



INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS

Programa de Pós-Graduação em Biologia

Tropical e Recursos Naturais



**FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA CENTRAL: NUTRIENTES
FOLIARES DE TRÊS ESPÉCIES PIONEIRAS E DO SOLO SOB SUA
INFLUÊNCIA**

ANA CARLA SERRA GOMES

Manaus, Amazonas

Abril, 2008

ANA CARLA SERRA GOMES

**FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA CENTRAL: NUTRIENTES FOLIARES
DE TRÊS ESPÉCIES PIONEIRAS E DO SOLO SOB SUA INFLUÊNCIA**

Orientador: Flávio J. Luizão

Dissertação apresentada ao PIPG-BTRN, como parte dos
requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas

Abril, 2008

FICHA CATALOGRÁFICA

G633 Gomes, Ana Carla Serra
 Florestas secundárias na Amazônia Central: nutrientes foliares de três
 espécies pioneiras e do solo sob sua influência /Ana Carla Serra Gomes .---
 Manaus : [s.n.], 2008.
 36 f. : il.

 Dissertação (mestrado) --- INPA/UFAM, Manaus, 2008
 Orientador : Flávio Jesus Luizão
 Área de concentração : Ecologia

 1. Floresta secundária – Amazônia. 2. Recuperação de áreas degradadas.
 3. Dinâmica de nutrientes. 4. *Vismia cayennensis*. 5. *Cecropia sciadophylla*.
 6. *Bellucia imperialis*. I. Título.

CDD 19. ed. 574.52642

Sinopse: Estudou-se a concentração de nutrientes de três espécies pioneiras e do solo sob sua influência direta, em diferentes sítios de florestas secundárias submetidas a diferentes usos da terra, situados ao norte de Manaus, Amazonas. Foram investigados os efeitos do histórico de uso prévio da terra, tempo desde abandono e número prévio de queimas sobre a concentração de nutrientes foliares e no solo, e foram comparadas a eficiência de reabsorção de nutrientes e a qualidade nutricional das folhas de três espécies arbóreas pioneiras.

Palavras-chave: dinâmica de nutrientes, *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla*, *Bellucia imperialis*, recuperação de áreas degradadas.

Key-words: nutrient dynamics, *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla*, *Bellucia imperialis*, restoration of degraded lands.

AGRADECIMENTOS

- A meus pais, Carlindo e Carmem, e irmãos Tereza Cristina, Carlindo Filho e Clarissa, que mesmo à distância sempre estiveram presentes.
- Ao meu orientador Dr. Flávio Luizão, que deu suporte e apoio à realização deste trabalho.
- Aos Drs. Eric Davidson, José Francisco C. Gonçalves, Rita Mesquita e João Ferraz, pelas sugestões e cuidado na avaliação do projeto de pesquisa.
- Ao Tony Vizcarra, a quem não poderia deixar de expressar meus sinceros agradecimentos pela atenção e ajuda, principalmente na fase de elaboração do projeto.
- À Flávia Costa e ao Dadão, pelas sugestões dadas na elaboração do projeto.
- À Fabiane Oliveira, que desde o início me estimulou a estudar as capoeiras.
- Aos revisores da dissertação, Eric Davidson, Ted Feldpausch, Christoph Gehring e José Francisco, que enriqueceram muitíssimo o trabalho com suas sugestões.
- Aos queridos amigos Michelle, Paulo Vítor, Fernanda Fernandes, Rejane, Fernandinho, Richardson, Fernandinha e Marina, pela amizade que persiste ao tempo e à distância.
- À turma de mestrado (Nando, Cami, Fabi, Manu, Murilo, Brasa, Pedro, Catu, Mindú, Karina, Carlos, Gabi, Luís, Letícia, Mari, Thiago e Thiago Orsi) pela amizade e alegria compartilhadas ao longo dessa jornada.
- Ao Pedro Lobão e Carlos “Carioca”, a Manu e a Fabi “Vó”, amigos sempre presentes e dispostos a compartilhar alegrias e tristezas.
- Ao Murilo, que acompanhou boa parte desse processo chamado mestrado, ajudando a torná-lo mais leve e descomplicado.
- Ao Gonçalo Ferraz, pelas frutíferas conversas, amizade, apoio e incentivo.
- Ao pessoal do LTSP, Tânia Pimentel, Edvaldo, Raimundo, Nonato, Jonas e Orlando, por toda a ajuda durante minha permanência no laboratório.
- Ao Rubens, por tomar conta de boa parte dos assuntos burocráticos.

- Ao Natan e ao Osmar, pelo apoio durante os trabalhos de campo.
- Ao pessoal do projeto LBA responsável pela logística, pela quase impossível tarefa de disponibilizar carros para excursões a todos, e ao mesmo tempo.
- Aos professores Manuel Alfredo e Emygdia Rosa, pela atenção, apoio e orientação durante parte de minha vida acadêmica, pela confiança que sempre depositaram em mim e pelo incentivo constante.
- A todos os professores do DCEC, que contribuíram para a minha formação.
- Aos funcionários do PPG/BTRN, em especial aos da secretaria do Curso de Ecologia, responsáveis pela organização e funcionamento da instituição que nos dá suporte.
- A Capes, pela concessão da bolsa.

RESUMO

Na Amazônia, práticas de uso da terra comuns incluem a agricultura de subsistência e a criação de gado. Florestas secundárias formadas após o abandono dessas áreas regeneram a velocidades diferentes, devido, em parte, a mudanças na dinâmica de nutrientes, pois mudanças no uso da terra afetam os ciclos biogeoquímicos. Com objetivo de entender a dinâmica de nutrientes em florestas em regeneração e a importância de espécies pioneiras nesse processo, mediu-se a concentração de macronutrientes foliares de *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla* e *Bellucia imperialis*, e do solo sob sua área de influência, em florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração. O efeito do histórico de uso prévio (pastagem), idade desde o abandono e número prévio de queimas sobre a concentração de nutrientes foliares e no solo sob influência das três espécies foi relativamente fraco, explicando cerca de 10 a 38% da variação na concentração de nutrientes. Apesar da fraca relação, os padrões observados sugerem que: a) as práticas de manejo interferem nos processos envolvidos na ciclagem e disponibilidade de N, b) em *V. cayennensis* as práticas de manejo interferem na reabsorção de N e P antes da abscisão e senescência das folhas e c) o Ca pode estar se tornando limitante nessas florestas à medida que a concentração no solo diminui com a idade dos sítios. Entre as três espécies, *C. sciadophylla* apresentou maior eficiência de reabsorção dos nutrientes P, K e Mg e menor razão C:N foliares, que podem determinar maior potencial de *C. sciadophylla* para recuperar áreas degradadas.

ABSTRACT

Subsistence agriculture and cattle ranching are common land use practices in the Amazon. Since changes in land use affect biogeochemical cycles, the secondary forests that grow after abandonment of such practices develop at varying speeds, due, in part, to changes in nutrient dynamics. In order to understand nutrient dynamics in regenerating forests, as well as the importance of pioneer species in this process, we measured the concentration of macronutrients in the leaves of *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla*, and *Bellucia imperialis*. We also measured macronutrients in the soil of regenerating forests around those trees. Measurements were taken in secondary forests at different stages of regeneration. We found that prior land use, time since abandonment, and number of fire events had a relatively weak relationship with the concentrations of leaf and soil macronutrients, explaining between 10 and 38% of the variation in macronutrient concentration. Despite the weak overall relationship, the observed patterns suggest that: a) management practices affect the processes involved in N cycling and availability of N, b) in *V. cayennensis* the management practices are altering the resorption of nutrients prior to leaf abscission and senescence and c) it is likely that Ca is becoming limiting in secondary forests as its concentration decreases with the age of the stand. *C. sciadophylla* had the highest P, K and Mg resorption efficiency as well as the highest leaf nutritional value, measured by C:N ratio. Among the three pioneer species, therefore, *C. sciadophylla* has the highest potential for natural regeneration of abandoned lands.

SUMÁRIO

FLORESTAS SECUNDÁRIAS NA AMAZÔNIA CENTRAL: NUTRIENTES FOLIARES DE TRÊS ESPÉCIES PIONEIRAS E DO SOLO SOB SUA INFLUÊNCIA

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	4
2.1. Área de estudo.....	4
2.2. Coleta de dados.....	6
2.3. Análise de carbono orgânico e nutrientes nas folhas.....	9
2.4. Análise de nutrientes do solo.....	9
2.5. Análise de dados.....	10
3. RESULTADOS.....	11
3.1. Nutrientes e razão C:N foliares.....	11
3.2. Nutrientes e razão C:N do solo sob influência das espécies.....	14
3.3. Relações entre nutrientes foliares e nutrientes no solo.....	15
3.4. Eficiência de reabsorção de nutrientes e razão C:N.....	16
4. DISCUSSÃO.....	17
4.1. Efeitos gerais.....	17
4.2. Nutrientes no solo.....	20
4.3. Relação entre foliares e nutrientes no solo.....	22
4.4. Eficiência de reabsorção de nutrientes e razão C:N.....	23
5. CONCLUSÕES.....	26
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28
APÊNDICE A: Médias, seguidas de desvios padrões das concentrações de nutrientes e razão C:N de três espécies arbóreas pioneiras e do solo sob sua influência.....	36

**Florestas Secundárias na Amazônia Central: Nutrientes
Folhais de Três Espécies Pioneiras e do Solo sob sua Influência**

ANA CARLA SERRA GOMES¹

FLAVIO J. LUIZÃO¹

Formatação:

Produzido em português para adequar-se ao exigido no Art. 60º do Regimento Interno do PPG-BTRN. Após tradução ao inglês, esse manuscrito será submetido à publicação no periódico “Revista Brasileira de Botânica”, ISSN 0100-8404 – CAPES Qualis A. Os itens a seguir, de Abstract até Discussão e Referências Bibliográficas seguem as normas de formatação do referido periódico. Demais itens, conforme normas do INPA.

