al., 2006; Malhi et al., 2008] podem também

aumentar a probabilidade de fogo e retardar a sucessão florestal. Períodos recorrentes de atividades agrícolas também podem deixar uma herança de alteração da composição de espécies em florestas secundárias perturbadas, com maior incidência de lianas por períodos mais longos e menor número de palmeiras na regeneração de florestas secundárias após múltiplos ciclos de derrubada [Gehring *et al.*, 2005]. Entretanto, a atual taxa elevada de desmatamento de florestas secundárias provavelmente seja a razão mais importante para a ausência de sucessão de florestas secundárias avançadas, de grande estatura. Somente com a desaceleração da expansão agrícola é que as florestas secundárias avançadas e seus legados para o uso da terra podem se tornar importantes componentes da paisagem.

Nesse ínterim, as florestas secundárias continuam fazendo parte de uma paisagem em constante mudança, com as florestas secundárias compondo uma fração significativa das regiões agrícolas e poucas florestas secundárias persistindo em um lugar por mais de cinco anos. Os nutrientes no âmbito dessas florestas efêmeras continuarão a desempenhar um papel importante no sucesso ou fracasso do pequeno agricultor, tanto na agricultura de derruba e queima quanto em alternativas que venham a ser desenvolvidas para o manejo mais eficiente de nutrientes. Portanto, o avanço do nosso entendimento sobre as perdas e entradas dos principais macronutrientes e suas taxas poderá ajudar o desenvolvimento de metodologias viáveis de manejo que incluam as florestas secundárias.

Agradecimentos. Este trabalho teve apoio financeiro do Programa de Ecologia Terrestre da NASA, NNG-06GE88A, como parte do projeto LBA.

REFERÊNCIAS

- Amundson, R., A.T. Austin, E. A. G. Schuur, K. Yoo, V. Matzer, C. Kendall, A. Uebersax, D. Brenner, W. T. Baisden, Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, Art. No. 1031, 2003.
- Buschbacher, R., C. Uhl, and E. A. S. Serrão, Abandoned pastures in eastern Amazonia II. Nutrient stocks in the soil and vegetation, *Journal of Ecology*, 76, 682-699, 1988.
- Bustamante, M. M. C., L. A. Martinelli, D. A. Silva, P. B. Camargo, C. A. Klink, T. F. Domingues, and R. V. Santos (2004), ¹⁵N natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado), *Ecol. Appl.*, 14, suppl., 200-213.
- Bustamante, M. M. C., M. Keller, and D. A. da Silva (2009), Sources and sinks of trace gases in Amazonia and the cerrado, *Geophys. Monogr. Ser.*, doi: 10.1029/2008GM000733, this volume.
- Chadwick, O. A., L. A. Derry, P. M. Vitousek, B. J. Huebert, L. O. Hedin, Changing sources of nutrients during four million years of ecosystem development, *Nature*, 397, 491-497, 1999.
- Chazdon, R. L. (2008), Chance and determinism in tropical forest succession, In *Tropical Forest Community Ecology*, edited by W. Carson and S. Schnitzer, pp. 384-408, Blackwell, Hoboken, N. J.
- Cochrane, M. A., A. Alencar, M. D. Schulze, C. M. Souza, D. C. Nepstad, P. Lefebvre, E. A. Davidson, Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests, *Science* 284, 1832-1835, 1999.
- Crews, T. E., K. Kitayama, J. H. Fownes, R. H. Riley, D. A. Herbert, D. Muellerdombois D, P. M. Vitousek, Changes in Soil-Phosphorus Fractions and Ecosystem Dynamics Across a Long Chronosequence in Hawaii, *Ecology* 76, 1407-1424, 1995.
- da Silva, J. M. C., C. Uhl, and G. Murray (1996), Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures, *Conserv. Biol.*, 10, 491-503.
- Davidson, E. A., M. Keller, H. W. Erickson, L. V. Verchot, and E. Veldkamp (2000), Testing a conceptual model of soil emissions of nitrous and nitric oxides, *BioScience*, 50, 667-680.
- Davidson, E. A., C. J. R. Carvalho, I. C. G. Vieira, R. O. Figueiredo, P. Moutinho, F. Y. D. S. Ishida, J. B. Guerrero, K. Kalif, and R. T. Sabá, Nutrient limitation of biomass growth in a tropical secondary forest: early results of a nitrogen and phosphorus amendment experiment, *Ecological Applications*, 14, S150-S163, 2004a.
- Davidson, E.A., C. Neill, A.V. Krusch, V.V.R. Ballester, D. Markewitz, and R de O. Figueiredo, Loss of nutrients from terrestrial ecosystems to streams and the atmosphere following land use change in Amazonia. pp. 147-158 In: DeFries, R.,