ABSTRACT

¹ Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Departamento de Ecologia,
Coordenação de Pesquisas em Ecologia.
Av. Efigênio Sales, 2239, Aleixo
69011970 Manaus, AM - Brasil - Caixa Postal: 478
Autor correspondente: Ana Carla Serra Gomes. E-mail: carla_sg@hotmail.com
Florestas Secundárias na Amazônia Central

Central Amazon secondary forests: nutrients in the leaves of three pioneer species and in the surrounding soil

Subsistence agriculture and cattle ranching are common land use practices in the Amazon. Since changes in land use affect biogeochemical cycles, the secondary forests that grow after abandonment of such practices develop at varying speeds, due, in part, to changes in nutrient dynamics. In order to understand nutrient dynamics in regenerating forests, as well as the importance of pioneer species in this process, we measured the concentration of macronutrients in the leaves of *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla*, and *Bellucia imperialis*. We also measured macronutrients in the soil of regenerating forests around those trees. Measurements were taken in secondary forests at different stages of regeneration. We found that prior land use, time since abandonment, and number of fire events had a relatively weak relationship with the concentrations of leaf and soil macronutrients, explaining between 10 and 38% of the variation in macronutrient concentration. Despite the weak overall relationship, the observed patterns suggest that: a) management practices affect the processes involved in N cycling and availability of N, b) in *V. cayennensis* the management practices are altering the resorption of nutrients prior to leaf abscission and senescence and c) it is likely that Ca is becoming limiting in secondary forests as its concentration decreases with the age of the stand. *C. sciadophylla* had the highest P, K and Mg resorption efficiency as well as the highest leaf nutritional value, measured by C:N ratio. Among the three pioneer species, therefore, *C. sciadophylla* has the highest potential for natural regeneration of abandoned lands.

RESUMO

Florestas secundárias na Amazônia central: nutrientes foliares de três espécies pioneiras e do solo sob sua influência

Na Amazônia, práticas de uso da terra comuns incluem a agricultura de subsistência e a criação de gado. Florestas secundárias formadas após o abandono dessas áreas regeneram a velocidades diferentes, devido, em parte, a mudanças na dinâmica de nutrientes, pois mudanças no uso da terra afetam os ciclos biogeoquímicos. Com objetivo de entender a dinâmica de nutrientes em florestas em regeneração e a importância de espécies pioneiras nesse processo, mediu-se a concentração de macronutrientes foliares de *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla* e *Bellucia imperialis*, e do solo sob sua área de influência, em florestas secundárias em diferentes estágios de regeneração. O efeito do histórico de uso prévio (pastagem), idade desde o abandono e número prévio de queimas sobre a concentração de nutrientes foliares e no solo sob influência das três espécies foi relativamente fraco, explicando cerca de 10 a 38% da variação na concentração de nutrientes. Apesar da fraca relação, os padrões observados sugerem que: a) as práticas de manejo interferem nos processos envolvidos na ciclagem e disponibilidade de N, b) em *V. cayennensis* as práticas de manejo interferem na reabsorção de N e P antes da abscisão e senescência das folhas e c) o Ca pode estar se tornando limitante nessas florestas à medida que a concentração no solo diminui com a idade dos sítios. Entre as três espécies, *C. sciadophylla* apresentou maior eficiência de reabsorção dos nutrientes P, K e Mg e menor razão C:N foliares, que podem determinar maior potencial de *C. sciadophylla* para recuperar áreas degradadas.

Key-words: nutrient dynamics, *Vismia cayennensis*, *Cecropia sciadophylla*, *Bellucia imperialis*, restoration of degraded lands.

1. INTRODUÇÃO

Os padrões de uso da terra na região Amazônica têm causado intensa fragmentação da floresta (Skole & Tucker 1993, Laurance *et al.* 2001) e quase sempre compreendem atividades de corte seletivo de madeira pobremente manejadas (Keller *et al.* 2004), seguidas pela formação de pastagens e cultivos agrícolas de curta duração (Fearnside & Guimarães 1996, Serrão *et al.* 1996).

Devido à baixa sustentabilidade das pastagens e cultivos agrícolas e rápida exaustão dos recursos, as áreas desmatadas são abandonadas, propiciando a formação de grandes áreas que apresentam vegetações em diferentes estágios de regeneração - as florestas secundárias ou capoeiras (Brown & Lugo 1990, Finegan 1996). A composição florística dessas capoeiras depende do histórico de uso da terra (Lucas *et al.* 1998), que determinam o padrão da regeneração natural após o abandono das áreas desmatadas. Por exemplo, espécies do gênero *Vismia* dominam a sucessão em pastos periodicamente queimados, por causa da sua capacidade de rebrotamento, enquanto que áreas desmatadas e não queimadas ou convertidas em pasto são colonizadas principalmente por espécies do gênero *Cecropia* (Mesquita *et al.* 2001).

Apesar da fragilidade dos ecossistemas amazônicos (Walker & Franken 1983), eles têm grande potencial de recuperação após uso e abandono de áreas cultivadas (Uhl & Jordan 1984, Uhl *et al.* 1988, Makana & Thomas 2006). As florestas secundárias então formadas, mesmo substancialmente diferentes das florestas originais em termos de composição de espécies (Aide *et al.* 2000, Bellemare *et al.* 2002, Makana & Thomas 2006), desempenham importantes funções ecológicas, restaurando alguns dos mais importantes benefícios ambientais, e até econômicos, do ecossistema florestal. Estes incluem a proteção do solo, a ciclagem eficiente de nutrientes e interações mutualísticas e sinérgicas entre os organismos (Brown & Lugo 1990), além da absorção de CO₂ da atmosfera pelo acúmulo de biomassa por meio da fotossíntese (Fearnside & Guimarães 1996, Salomão *et al.* 1998, Jepsen 2006, Silva *et al.* 2006). Além disso, as espécies de árvores destas florestas possuem muitas características ecológicas que as tornam úteis ao uso humano

(Brown & Lugo 1990, Toledo & Salick 2006). Por exemplo, elas restauram a produtividade do local, reduzem populações de pestes e servem de modelo para o planejamento de agroecossistemas (Ewel 1986).

As áreas derivadas de pasto podem recuperar alguns atributos estruturais, como área basal e densidade de troncos, característicos de florestas primárias em um tempo relativamente curto [(ca. 14 anos), Feldpausch *et al.* 2005]. Entretanto, de maneira geral, áreas derivadas de pasto regeneram muito mais lentamente do que áreas que foram usadas para cultivo agrícola (Fearnside & Guimarães 1996). As causas dessas diferenças na velocidade de recuperação podem, em parte, ser atribuídas a mudanças na dinâmica de nutrientes, pois mudanças no uso da terra têm efeitos significativos nos ciclos biogeoquímicos (Nilsson *et al.* 1995, Goodale & Aber 2001; Keller *et al.* 2004). Por exemplo, à medida que a vegetação nativa é substituída por plantações e espécies exóticas, mecanismos de conservação de nutrientes são perdidos, resultando em rápida depleção dos nutrientes e declínio da produtividade (Jordan & Herrera 1981, Luizão *et al.* 1999).

O crescimento de florestas secundárias formadas durante o processo de sucessão dessas terras abandonadas é, então, variável e dependente do tipo de uso anterior do solo (Mesquita *et al.* 2001), que inclui o número prévio de queimadas utilizadas (Zarin *et al.* 2005). Depende também da limitação de nutrientes no solo e da presença de um banco de sementes viável (Buschbacher *et al.* 1988). Em virtude dessa variabilidade, a magnitude e a taxa de acumulação de carbono e de nutrientes nestas florestas em regeneração são ainda relativamente desconhecidas (Feldpausch *et al.* 2004).

Experimentos com adição de nutrientes ao solo (Davidson *et al.* 2004, Feldpausch *et al.* 2004, Markewitz *et al.* 2004) mostraram que a escassez de nutrientes-chaves pode limitar o ritmo da sucessão secundária. Em florestas secundárias no Pará, leste da Amazônia, o incremento em biomassa da floresta foi limitado por nitrogênio (Davidson *et al.* 2004, Markewitz *et al.* 2004), enquanto que em capoeiras situadas ao norte de Manaus, Amazônia Central, o crescimento parece ser limitado pelo fósforo, ou possivelmente o cálcio (Feldpausch *et al.* 2004).

Algumas evidências indicam que, tanto a floresta madura, nativa da Amazônia, como a vegetação secundária, ciclam significativa quantidade de elementos, produzindo forte modificação de nutrientes retidos no solo (Lucas *et al.* 1993). Esse processo é facilitado pela atividade microbiológica, especialmente por meio de fungos micorrízicos, uma vez que há evidências de altas taxas de colonização das raízes das plantas pioneiras por esses fungos (Freitas 2005), que seriam, então, muito importantes no processo de recuperação de áreas degradadas.

Dessa forma, estimativas da concentração de nutrientes no solo e nas plantas são importantes para a compreensão da dinâmica das florestas em regeneração, que é de vital importância para que estas sejam utilizadas de maneira sustentável e eficiente para a produção econômica ou para fins de restauração dos estoques terrestres de carbono e de nutrientes minerais. Os estudos até agora conduzidos em florestas secundárias contêm escassas informações sobre as concentrações de nutrientes das espécies que as compõem e os efeitos de diferentes usos da terra sobre os nutrientes nos solos e nas folhas. Por esse motivo, no presente estudo são analisadas as concentrações de carbono e macronutrientes no tecido foliar (folhas maduras e liteira) de três espécies dominantes de florestas secundárias: *Vismia cayennensis* (Jacq.) Pers. (Clusiaceae), *Cecropia sciadophylla* Mart. (Cecropiaceae) e *Bellucia imperialis* Saldanha & Cogn. (Melastomataceae), e no solo superficial sob a área de influência destas espécies. São analisados os nutrientes mais prováveis de limitar a produção primária e outras funções do ecossistema (Vitousek & Sanford 1986).

Especificamente, este estudo se propõe a responder as seguintes questões: 1) O histórico de uso da terra, o tempo de abandono e o número de queimas afetam as concentrações de nutrientes foliares de *V. cayennensis*, *C. sciadophylla* e *B. imperialis*? 2) O histórico de uso da terra, o tempo de abandono e o número de queimas afetam a concentração de nutrientes no solo superficial sob influência da copa dos indivíduos de cada espécie? 3) Qual a relação entre a concentração de nutrientes foliares de cada espécie e a concentração de nutrientes no solo superficial? 4) A eficiência de reabsorção de nutrientes e razão C:N foliares difere entre as espécies?

As respostas a essas questões darão subsídios para o melhor entendimento da dinâmica dessas florestas secundárias, ajudando a compreender alguns dos processos envolvidos na ciclagem de nutrientes em florestas de sucessão secundária, pois a quantificação dos nutrientes em espécies que colonizam essas áreas pode constituir-se numa ferramenta para avaliação das respostas do funcionamento do ecossistema às mudanças de uso da terra.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido em 14 áreas de capoeiras distribuídas em três fazendas: Dimona, Porto Alegre e Esteio; e uma área da antiga Fazenda Diva (Figura 1), as quais estão localizadas na área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, AM (02°34'S, 60°07'W), ao longo da Rodovia BR-174, entre Manaus e Boa Vista.

O PDBFF consiste em reservas isoladas e não-isoladas de formato quadrangular de 1, 10, 100 e 1000 ha, distribuídas em sete diferentes sítios ao longo de cerca de 50 km no sentido leste-oeste (Figura 1). Nos sítios Dimona e Colosso (este último localizado na Fazenda Esteio) os fragmentos florestais foram isolados por meio da derrubada total da vegetação nativa, seguido da utilização de fogo para eliminação da vegetação morta. Nestes dois sítios, foram implantadas pastagens que foram utilizadas intensamente durante os primeiros quatro a cinco anos e, então, foram gradativamente abandonadas pelos proprietários, devido à baixa produtividade. Durante o período de uso das pastagens, queimadas anuais eram realizadas para controle de ervas daninhas. Por outro lado, no sítio Porto Alegre, a floresta derrubada ao redor dos fragmentos florestais não foi queimada, devido a um período atípico de chuva no ano de 1983, que impediu esse procedimento.

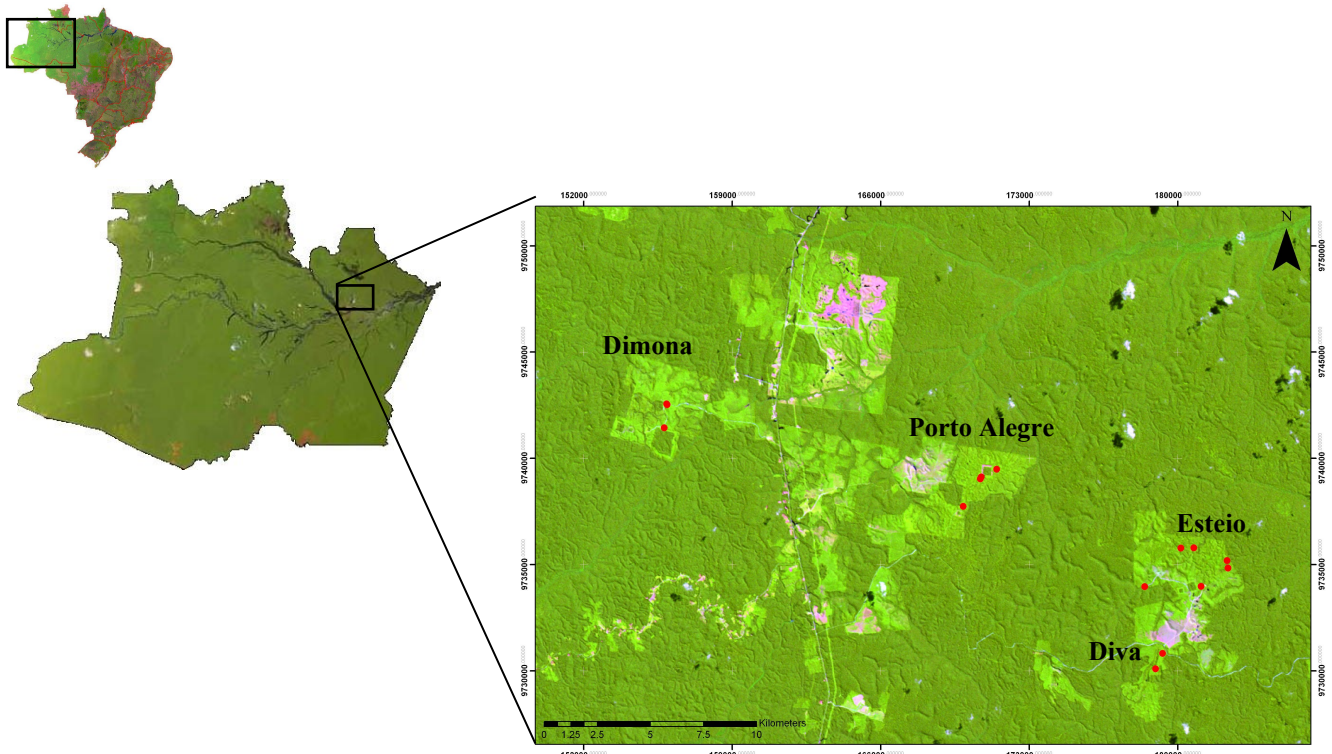


Figura 1 – Imagem Landsat (2006) da área experimental do PDBFF ao norte de Manaus, AM e a localização das capoeiras (pontos vermelhos). Áreas em verde claro são capoeiras dominadas pelos gêneros *Cecropia*, *Vismia* e *Bellucia* e áreas em rosa são pastagens ativas. Mapas do Brasil e Estado do Amazonas foram obtidos em Miranda & Coutinho (2004).

Na década de 70, os incentivos fiscais para a ocupação de terras e a crescente população de Manaus estimularam a formação de pastagens. A extinção dos incentivos fiscais ocorreu na década de 80, o que ocasionou o abandono de muitas áreas desmatadas, que hoje se encontram em diversos estados de regeneração (Fearnside 1988).

Na área de estudo, o ambiente de pastagem é o mais pobre, principalmente no que se refere à composição florística, por ser oriundo do desmatamento completo e pela introdução de gramíneas (ex. *Brachiaria* sp.) para alimentação do gado (Nee 1995).

O clima da região é tropical úmido com alta pluviosidade (RADAMBRASIL 1978). A temperatura média anual é de 26 °C, com mínima diária de 19 °C e máxima de 39 °C. A

pluviosidade anual varia de 1900 a 2300 mm, com uma pronunciada estação seca de junho a outubro (dados pluviométricos coletados ao longo de 25 anos no PDBFF).

O solo dominante na área do PDBFF é o Latossolo Amarelo distrófico, pobre em macronutrientes como P, K e Ca e altamente lixiviado, formado por argilas com baixa capacidade de troca catiônica, e exibindo moderada a alta acidez (Chauvel *et al.* 1987). Em áreas mais elevadas (platôs), o solo apresenta alto teor de argila, enquanto os baixios úmidos se caracterizam por altos teores de areia (Laurance *et al.* 1999, Luizão *et al.* 2004). A topografia é ondulada, variando de 50 a 150 m de altitude.

A vegetação original dominante é a Floresta Tropical de Terra-Firme (Velooso *et al.* 1991), com o dossel alcançando 30-37 m de altura, e árvores emergentes alcançando 45-50 m (Mesquita *et al.* 2001).

2.2. Coleta de dados

Para responder às questões levantadas neste estudo, foram considerados três variáveis independentes influenciando a concentração de nutrientes nas folhas e no solo: 1) histórico de uso da terra (pasto, plantação abandonada, floresta cortada e abandonada, floresta cortada e queimada); 2) número de queimas a partir de 1985, antes do abandono para a formação de capoeiras; e, 3) idade (tempo desde o abandono da área onde as árvores foram amostradas). As informações sobre o histórico de uso, número de queimas e idade das capoeiras foram obtidas em Moreira (2003) e estão sumarizadas na Tabela 1.

Tabela 1. Características das capoeiras selecionadas para o estudo (Fonte: Moreira 2003).

Capoeira	Localização (Fazenda)	Histórico de uso	Idade	Nº de queimas
1	Esteio	Pasto abandonado	19	3
2	Esteio	Pasto abandonado	19	2
3	Esteio	Pasto abandonado	17	4
4	Dimona	Pasto abandonado	13	7
5	Dimona	Pasto abandonado	17	4
6	Dimona	Pasto abandonado	15	5
7	Esteio	Floresta cortada e abandonada	24	0
8	Porto Alegre	Floresta cortada e abandonada	24	0
9	Esteio	Floresta cortada e abandonada	24	0
10	Porto Alegre	Floresta cortada e queimada	12	2
11	Porto Alegre	Floresta cortada e queimada	15	1
12	Porto Alegre	Floresta cortada e queimada	12	2
13	Diva	Plantação abandonada - seringal	17	2
14	Diva	Plantação abandonada - seringal	16	4

As espécies estudadas neste trabalho, classificadas botanicamente como espécies pioneiras, foram escolhidas por serem as mais abundantes, segundo levantamento das espécies pioneiras realizado pelo subprojeto “Pioneiras” do PDBFF, nas áreas de capoeiras (R.C.G. Mesquita *et al.*, dados não publicados). As três espécies estão presentes em todas as capoeiras nas quais foi conduzido este estudo, independente da idade e do histórico de uso prévio da área onde elas se encontram.

As amostras de folha e solo foram coletadas durante os meses de abril a junho de 2007 (estação chuvosa).

Folhas

A concentração de nutrientes nas folhas das três espécies foi determinada a partir de 41 indivíduos adultos (com diâmetro – DAP, diâmetro à altura do peito – semelhante e superior a 10 cm) de *V. cayennensis*, 40 de *C. sciadophylla*, e 41 de *B. imperialis*, nas 14 áreas de capoeiras com diferentes históricos de uso da terra e diferentes idades. Estas áreas não exibem grandes diferenças

no tipo de solo, apesar das fazendas possuírem algumas vertentes e baixios com solos mais arenosos. Tais áreas foram evitadas para a amostragem das plantas.