- Asner, G., and Houghton R. (eds.), *Ecosystems and Land Use Change. Geophysical Monograph Series 153*, American Geophysical Union, Washington, D.C., 2004b.
- Davidson, E.A., et al. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*, *447*, 995-1007,
- Denich, M., P. L. G. Vlek, T. D. Sá, K. Vielhauer, and W. Lücke, W.. (2005), A concept for the development of fire-free fallow management in the eastern amazon, Brazil, *Agriculture Ecosystem and Environment*, *110*, 43-58.
- Dias-Filho, M., E.A. Davidson, and C.J.R. de Carvalho, Linking biogeochemical cycles to cattle pasture management and sustainability in the Amazon Basin, in *The Biogeochemistry of the Amazon*, edited by M.E. McClain, R.L. Victoria, and J.E. Richey, pp. 84-105, Oxford University Press. New York, 2001.
- Feldpausch, T. R., M. A. Rondon, E. C. M. Fernandes, S. J. Riha, E. Wandelli. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in Central Amazonia. *Ecological Applications* *14*, S164-S176, 2004.
- Feldpausch, T. R., C. de C. Prates-Clark, E. C. M. Fernandes, and S. J. Riha (2007), Secondary forest growth deviation from chrono-sequence predictions in central Amazonia, *Global Change Biol.*, *13*,967-979.
- Garcia-Montiel, D. C., C. Neill, J. M. Melillo, S. Thomas, P. A. Steudler, and C. C. Cerri, Soil phosphorus transformations following forest clearing for pasture in the Brazilian Amazon, *Soil Science Society of America Journal*, *64*, 1792-1804, 2000.
- Gehring, C. Biological nitrogen fixation in secondary regrowth and mature rainforest of central Amazonia, *Agriculture, Ecosystem and Environment* *111*, 237-252, 2005.
- Gehring, C., M. Denich, M. Kanashiro, and P. L. G. Vlek. Response of secondary vegetation in Eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints, *Biogeochemistry*, *45*, 223-241, 1999.
- Gorham, E., P. M. Vitousek, and W' A. Reiners (1979), The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession, *Annu Rev. Ecol. Syst.*, *10*, 53-84.
- Hedin, L.O., P. M. Vitousek, and P. A. Matson, Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology* *84*, 2231-2255, 2003.
- Hirsch, A.I., W. S. Little, R. A. Houghton, N. A. Scott, and J. D. White, The net carbon flux due to deforestation and forest re-growth in the Brazilian Amazon: analysis using a process-based model. *Global. Change Biololgy* *10*, 908-924, 2004.
- Holmes, K. W., P. C. Kyriakidis, O. A. Chadwick, J. O. V. Soares, and D. A. Roberts, Multi-scale variability in tropical soil nutrients following land-cover change, *Biogeochemistry*, *74*, 173-203, 2005.
- Hölscher, D., R.F. Möller, M. Denich, and H. Fölster, Nutrient input-output budget of shifting agriculture in Eastern Amazonia, *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *47*, 49-57, 1997a.
- Hölscher, D., T. D. Sá, T.D.d.A., Bastos, T.X., Denich, M. and Fölster, H., 1997b. Evaporation from young secondary vegetation in eastern Amazônia. *J. Hydrol.*, *193*, 293-305, 1997b.
- Johnson, C. M., I. C. G. Vieira, D. J. Zarin, J. Frizano, A. H. Johnson. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forests in eastern Amazônia. *Forest Ecology Management* *147*, 245-252, 2001.
- Kauffman, J. B., D. L. Cummings, D. E. Ward, and R. Babbitt, Fire in the Brazilian Amazon: biomass, nutrient pools, and losses in slashed primary forests, *Oecologia*, *104*, 397-409, 1995.
- Kauffman, J. B., D. L. Cummings, and D. E. Ward, Fire in the Brazilian Amazon 2. Biomass, nutrient pools, and losses in cattle pastures, *Oecologia*, *113*, 415-427, 1998.
- Keller, M., and W. A. Reiners (1994), Soil-atmosphere exchange of nitrous oxide, nitric oxide, and methane under secondary succession of pasture to forest in the Atlantic lowlands of Costa Rica, *Global Biogeochem. Cycles*, *8*, 399-409.
- Li, W., R. Fu, and R. E. Dickinson (2006), Rainfall and its seasonality over the amazon in the 21st century as assessed by the coupled models for the IPCC AR4, *J. Geophys. Res.* *111*, D02111, doi:10.1029/2005JD006355.
- Malhi, Y., J. T. Roberts, R. A. Betts, T. J. Killeen, W. Li, and C. A. Nobre (2008), Climate change, deforestation and the fate of the Amazon, *Science*, 802-805.
- Markewitz, E., E. a. Davidson, R. Figueiredo, R. L. Victoria and A. V. Krusche (2001), Control of