Três indivíduos de cada espécie por capoeira foram amostrados, exceto nas capoeiras 7 e 9 (Tabela 1), devido à dificuldade de encontrar as espécies nestas áreas. Na capoeira 7 foram amostrados dois indivíduos de cada espécie e, na capoeira 9, dois indivíduos de *C. sciadophylla*.

A partir das trilhas ou estradas situadas na borda das capoeiras, foram marcados três pontos de acesso, paralelos à borda, guardando-se uma distância mínima de 100 m. A partir desses pontos de acesso, caminhou-se perpendicularmente cerca de 100 m em direção ao interior da capoeira, procurando-se as plantas de cada uma das três espécies na área em volta, até cerca de 2m para a direita ou esquerda. Ao encontrar as espécies, as plantas mais baixas e com diâmetro à altura do peito (dap) semelhantes foram selecionadas e marcadas. As plantas mais baixas foram selecionadas por serem mais fáceis de escalar. Como não foi possível identificar a idade de cada planta, assumimos que plantas com daps semelhantes têm também idades semelhantes.

Assumimos a distância mínima de 100 m entre indivíduos como suficiente para evitar que as plantas fossem clones uma da outra, o que é importante no caso de *V. cayennensis*, pois o gênero *Vismia* é conhecido por ter crescimento clonal (Williamson *et al.* 1998). Assim, neste estudo, cada planta é considerada uma unidade amostral. Para cada indivíduo selecionado, foram coletadas, aleatoriamente, folhas maduras e expostas ao sol, com auxílio de podão, ou escalando as árvores. Sob as mesmas plantas foram instaladas telas de 1 m² e, após cerca de 15 dias, coletou-se a liteira caída sobre a tela. Desta, somente as folhas que correspondiam à espécie em questão foram selecionadas para análise posterior. Essas folhas serão, daqui por diante, chamadas “liteira”.

As concentrações de nutrientes na liteira revelam quão fortemente os nutrientes estão sendo conservados pelas plantas devido à combinação de (i) concentrações iniciais nas folhas verdes e (ii) reabsorção de nutrientes antes da abscisão das folhas (Davidson, comunicação pessoal).

Solo

As concentrações de nutrientes no solo e sua relação com as concentrações nas folhas das árvores, foram obtidas a partir de amostras compostas de 0-10 cm de profundidade, próximas a cada planta, na área sob influência de sua copa. A superfície do solo é a região onde mudanças de curto prazo se manifestam mais claramente.

2.3. Análise de carbono orgânico e de nutrientes nas folhas

As amostras de folhas foram secadas em estufa a 65-70 °C, moídas, homogeneizadas, e analisadas para C, N, P, K, Ca e Mg.

A determinação de carbono e nitrogênio totais foi realizada usando-se um auto-analisador CHN de fase gasosa, da marca Elementar Vario-EL. As concentrações de carbono e nitrogênio totais foram utilizadas para o cálculo das razões C:N.

Os nutrientes P, K, Ca e Mg foram extraídos após digestão com solução nitroperclórica (Embrapa 1999). As concentrações de K, Ca e Mg foram determinadas num espectrofotômetro de absorção atômica, marca Perkin Elmer e a concentração de P foi determinada num espectrofotômetro UV visível, marca Perkin Elmer.

2.4. Análises de nutrientes do solo

A extração do nitrogênio mineral do solo (NH_4^+ e NO_3^-) foi feita a partir do solo fresco, pelo método de extração com sulfato de potássio (K_2SO_4 , 0.5 M). As concentrações de N-amônio e N-nitrato foram determinadas por colorimetria (TSBF 1993). Os elementos Ca e Mg foram extraídos por uma solução de KCl 1N enquanto P-disponível e K foram extraídos com solução Mehlich 1 (Embrapa 1999). A determinação de K, Ca e Mg foi feita num espectrofotômetro de absorção

atômica (AAS), marca Perkin-Elmer, enquanto o P-disponível foi determinado em espectrofotômetro, pelo método de colorimetria com molibdato de amônio, na presença de ácido ascórbico (Embrapa 1999).

2.5. Análise de dados

O efeito do histórico de uso da terra, da idade desde o abandono e do número de queimas sobre as concentrações de nutrientes das folhas e do solo superficial foi determinado por regressão múltipla, em um modelo geral linear (GLM, na sigla em inglês), com o histórico de uso como variável categórica. As probabilidades (p) associadas a cada variável foram calculadas a partir do GLM, enquanto a proporção da variância dos dados (r^2) atribuída à variável “idade” e à variável “número de queimas” foi calculada a partir de um modelo de regressão simples entre as parciais da variável dependente (concentração de nutrientes) e da independente (idade e número de queimas).

Um GLM foi obtido separadamente para cada nutriente e razão C:N. O histórico de uso da terra foi agrupado em duas categorias: pasto e não-pasto. Correlações de Pearson, associadas à probabilidade de Bonferroni, foram usadas para detectar a relação entre a concentração de nutrientes foliares de cada espécie e a concentração de nutrientes do solo superficial. Para esta análise, considerou-se o N-disponível (N-mineral) e o P-disponível no solo.

Os dados de reabsorção de nutrientes são apresentados como eficiência de reabsorção de nutrientes, que é definido como a quantidade de nutrientes reabsorvidos das folhas durante a senescência e é expresso como a porcentagem da quantidade de nutrientes (por unidade de massa foliar) presentes nas folhas antes da abscisão. A eficiência de reabsorção de nutrientes (%) para cada espécie foi calculada como:

$ERN = (N_f - N_l) / N_f * 100$, onde: ERN = eficiência de reabsorção de nutrientes; N_f = média da concentração de nutrientes nas folhas maduras e N_l = média da concentração de nutrientes na liteira.

Para testar a diferença entre as espécies, utilizou-se análise de variância (Anova) sobre a eficiência de reabsorção calculada para cada planta individualmente, totalizando 40 amostras para *Cecropia sciadophylla*, 41 para *Vismia cayennensis* e 41 para *Bellucia imperialis*. O teste de Bonferroni foi utilizado para comparação múltipla.

Para testar a diferença entre a razão C:N das três espécies, foi usada análise de variância (Anova), seguido do teste de comparação múltipla de Bonferroni.

Os valores de concentração de nutrientes foram log-transformados (\log_e) antes da aplicação do GLM (exceto os valores da razão C:N) e correlação de Pearson, para que os dados seguissem a distribuição normal e tivessem homogeneidade de variância, que são pressupostos dos modelos paramétricos e lineares.

As análises inferenciais foram feitas no Programa Systat 8.0 (Wilkinson 1990).

3. RESULTADOS

3.1. Nutrientes e razão C:N foliares

Vismia cayennensis

Para as folhas maduras, somente as concentrações de Ca e Mg foram afetadas pelas variáveis preditoras. A concentração de Ca foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior nas folhas das plantas situadas nas áreas que foram previamente utilizadas como pasto ($6,2 \pm 1,1 \text{ g.kg}^{-1}$) do que nas que não foram pasto ($5,6 \pm 2,2 \text{ g.kg}^{-1}$; $p < 0,05$). As concentrações de Ca e Mg diminuíram com a idade das capoeiras (Tabela 2), enquanto o número de queimas teve efeito sobre a concentração de Mg, diminuindo a concentração deste nutriente com o aumento do número de queimas (Tabela 2). Neste último caso, observou-se ainda uma interação entre as variáveis histórico de uso e número de

queimas ($p < 0,05$), havendo uma tendência à diminuição da concentração de Mg com o aumento do número de queimas somente nas capoeiras que não foram pasto.

Para a liteira, as concentrações dos nutrientes N, P e Mg foram afetadas por alguma das variáveis. A concentração de N foi maior nas folhas das plantas situadas em capoeiras que não foram pasto ($10,3 \pm 2,5 \text{ g.kg}^{-1}$ contra $7,8 \pm 1,0 \text{ g.kg}^{-1}$ nas que foram usadas como pasto; $p < 0,001$), o mesmo acontecendo para o P, cujas concentrações foram de $0,29 \pm 0,11 \text{ g.kg}^{-1}$ nas folhas das plantas situadas em capoeiras que não foram pasto e de $0,21 \pm 0,05 \text{ g.kg}^{-1}$ nas capoeiras que foram usadas como pasto ($p < 0,05$). A concentração de Mg foi afetada pelo número de queimas (Tabela 2) e, assim como nas folhas maduras, observou-se interação entre as variáveis histórico de uso e número de queimas ($p < 0,05$), havendo uma tendência à diminuição da concentração de Mg com o aumento do número de queimas somente nas capoeiras que não foram pasto.

A razão C:N da liteira foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior na liteira das plantas situadas nas capoeiras que foram pasto ($63,5 \pm 7,9$, contra $50,4 \pm 10,2$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,01$).

Tabela 2. Relação entre a concentração de nutrientes foliares (r^2 entre parênteses) de *Vismia cayennensis* e as variáveis independentes (idade da capoeira e número prévio de queimas). O coeficiente de inclinação da regressão é indicado pela letra b.

	N total		P		K		Ca		Mg	
	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira
idade	NS	NS	NS	NS	NS	NS	(0,38) $p < 0,001$ $b = -0,061$	NS	(0,37) $p < 0,001$ $b = -0,059$	NS
nº queimas	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	(0,31) $p < 0,001$ $b = -0,140$	(0,17) $p < 0,05$ $b = -0,095$

Nota: relação não significante é indicada por NS ($p > 0,05$); n = 41

Cecropia sciadophylla

Para esta espécie, apenas a concentração de Ca das folhas maduras e da liteira foi afetada pela idade das capoeiras. Em ambos os casos, a concentração de Ca diminuiu com a idade das capoeiras (Tabela 3).

Tabela 3. Relação entre a concentração de nutrientes foliares (r^2 entre parênteses) de *Cecropia sciadophylla* e as variáveis independentes (idade da capoeira e número prévio de queimas). O coeficiente de inclinação da regressão é indicado pela letra b.

	N total		P		K		Ca		Mg	
	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira
idade	NS	NS	NS	NS	NS	NS	(0,16) p <0,05 b= -0,05	(0,13) p <0,05 b= -0,037	NS	NS
n° queimas	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Nota: relação não significante é indicada por NS ($p > 0,05$); n = 40

Bellucia imperialis

Para as folhas maduras, somente as concentrações de Ca e Mg foram afetadas por alguma das variáveis. A concentração de Ca diminuiu com a idade das capoeiras enquanto a concentração de Mg diminuiu com o aumento do número de queimas (Tabela 4). A razão C:N das folhas foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior nas folhas das plantas situadas nas capoeiras que foram pasto ($43,2 \pm 9,0$, contra $34,4 \pm 6,2$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,05$).

Para a liteira, as concentrações de P, K e Ca foram afetadas. A concentração de P aumentou com o aumento do número de queimas somente nas capoeiras que não foram pasto ($p < 0,05$). As concentrações de K e de Ca diminuíram com a idade das capoeiras (Tabela 4). A razão C:N da liteira foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior na liteira das plantas situadas nas capoeiras que foram pasto ($63,0 \pm 10,1$, contra $49,7 \pm 10,5$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,05$).

Tabela 4. Relação entre a concentração de nutrientes foliares (r^2 entre parênteses) de *Bellucia imperialis* e as variáveis independentes (idade da capoeira e número prévio de queimas). O coeficiente de inclinação da regressão é indicado pela letra b.

	N total		P		K		Ca		Mg	
	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira	folha	liteira
idade	NS	NS	NS	NS	NS	(0,13) p < 0,05 b = -0,061	(0,22) p < 0,01 b = -0,06	(0,13) p < 0,05 b = -0,048	NS	NS
n° queimas	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	(0,11) p < 0,05 b = -0,096	NS

Nota: relação não significativa é indicada por NS ($p > 0,05$); $n = 41$

3.2. Nutrientes e razão C:N do solo sob influência das espécies

No solo sob influência da copa das árvores de *V. cayennensis*, as concentrações de N-total, N-NO₃⁻, N-NH₄⁺, Ca e Mg foram afetados pela idade das capoeiras. A concentração de N-total diminuiu com a idade ($r^2 = 0,25$; $p < 0,01$), enquanto as concentrações de N-NO₃⁻ e N-NH₄⁺ aumentaram ($r^2 = 0,13$; $p < 0,05$ e $r^2 = 0,14$; $p < 0,05$, respectivamente). As concentrações de Ca e Mg diminuíram com a idade das capoeiras ($r^2 = 0,36$; $p < 0,001$ e $r^2 = 0,33$; $p < 0,001$, respectivamente). O Ca e Mg foram afetados ainda pelo número de queimas, diminuindo suas concentrações com o aumento do número de queimas ($r^2 = 0,18$; $p < 0,01$ e $r^2 = 0,11$; $p < 0,05$, respectivamente).

A razão C:N do solo sob influência de *V. cayennensis* foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior nas capoeiras que foram pasto ($15,6 \pm 1,5$, contra $14,2 \pm 1,2$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,05$).

No solo sob influência da copa das árvores de *C. sciadophylla*, as concentrações de N-total, N-NO₃⁻, K, Ca e Mg foram afetadas pela idade das capoeiras. A concentração de N-total diminuiu ($r^2 = 0,13$; $p < 0,05$) com a idade das capoeiras, enquanto a de N-NO₃⁻ aumentou ($r^2 = 0,20$; $p < 0,05$). As concentrações de K ($r^2 = 0,12$; $p < 0,05$), Ca ($r^2 = 0,20$; $p < 0,01$) e Mg ($r^2 = 0,19$; $p < 0,01$) diminuíram com a idade das capoeiras.

A razão C:N do solo sob influência de *C. sciadophylla* foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior nas capoeiras que foram pasto ($15,8 \pm 1,4$, contra $14,5 \pm 2,1$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,05$).

No solo sob influência da copa das árvores de *B. imperialis*, as concentrações de N-NO_3^- , N-NH_4^+ , Ca e Mg e P foram afetadas por alguma das variáveis preditoras. A concentração de N-NO_3^- diminuiu com o aumento do número de queimas somente nas capoeiras que não foram usadas como pasto ($r^2 = 0,13$; $p < 0,05$), enquanto a concentração de NH_4^+ diminuiu com o aumento do número de queimas somente nas capoeiras que foram usadas como pasto. As concentrações de Ca e Mg diminuíram com a idade das capoeiras ($r^2 = 0,37$; $p < 0,001$ e $r^2 = 0,33$; $p < 0,001$, respectivamente). A concentração de Mg foi também afetada pelo histórico de uso, sendo maior no solo das capoeiras que foram pasto ($0,21 \pm 0,16 \text{ cmolc.kg}^{-1}$) do que nas que não foram pasto ($0,17 \pm 0,16 \text{ cmolc.kg}^{-1}$; $p < 0,05$). O número de queimas teve efeito somente sobre o P e Mg, diminuindo suas concentrações com o aumento do número de queimas ($r^2 = 0,11$; $p < 0,05$ e $r^2 = 0,13$; $p < 0,05$, respectivamente).

A razão C:N do solo sob influência de *B. imperialis* foi afetada pelo histórico de uso, sendo maior nas capoeiras que foram pasto ($15,5 \pm 1,2$, contra $14,1 \pm 1,2$ nas capoeiras que não foram pasto; $p < 0,001$).

3.3. Relações entre nutrientes foliares e nutrientes no solo

As concentrações de Ca e K na liteira de *V. cayennensis* apresentaram correlação positiva com as concentrações no solo ($r = 0,60$; $p < 0,001$ e $r = 0,64$; $p < 0,001$, respectivamente). Em *C. sciadophylla*, os nutrientes que apresentaram correlação foram N (N-NO_3^- do solo; $r = 0,42$; $p < 0,01$), Ca ($r = 0,33$; $p < 0,05$) e o Mg ($r = -0,43$; $p < 0,01$). Em *B. imperialis*, apenas a concentração de N (N-NH_4^+ do solo; $r = -0,49$; $p < 0,01$) e Ca ($r = 0,53$; $p < 0,001$) foi correlacionada com a concentração no solo.

3.4. Eficiência de reabsorção de nutrientes e razão C:N

Para as três espécies, os nutrientes mais fortemente reabsorvidos (acima de 50%) foram o P e o K, seguidos do N e Mg (Tabela 5). A concentração de Ca na liteira permanece quase a mesma da folha madura (cerca de 3 a 6% de reabsorção).

A eficiência de reabsorção dos nutrientes P, K e Mg diferiu significativamente entre as espécies (Anova, $F = 27,5$, $F = 16,5$, e $F = 5,0$, respectivamente, todas com $p < 0,001$), sendo maior em *C. sciadophylla* em todos os casos. Em relação ao Mg, apenas as espécies *C. sciadophylla* e *B. imperialis* apresentaram valores de eficiência de reabsorção significativamente diferentes (Tabela 5).

Tabela 5. Eficiência de reabsorção de nutrientes de três espécies arbóreas pioneiras, crescendo em capoeiras abandonadas na Amazônia Central.

Espécie	Nutrientes				
	N	P	K	Ca	Mg
<i>V. cayennensis</i> *	^a 29,8	^a 54,7	^a 59,5	^a 3,6	^{ab} 11,4
<i>C. sciadophylla</i> **	^a 31,6	^b 73,0	^b 78,4	^a 3,2	^a 16,3
<i>B. imperialis</i> *	^a 29,5	^c 64,3	^{ac} 69,0	^a 5,7	^b 7,8

Nota: valores foram obtidos a partir da média da concentração (g.kg^{-1}) de cada nutriente nas folhas maduras e na liteira, a partir de * $n=41$ e ** $n=40$. Diferentes letras sobscritas dentro da mesma coluna indicam diferença significativa (Teste de Bonferroni, $p < 0,05$).

A razão entre o carbono e o nitrogênio (C:N) das folhas maduras e da liteira diferiu significativamente somente entre *C. sciadophylla* e *V. cayennensis* (Anova, $F = 6,4$ e $F = 3,6$, respectivamente; $p < 0,05$), sendo menor em *C. sciadophylla* (Tabela 6).

Tabela 6. Médias, seguidas dos desvios padrões da razão C:N de três espécies arbóreas pioneiras, crescendo em capoeiras abandonadas na Amazônia Central.

Origem	Espécie		
	<i>V. cayennensis</i> *	<i>C. sciadophylla</i> **	<i>B. imperialis</i> *
Folha madura	^a 40,1 \pm 7,5	^b 34,2 \pm 6,6	^{ab} 38,3 \pm 8,7
Liteira	^a 56,2 \pm 11,3	^b 50,3 \pm 9,0	^{ab} 55,6 \pm 12,2

Nota: * valores médios foram obtidos a partir de n = 41 e ** n = 40. Diferentes letras sobrescritas dentro da mesma linha indicam diferença significativa (Teste de Bonferroni, p < 0,05).

4. DISCUSSÃO

4.1. Efeitos gerais

Os efeitos das variáveis preditoras (histórico de uso, idade e número de queimas) sobre as concentrações de nutrientes foliares e no solo sob influência das três espécies arbóreas, quando presente, foi relativamente fraco (explicou de 10 a 38% da variação na concentração de nutrientes). Entretanto, dentre os nutrientes analisados, observou-se um padrão de diminuição da concentração de Ca nas folhas das três espécies, e também no solo, à medida que aumenta a idade das capoeiras. A redução da concentração de Ca foliar com o aumento da idade das capoeiras sugere que este nutriente está se tornando limitante à medida que a disponibilidade de Ca no solo diminui. A possível limitação do crescimento da floresta secundária por Ca foi sugerida por Feldpausch *et al.* (2004). De acordo com esses autores, em capoeiras situadas ao norte de Manaus, com idades variando de 10 a 14 anos, altas taxas de relocação do Ca do solo para as plantas, grandes estoques de Ca na vegetação e alta concentração desse elemento em relação ao N das folhas podem indicar alta demanda de Ca para produção de biomassa, fato que criaria déficit de Ca no solo e limitaria posteriormente o crescimento da vegetação.