- cation concentrations in stream waters by surface soil processes in an Amazonian watershed, *Nature*, *310*,802-805.
- Markewitz, D., E. A. Davidson, P. Moutinho, and D. C. Nepstad, Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia, *Ecological Applications*, *14*, S177-S199, 2004.
- Martinelli, L. A., M. C. Piccolo, A. R. Townsend, P. M. Vitousek, E. Cuevas, W. McDowell, G. P. Robertson, O. C. Santos, and K. Treseder, Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests, *Biogeochemistry*, *46*, 45-65, 1999.
- McGrath, D. A., C. K. Smith, H. L. Gholz, and F. de A. Oliveira, Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazônia, *Ecosystems*, *4*, 625-645, 2001.
- McGroddy, M.E., T. Daufresne, and L. Hedin. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial red field-type ratios. *Ecology* *85*, 2390-2401, 2004.
- McKey, D. (1994), Legumes and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle, in *The Nitrogen Factor*, edited by J. L. Sprent and D. McKey, *Adv. Legume System.*, *5*, 211-228.
- Melillo, J. M., P. A. Steudler, B. J. Feigl, C. Neill, D. Garcia, M. C. Piccolo, C. C. Cerri, and H. Tian, Nitrous oxide emissions from forests and pastures of various ages in the Brazilian Amazon, *Journal of Geophysical Research*, *106*, 34,179-34,188, 2001.
- Moraes, J. L., B. Volkoff, C. C. Cerri, and M. Bernoux, Soil properties under Amazon forest and changes due to pasture installation in Rondônia, Brazil, *Geoderma*, *70*, 63-81, 1996.
- Moran, E.F., E.S. Brondizio, J.M. Tucker, M.C.da Silva-Forsberg, S. McCracken, and I. Falesi. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazônia. *Forest Ecology and Management* *139*, 93-108, 2000
- Neeff, T., R. M. Lucas, J. R. dos Santos, E. S. Brondizio, C. C. Freitas CC. Area and Age of Secondary Forests in Brazilian Amazônia 1978-2002: An Empirical Estimate. *Ecosystems* *9*, 609-623, 2006.
- Neill, C., L. A. Deegan, S. M. Thomas, and C. C. Cerri, Deforestation for pasture alters nitrogen and phosphorus in small Amazonian streams, *Ecological Applications*, *11*, 1817-1828, 2001.
- Neill, C., M. C. Piccolo, C. C. Cerri, P. A. Steudler, J. M. Melillo, and M. Brito, Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon Basin landscape, *Oecologia*, *110*, 243-252, 1997.
- Neill, C., M. C. Piccolo, P. A. Steudler, J. M. Melillo, B. J. Feigl, and C. C. Cerri, Nitrogen dynamics in soils of forests and active pastures in the western Brazilian Amazon Basin, *Soil Biology and Biochemistry*, *27*, 1167-1175, 1995.
- Nepstad, D. C., A. Verissimo, A. Alencar, C. Nobre, E. Lima, P. Lefebvre P, P. Schlesinger, C. Potter, P. Moutinho, E. Mendoza, M. Cochrane and V. Brooks Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire, *Nature*, *398*, 505-508, 1999.
- Nepstad, D.C, P. Moutinho, and D. Markewitz. The recovery of biomass, nutrient stocks, and deep-soil functions in secondary forests. In *Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World* (eds. McClain, M.E., Victoria, R.L., and Richey, J.E.) Oxford University Press. NY, 2001.
- Ometo, J. P. , et al. (2006), the stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon Basin, Brazil, *Biogeochemistry*, *79*, 251-274, doi: 10.1007/s10533-006-9008-8.
- Reich, P.B. and J. Okeksyn. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Publication of the National Academy of Science, *101*, 11001-11006, 2004.
- Roggy, J. C., M. E. Prevost, J. Garbaye, and A. M. Domenach (1999a), Nitrogen cycling in the tropical rain forest of French Guiana: Comparison of two sites with contrasting soil types using $\delta^{15}\text{N}$, *J. Trop. Ecol.*, *15*, 1-22.
- Roggy, J. C., M. E. Prevost, (1999b), Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rainforest in French Guiana: A taxonomic and ecological approach, *New Phytol.*, *144*, 283-294.
- Salimon, C. I. and I. F. Brown, Secondary forests in western Amazonia: Significant sinks for carbon released from deforestation?, *Interciencia*, *25*, 198-202, 2000.
- Schroth, G. L. F. da Silva, R. Seixas, W. G. Teixeira, J.L L. V. Macedo, and W. Zech (1999), subsoil accumulation of mineral nitrogen under polyculture and monoculture plantations, fallow and primary forests in a ferrallitic