Em relação ao histórico de uso, esperava-se que a concentração de nutrientes, tanto nas folhas das espécies selecionadas quanto no solo, fosse menor nas capoeiras que cresceram em áreas abandonadas que foram usadas previamente como pasto, já que distúrbios provocados por pastos são muito maiores e mais prolongados do que aqueles causados por desmatamento seguido de corte e queima única (Uhl *et al.* 1988). No presente trabalho, observou-se uma concentração menor de N

e P na liteira das plantas de *V. cayennensis* situadas em capoeiras que foram usadas previamente como pasto. Por outro lado, não se observou efeito do histórico de uso sobre a concentração de N e P das folhas maduras de *V. cayennensis*, sugerindo que nessa espécie o uso prévio da terra pode interferir na reabsorção de N e P antes da abscisão e senescência das folhas.

Já no solo sob influência das três espécies selecionadas, não houve efeito do histórico de uso sobre a concentração de N (N-total e N-disponível). McGrath *et al.* (2001), utilizando uma base de dados de estudos conduzidos na Amazônia, não encontraram diferenças na concentração de N-total no solo superficial (0-10 cm) como resultado da conversão de florestas primárias em pastos. É importante ressaltar que não é surpreendente que as concentrações de N-total ou N-inorgânico – que são indicadores estáticos – possam não revelar diferenças importantes nos processos dinâmicos envolvidos na ciclagem e disponibilidade de N. Outras estimativas, como taxas de mineralização de N e nitrificação podem ser utilizadas como índices de disponibilidade de N (Luizão *et al.* 2004).

Por outro lado, quando levamos em consideração a razão C:N do solo, observamos efeito do histórico de uso, sendo que os solos das áreas que foram usadas como pasto têm maior razão C:N do que os solos das áreas que não foram pasto. A razão C:N no solo das áreas que foram pasto é maior do que 15. Valores acima de 15 indicam pouco nitrogênio em formas disponíveis (Fearnside & Leal-Filho 2001). Assim, maior razão C:N nos solos das áreas que foram pasto indica menor quantidade de N em formas disponíveis para as plantas do que nos solos das áreas que não foram convertidas em pasto. Nos solos destas áreas, a razão C:N é menor do que 15. Esses resultados sugerem que as práticas de manejo de fato interferem nos processos envolvidos na ciclagem e disponibilidade de N.

As práticas de manejo podem desempenhar papel decisivo em alterar o status nutricional de um determinado sítio edáfico (Cole 1995), mas a duração do efeito pode ser variável. Por exemplo, estudos realizados em florestas secundárias no México indicaram que a disponibilidade de cátions (Ca, Mg, Na e K) na camada de 0-5 cm do solo diminuiu mais de 50 % como resultado de corte seletivo, sendo que somente a disponibilidade de Mg foi recuperada após 75 anos de sucessão

(Negrete-Yankelevich *et al.* 2007). Por outro lado, a ciclagem de nutrientes e a fertilidade do solo de florestas secundárias na Jamaica foram efetivamente restauradas em cerca de 20 anos após o abandono de áreas agrícolas (McDonald & Healey 2000). Da mesma forma, Brown & Lugo (1990) sugeriram que a recomposição da matéria orgânica e nutrientes do solo em florestas secundárias nos trópicos ocorre durante os primeiros 20 anos após o abandono, quando as taxas de crescimento vegetal e ciclagem são maiores.

No presente trabalho alguns padrões consistentes foram observados após abandono de pastos. Observou-se concentração maior de Ca nas folhas de *V. cayennensis* situadas em capoeiras que foram usadas previamente como pasto, e concentrações menores de N e P na liteira. Esse padrão poderia refletir vários fatores relacionados às práticas de manejo de pastos, principalmente o uso repetido do fogo, que resulta em perda de N e P da biomassa para a atmosfera e em transferência dos cátions como K, Ca e Mg da biomassa para o solo durante a queima (Markewitz *et al.* 2004). Entretanto, como não encontramos efeito do número de queimas sobre a concentração de N e P foliar de *V. cayennensis*, admitimos que outro fator associado ao histórico de uso de pasto está relacionado à menor concentração de N e P foliar nas áreas que foram pasto. Por exemplo, N e P podem ter sido exportados do sistema como alimento para gado, quando os pastos eram ativos, e poderia ainda refletir essa perda de nutrientes atualmente. Essas perdas de N e P não foram medidas aqui, mas foram indicadas por Markewitz *et al.* (2004), em pastos manejados no Pará.

Outro padrão consistente observado foi a maior razão C:N das folhas de *V. cayennensis* e *B. imperialis* crescendo em áreas de pasto abandonado. A maior razão C:N nas áreas que foram usadas como pastos indica menor qualidade nutricional das folhas quando comparado às folhas das plantas crescendo em áreas que não foram convertidas em pasto. Novamente, a maior proporção de C em relação ao N nestas áreas de antigos pastos sugere perda prévia de N nesses ambientes.

Levando-se em consideração apenas o histórico de uso, não se encontrou padrão consistente na concentração dos demais nutrientes após abandono de pastos. Independente dos resultados obtidos, o fato é que, para interpretar a resposta da floresta secundária aos tipos de usos da terra, é

necessário saber quais foram as condições locais modificadas pela atividade humana, pois cada tipo de intervenção afeta diferentes componentes do ecossistema e, portanto, tem diferentes efeitos na resposta na escala do ecossistema (Cólon & Lugo 2006).

É importante ressaltar ainda que os resultados apresentados neste trabalho têm como base estudos de cronossequências, que, apesar de dominarem a literatura e possuírem vantagens práticas (são rápidos e de custo relativamente baixo), também podem ter limitações significativas, pois, mesmo quando as cronossequências são bem selecionadas, é impossível eliminar inteiramente o efeito de variações entre sítios (Aweto 1981b, Araújo 2005, Feldpausch *et al.* 2007).

4.2. Nutrientes no solo

O solo sob influência de cada espécie foi afetado de forma semelhante pelas variáveis preditoras. Ainda que o efeito tenha sido fraco, os nutrientes comumente afetados foram o NO_3^- , Ca, Mg. Esperava-se que o efeito das variáveis independentes (histórico de uso, idade e número de queimas) sobre o solo (sob influência de espécies arbóreas distintas) fosse distinto. Isso seria atribuído ao efeito diferencial que plantas individuais exercem sobre o solo (Jobbágy & Jackson 2001), seja devido ao acúmulo de altas concentrações de nutrientes individuais, elementos traços ou compostos secundários (Vogt *et al.* 1995), ou por distribuição desigual dos nutrientes, uma vez que nutrientes raramente são uniformemente distribuídos no espaço (Crawley 1997); assim, o solo sob influência das três espécies funcionaria como uma amostra independente. Entretanto, mesmo sob influência de espécies de plantas diferentes, a relação entre a concentração de nutrientes no solo e as variáveis independentes foi semelhante, indicando que a resposta do solo, na escala espacial em que foi estudada, pode ser caracterizada como homogênea.

Das três variáveis independentes, a idade desde o abandono foi a que esteve mais frequentemente associada à variação na concentração de nutrientes no solo sob influência das três espécies. A variável “idade” explicou de 12 a 37 % da variação na concentração de nutrientes como

N (N-total e N-disponível), Ca e Mg no solo. Aweto (1981a) afirma que a idade do pousio, resultante de práticas de agricultura itinerante no noroeste da Nigéria, afeta o acúmulo de nutrientes no solo, sendo que a predominância de certas espécies de plantas pode restaurar a fertilidade do solo, a partir da produção de mais liteira ou oferecendo maior proteção contra a destruição de matéria orgânica e a perda de nutrientes devido à erosão e/ou lixiviação. Aweto (1981b) também mostrou que houve aumento na concentração de nutrientes, na camada de 0-10 cm do solo, entre o terceiro e o sétimo anos seguintes ao abandono de áreas agrícolas, mas, que a partir do décimo ano, houve declínio na concentração de nutrientes.

No presente estudo, aumento na concentração de nutrientes no solo, entre as idades de 12 e 24 anos, foi observado apenas para o N-disponível (NH_4^+ e NO_3^-). O aumento na concentração de NO_3^- no solo indica aumento na disponibilidade de N à medida que a floresta amadurece (Davidson *et al.* 2007). Nossos resultados, entretanto, mostram apenas relações fracas entre a idade da capoeira e a concentração de N-disponível. Isso talvez se deva ao fato de que as maiores mudanças nos indicadores de ciclagem de N ocorram no período inicial da sucessão, diminuindo a taxa de mudança à medida que a floresta amadurece (Davidson *et al.* 2007).

As concentrações de Ca e Mg no solo sob influência das três espécies apresentaram tendência de diminuir com a idade de regeneração. No leste da Amazônia, Johnson *et al.* (2001) também observaram redução na concentração de Ca no solo de 0-5 cm de profundidade com o aumento da idade de capoeiras (10, 20 e 40 anos). Essa diminuição pode indicar imobilização de nutrientes na vegetação, a uma velocidade que não iguala a taxa de retorno dos nutrientes para o solo por meio da queda e decomposição da liteira. Markewitz *et al.* (2004) indicaram que o processo de re-acidificação do solo, após a adição inicial de cátions provenientes da queima, é um processo que pode levar muitas décadas à medida que os cátions são absorvidos pela vegetação, substituindo-os por H^+ e outros ácidos.

Em relação ao número de queimas, esperava-se que a concentração dos cátions no solo se elevasse com o aumento do número de queimas e a concentração de N diminuísse. A queima da

floresta durante o desmatamento adiciona nutrientes da vegetação ao solo (Harcombe 1980); entretanto, empobrece o estoque de N (McGrath *et al.* 2001), devido à sua volatilização como gás (Davidson *et al.* 2007). Em nosso estudo, a concentração de Ca e de Mg no solo sob *V. cayennensis* e *B. imperialis* diminuiu com o aumento do número de queimas. Contrário ao observado por Markewitz *et al.* (2004) e McGrath *et al.* (2001), a diminuição das concentrações de Ca e Mg pode indicar que estes nutrientes, adicionados ao solo através das cinzas, podem ter sido rapidamente imobilizados pela vegetação em crescimento ou perdidos por lixiviação nas áreas que sofreram maior número de queimas, o que poderia produzir um efeito final de redução da concentração de cátions.

Já com relação ao N, nossos resultados indicam que não há efeito do número de queimas sobre a concentração de N-total e N-disponível do solo (exceto sobre o NO_3^- e NH_4^+ no solo sob *B. imperialis*). Wan *et al.* (2001), em um estudo baseado em meta-análise, também não encontraram efeito do fogo sobre a concentração de N-total. O estoque de N é empobrecido pelo uso do fogo (McGrath *et al.* 2001, Keller *et al.* 2004); nas queimadas, as perdas de N podem chegar até 70 % do conteúdo total presente na vegetação antes da queima (Hughes *et al.* 2000). Entretanto, não é surpreendente que o N não mude em função da queima nesses solos argilosos, pois o estoque de nutrientes como N e P presente na vegetação é freqüentemente uma porção pequena em relação aos estoques de nutrientes do solo (Hughes *et al.* 2000, Markewitz *et al.* 2004). As mudanças no N do solo, quando elas ocorrem, são relativamente pequenas quando comparadas às perdas de N da biomassa aérea original (Markewitz *et al.* 2004).

4.3. Relação entre nutrientes foliares e nutrientes no solo

Os nutrientes cujas concentrações na liteira podem ser melhor preditas pelas concentrações dos mesmos no solo (e vice-versa) são as bases K, Ca e Mg, considerando que as concentrações na liteira e no solo correlacionaram-se. Esses nutrientes estão presentes em quantidades insuficientes

para as plantas nos solos das capoeiras estudadas [(<0.12 , < 2.0 e <0.9 cmolc.kg^{-1} , para o K, Ca e Mg, respectivamente), Embrapa 1999]. A correlação observada pode ser um indicador de quais nutrientes estão sendo mais fortemente ciclados pelas plantas, já que concentrações de nutrientes em tecidos individuais normalmente refletem a influência da fertilidade do solo (Vitousek & Sanford 1986). Entretanto, Thompson *et al.* (1992) frisam que, em florestas tropicais, é pouco provável a correlação entre a concentração de nutrientes foliares e a concentração de nutrientes no solo, sugerindo que mesmo em ambientes pobres em nutrientes, certas características foliares, freqüentemente relacionadas à baixa fertilidade do solo (como esclerofilia e baixa concentração de nutrientes), nem sempre se desenvolvem como resposta ao baixo suprimento de nutrientes.

Levando em consideração a complexidade dos ecossistemas, consideramos que as correlações entre a concentração de nutrientes foliares e a concentração de nutrientes no solo ($n = 41$; $r \leq 0,638$; $p < 0.05$) obtidas neste estudo são relativamente fortes.

A correlação entre nutrientes foliares e do solo foi diferente para cada espécie de planta (ver seção 3.3), tanto em relação à força da relação (coeficiente r) como em relação aos nutrientes individuais, para os quais houve correlação entre as concentrações no solo e na liteira. Esses resultados demonstram que, no mesmo ecossistema (capoeira), as relações entre solo e vegetação são variadas, dependendo de qual espécie de planta é considerada. Isso faz sentido, levando em consideração o fato da grande variação genética na aquisição de nutrientes e produtividade primária das árvores (Nilsson *et al.* 1995).

4.4. Eficiência de reabsorção de nutrientes e razão C:N

Mais da metade do P e K contidos nas folhas maduras de *V. cayennensis*, *C. sciadophylla* e *B. imperialis* é reabsorvido durante a senescência, sugerindo que a reabsorção é um importante mecanismo de conservação de P e K nas três espécies. A importância da reabsorção de nutrientes como mecanismo de conservação de nutrientes foi apontado por Jordan & Herrera (1981) e Aerts

(1996), enquanto Huang *et al.* (2007) sugerem a existência de outra estratégia, que pode ser mais importante para que as plantas evitem a perda de nutrientes, como manter menores concentrações de nutrientes na liteira.

No nível de ecossistema, a reabsorção de nutrientes tem importantes implicações para a ciclagem de elementos (Aerts 1996). Por exemplo, os nutrientes que são absorvidos durante a senescência são diretamente disponíveis para o crescimento posterior da planta, o que a torna menos dependente da absorção dos nutrientes do solo. Por outro lado, os nutrientes que não são absorvidos, entrarão em circulação no sistema, através da queda da liteira (Aerts 1996).

O elemento Ca apresentou baixos valores de reabsorção nas três espécies estudadas (cerca de 3 a 6 %), o que provavelmente está relacionado à baixa mobilidade daquele nutriente uma vez que chega às folhas (Larcher 2000).

De modo geral, *C. sciadophylla* apresentou maior eficiência de reabsorção de P, K e Mg, sugerindo que esta espécie possui um mecanismo de conservação de nutrientes (Jordan & Herrera 1981) mais eficiente em solos pobres em P e cátions, como o da área de estudo.

Esses resultados têm importantes implicações para a regeneração de áreas degradadas. Se assumirmos que a reabsorção é uma estratégia de uso de nutrientes importante para reduzir perdas de nutrientes, para produzir mais biomassa foliar em um determinado nível de disponibilidade de nutrientes e para aumentar a eficiência de uso de nutrientes [(produtividade por unidade de nutriente absorvido), Aerts 1997], então, dentre as três espécies estudadas, *C. sciadophylla* seria a mais indicada como facilitadora da regeneração, levando em consideração o potencial de auto-regeneração do ecossistema.

Na área de estudo, espécies do gênero *Cecropia* regeneram naturalmente e se tornam dominantes em áreas desmatadas e não queimadas ou convertidas em pasto (Mesquita *et al.* 2001). O uso do fogo é, portanto, uma prática de manejo que dificulta a regeneração natural de *C. sciadophylla*, uma das espécies mais abundantes nas capoeiras da área de estudo, e com maior eficiência na reabsorção de nutrientes, como sugerido pelos resultados obtidos neste trabalho.

Huang *et al.* (2007) sugerem que espécies com alta eficiência de reabsorção de nutrientes são ótimas candidatas para plantação em áreas pobres em nutrientes.

Os resultados obtidos por Santos Jr. *et al.* (2006) apontam para uma outra vantagem de *C. sciadophylla*: dentre oito espécies (pioneiras e de sucessão secundária) estudadas, os autores encontraram que duas espécies de *Cecropia* (entre as quais *C. sciadophylla*), possuíam maior eficiência de uso de nutrientes, fato que, segundo os autores, determina o sucesso no estabelecimento e um alto potencial para recuperar áreas degradadas.

Em relação à razão C:N foliares, observou-se altos valores nas folhas maduras e na liteira das três espécies. A razão entre carbono e nitrogênio nas folhas tem sido amplamente utilizada como um indicador da qualidade nutricional (Taylor *et al.* 1989; Xuluc-Tolosa *et al.* 2003; Luizão *et al.* 2004). Quanto maior a razão C:N, maior a quantidade de carbono em relação ao nitrogênio e, portanto, menor a qualidade nutricional de um substrato, e mais lenta a sua decomposição (Killham 1994, Xuluc-Tolosa 2003).

As três espécies estudadas apresentaram baixa qualidade nutricional da liteira [>25], Luizão *et al.* 2004] e, portanto, como base nesse índice, deve-se esperar que as folhas dessas espécies decomponham lentamente. Ainda assim, das três espécies, *C. sciadophylla* foi a que apresentou a menor razão C:N, tanto nas folhas verdes quanto na liteira; entretanto, somente *C. sciadophylla* e *V. cayennensis* diferiram significativamente entre si com relação a esse índice.

Por meio das características químicas de seus tecidos, espécies de plantas podem influenciar as taxas de decomposição e ciclagem de nutrientes. Ainda que os valores da razão C:N tenham sido altos, das três espécies estudadas, *C. sciadophylla* foi a que apresentou a melhor qualidade nutricional dos tecidos foliares. Sugerimos que essa característica, combinada ao melhor desempenho na conservação de nutrientes pouco disponíveis no solo (como P, K e Mg), medido por meio da reabsorção antes da abscisão e senescência das folhas, determinam maior potencial de *C. sciadophylla* para recuperar áreas degradadas, em relação às outras duas espécies estudadas.

Entretanto, espécies pioneiras devem ser cuidadosamente selecionadas para uso como agentes de melhoramento do solo. Mesquita *et al.* (1998) encontraram alto conteúdo de lignina, compostos fenólicos e taninos (constituintes químicos das folhas que podem desacelerar o processo de decomposição e mineralização de nutrientes) em espécies como *C. sciadophylla*, *B. grossularioides* e *Vismia* sp. A influência da lignina sobre a decomposição pode ser muito mais forte em liteiras com alto conteúdo de lignina do que em liteiras com baixo conteúdo desse composto (Taylor *et al.* 1989). Assim, o conteúdo de lignina pode ser um melhor preditor da taxa de decomposição do que a razão C:N das folhas das espécies aqui estudadas.

De qualquer maneira, deve-se ter em mente que a seleção de espécies para uso como facilitadora dos processos de regeneração depende dos objetivos previamente estabelecidos. Neste estudo, as propriedades desejáveis do ecossistema capoeira são aquelas que levam à aceleração do estabelecimento das condições necessárias ao retorno da floresta primária. Consideramos que essas condições são atingidas com o restabelecimento da ciclagem de nutrientes, que é alcançada por meio da liberação mais rápida de nutrientes da liteira, incorporando nutrientes no solo por meio da decomposição. Ainda, como os solos são naturalmente pobres em P e cátions, espécies de plantas que sejam mais eficientes na conservação desses nutrientes também são desejáveis.