- Amazonian upland soil, *Agric. Ecosyst. Environ.*, **75**, 109-120.
- Sombroek, W., Amazon landforms, and soils in relation to biological diversity, *Acta Amazonica*, **30**, 81-100, 2000.
- Sommer, R., Vlek, P. L. G., Sá, T. D. A., Vielhauer, K., Coelho, R. F. R., & Fölster, H. Nutrient balance of shifting cultivation by burning or mulching in the Eastern Amazon – evidence for subsoil nutrient accumulation. *Nutrient Cycling and Agroecosystem* **68**, 257-271, 2004
- Steininger, M. K, Secondary Forest Structure and Biomass Following Short and Extended Land-Use in Central and Southern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 689-708, 2000.
- ter Steege, H. et al. (2006), Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia, *Nature*, **443**, 444-447.
- Townsend, A. R., G. P. Asner, C. C. Cleveland, M. E. Lefer, and M. C. Bustamante, Unexpected changes in soil phosphorus dynamics along pasture chronosequences in the humid tropics, *Journal of Geophysical Research*, **107**, 10.1029/2001JD000650, 2002.
- Uehara, G. and G. Gillman, *The Mineralogy, Chemistry, and Physics of Tropical Soils with Variable Charge Clays*, Westview Press, Boulder, Colorado, 1981.
- Uhl, C. and C. F. Jordan, Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia, *Ecology*, **65**, 1476-1490, 1984.
- Uhl, C, Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia, *Journal of Ecology* **75**, 377-407, 1987
- Verchot, L. V., E. A. Davidson, J. H. Cattânio, I. L. Ackerman, H. E. Erickson, and M. Keller, Land use change and biogeochemical controls of nitrogen oxide emissions from soils in eastern Amazonia, *Global Biogeochemical Cycles*, **13**, 31-46, 1999.
- Vieira, I.C.G., R. de P. Salomão, N. Rosa, D. C. Nepstad and J. Roma, O renascimento da floresta no rastro da agricultura. *Ciência Hoje* **20**, 38-45, 1996.
- Vieira, I. C. G., A. S. Almeida, E. A. Davidson, T. A. Stone, C. J. R. de Carvalho, and J. B. Guerrero, *Remote Sensing of the Environment* **87**, 470-481, 2003.
- Vitousek, P. M. and C. B. Field, Ecosystem constraints to symbiotic nitrogen fixers: a simple model and its implications, *Biogeochemistry*, **46**, 179-202, 1999.
- Vitousek, P. M. and W. A. Reiners, Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis, *BioScience*, **25**, 376-381, 1975.
- Vitousek, P. M., Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests, *Ecology*, **65**, 285-298, 1984.
- Vitousek, P.M., K. Cassman, C. Cleveland, T. Crews, C. B. Field, N. B. Grimm, R. W. Howarth, R. Marino, L. A. Martinelli, E. B. Rastetter, J. I. Sprent, Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* **57**, 1-45, 2002.
- Walker, T. W., and J. K. Syers (1976), The fate of phosphorus during pedogenesis, *Geoderma*, **15**, 1-19.
- Williams, M. R., and J. M. Melack (1997), Solute export from forested and partially deforested catchments in the central Amazon, *Biogeochemistry*, **38**, 67 -102.
- Williams, M. R., T. R. Fisher, and J. M. Melack (1997), Solute dynamics in soil water and groundwater in a central Amazon catchment undergoing deforestation, *Biogeochemistry*, **38**, 303-335.
- Yoneyama, T., T. Moraoka, T. Murakami, and N. Boonkerd (1993), Natural abundance of ¹⁵N in tropical plants with emphasis on tree legumes, *Plant Soil*, **153**, 295-304.
- Zain, D. J., M. J. Ducey, J. M. Tucker, and W. A. Salas (2001), Potential biomass accumulation in Amazonian regrowth forests, *Ecosystems*, **4**, 658-668
- Zarin, D.A., et al. Legacy of slow carbon accumulation in Amazonian forest regrowth, *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 365-369, 2005.

E. A. Davidson, Woods Hole Research Center,
149 Woods Hole Road, Falmouth, MA 02540-
1644, USA. (edavidson@whrc.org).

L. A. Martinelli, CENA, Universidade de São
Paulo, av. Centenário, 303, Piracicaba, SP 1316-
000, Brasil.

Tradução: Ivani Pereira

*Copyright © 2010 American Geophysical Union,
Washington, D.C., USA. All rights reserved.*

*These materials are protected by the United States
Copyright Law, International Copyright Laws and
International Treaty Provisions.*

*Estes materiais são protegidos pela Lei de Direitos
Autorais dos Estados Unidos, Leis Internacionais de
Direitos Autorais e Disposições de Tratados
Internacionais.*

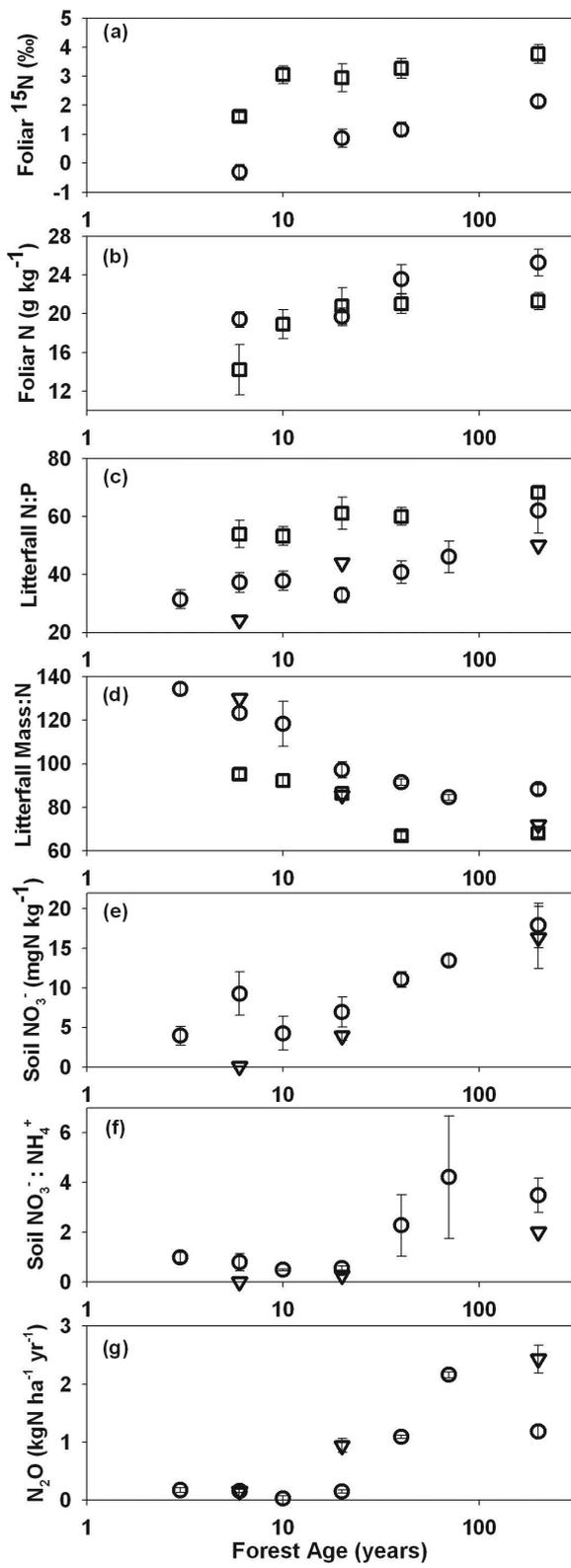


Figure 1

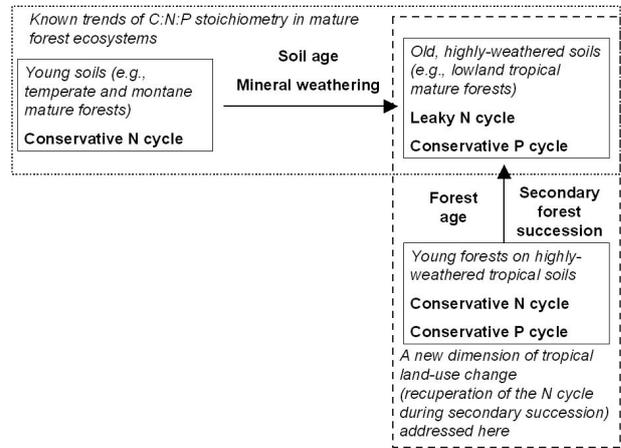


Figure 2