5. CONCLUSÕES

As variáveis histórico de uso, idade e número de queimas, quando analisadas conjuntamente, explicaram até 48% da variação na concentração de nutrientes. Os efeitos parciais, entretanto, são menores, e muitas vezes não significativos. Ainda assim, os resultados mostram alguns padrões consistentes nas concentrações de N, P, Ca e razão C:N, indicando que, mesmo em capoeiras entre 12 e 24 anos de idade, é possível observar efeitos significativos das práticas de manejo sobre o status nutricional de espécies de plantas e do solo.

Resumidamente, os padrões observados sugerem que: a) o elemento Ca está se tornando limitante à medida que sua disponibilidade no solo diminui; b) em *V. cayennensis* o uso prévio da terra está interferindo na reabsorção de N e P antes da abscisão e senescência das folhas; c) há menor quantidade de N em formas disponíveis para as plantas nos solos das áreas que foram pasto do que nos solos das áreas que não foram convertidas em pasto; d) a qualidade nutricional das folhas de *V. cayennensis* e *B. imperialis* é menor quando as plantas dessas espécies estão crescendo em áreas de pasto abandonado; e) as práticas de manejo de fato interferem nos processos envolvidos na ciclagem e disponibilidade de N; e, f) há aumento na disponibilidade de N no solo à medida que a floresta amadurece.

Das três espécies estudadas, *Cecropia sciadophylla* apresentou maior eficiência de reabsorção de nutrientes e menor razão C:N foliares, indicadores de que esta espécie é mais eficiente na conservação de nutrientes pouco disponíveis no solo (como P, K e Mg), e possui folhas com melhor qualidade nutricional. Sugerimos que essas duas características determinam maior potencial de *C. sciadophylla* para recuperar áreas degradadas, em relação às outras duas espécies estudadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- Aerts, R. 1997. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposibility? *Oikos* 80: 603-606.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, R. & Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328-338.
- Araújo, M.M., Tucker, J.M., Vasconcelos, S.S., Zarin, D.J., Oliveira, W., Sampaio, P.D., Rangel-Vasconcelos, L.G., Oliveira, F.A., Coelho, R.F.R., Aragão, D.V. & Miranda, I. 2005. Padrão e processos sucessionais em florestas secundárias de diferentes idades na Amazônia Oriental. *Ciência Florestal* 15: 343-357.
- Aweto, A.O. 1981a. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria. I. Succession. *Journal of Ecology* 69: 601-607.
- Aweto, A.O. 1981b. Secondary succession and soil fertility restoration in south-western Nigeria: II. Soil fertility restoration. *Journal of Ecology* 69: 609-614.
- Bellemare, J., Motzkin, G. & Foster, D.R. 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography* 29: 1401-1420.
- Brown, S. & Lugo, E.A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Buschbacher, R., Uhl, C. & Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76: 682-699.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brasil. *Experientia* 43: 234-241.
- Cole, D.W. 1995. Soil nutrient supply in natural and managed forests. *In* Nutrient uptake and Cycling in Forest Ecosystems (L.O. Nilsson, R.F. Hüttl & U.T. Johansson, eds.), p.43-53.

- Cólon, S.M. & Lugo, A.E. 2006. Recovery of a subtropical dry forest after abandonment of different land uses. *Biotropica* 38: 354-364.
- Crawley, M.J. (ed.). 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Davidson, E.A., Carvalho, C.J.R., Vieira, I.C.G., Figueiredo, R.O., Moutinho, P., Ishida, F.Y., Santos, M.T.P., Guerreiro, J.B., Kalif, K. & Sabá, R.T. 2004. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications* 14: 150-163.
- Davidson, E.A., Carvalho, C.J.R., Figueira, A.M., Ishida, F.Y., Ometto, J.P.H.B., Nardoto, G.B., Saba, R.T., Hayashi, S.N., Leal, E.C., Vieira, I.C.G. & Martinelli, L.A. 2007. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature*. 447: 995-998.
- Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). 1999. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. (F.C. Silva, org.). Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 1999. 370p.
- Ewel, J.J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 245-271.
- Fearnside, P.M. 1988. An ecological analysis of predominant land uses in the Brazilian Amazon. *The Environmentalist* 8:281-300.
- Fearnside, P.M. & Guimarães, W.M. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80:35-46.
- Fearnside, P.M. & Leal-Filho, N. 2001. Soil and development in Amazonia. *In* *Lessons from Amazônia: the ecology and conservation of a fragmented forest* (R.O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, T.E. Lovejoy & R.C.G. Mesquita, eds.), p.291-312. Yale University, USA.

- Feldpausch, T.R., Prates-Clark, C.D., Fernandes, E.C.M. & Riha, S.J. 2007. Secondary forest growth deviation from chronosequence predictions in central Amazonia. *Global Change Biology* 13: 967-979.
- Feldpausch, T.R., Riha, S.J., Fernandes, E.C.M. & Wandelli, E.V. 2005. Development of forest structure and leaf area in secondary forests regenerating on abandoned pastures in Central Amazonia. *Earth Interactions* 9: 1-22.
- Feldpausch, T.R., Rondon, M.A., Fernandes, E.C.M., Riha, S.J. & Wandelli, E. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications* 14:164-176.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Tree* 11: 119-124.
- Freitas, R.O. 2005. Associação entre fungos micorrízicos arbusculares e espécies pioneiras em capoeiras na Amazônia Central. Tese de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Amazonas.
- Goodale, C.L. & Aber, J.D. 2001. The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11: 253-267.
- Harcombe, P.A. 1980. Soil nutrient loss as a factor in early tropical secondary succession. *Biotropica* 12: 8-15.
- Huang, J., Wang, X. & Yan, E. 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management* 239:150-158.
- Hughes, R.F., Kauffman, J.B. & Cummings, D.L. 2000. Fire in the Brazilian Amazon 3. Dynamics of biomass, C, and nutrient pools in regenerating forests. *Oecologia* 124:574-588.
- Jepsen, M.R. 2006. Above-ground carbon stocks in tropical fallows, Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 225:287-295.

- Jobbágy, E.G. & Jackson, R.B. 2001. The distribution of soil nutrients with depth: global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53: 51-77.
- Johnson, C.M., Vieira, I.C.G., Zarin, D.J., Frizano, J. & Johnson, A.H. 2001. Carbon and nutrient storage in primary and secondary forest in eastern Amazônia. *Forest Ecology and Management* 147:245-252.
- Jordan, H. & Herrera, R. 1981. Tropical rain forests: are nutrients really critical? *American Naturalist* 117:167-180.
- Keller, M., Alencar, A., Asner, G.P., Braswell, B., Bustamante, M., Davidson, E., Feldpausch, T., Fernandes, E., Goulden, M., Kabat, P., Kruijt, B., Luizão, F., Miller, S., Markewitz, D., Nobre, A.D., Nobre, C.A., Priante Filho, N., Rocha, H., Dias, P.S., von Randow, C. & Vourlitis, G.L. 2004. Ecological research in the Large-scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia: early results. *Ecological Applications* 14:3-16.
- Killham, K. 1994. *Soil ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Larcher, W. 2000. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima, São Paulo.
- Laurance, W.F., Fearnside, P.M., Laurance, S.G., Delamonica, P., Lovejoy, T.E., Rankin-de-Merona, J.M., Chambers, J.M., Chambers, J.Q. & Gascon, C. 1999. Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118:127-138.
- Laurance, W.F., Albernaz, A.K.M. & Costa, C. 2001. Is deforestation accelerating in the Brazilian Amazon? *Environmental Conservation* 28:305-311.
- Lucas, R.M., Honzák, M., Amaral, I. do, Curran, P.J., Foody, G.M. & Amaral, S. 1998. Avaliação da composição florística, biomassa e estrutura de florestas tropicais em regeneração: a contribuição do sensoriamento remoto. *In Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo* (C. Gascon & P. Moutinho, eds.), p.61-82. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.

- Lucas, Y., Luizão, F.J., Chauvel, A., Rouiller, J. & Nahon, D. 1993. The relation between biological activity of the rain forest and mineral composition of soils. *Science* 260:521-523.
- Luizão, R.C.C., Costa, E.S., & Luizão, F.J. 1999. Mudanças na biomassa microbiana e nas transformações de nitrogênio no solo em uma seqüência de idades de pastagens após derruba e queima da floresta na Amazônia Central. *Acta Amazonica* 29:43-56.
- Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Paiva, R.Q., Monteiro, T.F., Souza, L.S. & Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* 10:592-600.
- McDonald, M.A. & Healey, J.R. 2000. Nutrient cycling in secondary forests in the Blue Mountains of Jamaica. *Forest Ecology and Management* 139: 257-278.
- McGrath, D.A., Smith, C.K., Gholz, H.L. & Oliveira, F.D. 2001. Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazônia. *Ecosystems* 4:625-645.
- Makana, J.R. & Thomas, S.C. 2006. Impacts of selective logging and agricultural clearing on forest structure, floristic composition and diversity, and timber tree regeneration in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. *Biodiversity and Conservation* 15:1375-1397.
- Markewitz, D., Davison, E., Moutinho, P. & Nepstad, D. 2004. Nutrient loss and redistribution after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecological Applications* 14:177-199.
- Mesquita, R.C.G., Workman, S.W. & Neely, C.L. 1998. Slow litter decomposition in a cecropia-dominated secondary forest of central Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry* 30:167-175.
- Mesquita, R.C.G., Ickes, K., Ganade, G. & Williamson, G.B. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- Miranda, E.E. & Coutinho, A.C. (Coord.). *Brasil Visto do Espaço. Campinas: Embrapa Monitoramento por Satélite, 2004. Disponível em: <<http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br>>. Acesso em: 9 nov. 2006.*

- Moreira, M.P. 2003. Uso de sensoriamento remoto para avaliar a dinâmica de sucessão secundária na Amazônia Central. Tese de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Amazonas.
- Nee, M. 1995. Flora Preliminar do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). New York Botanic Garden e INPA / Smithsonian Institution. Manaus, AM.
- Negrete-Yankelevich, S., Fragoso, C., Newton, A.C. & Heal, O.W. 2007. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican Cloud Forest. *Applied Soil Ecology* 35: 340-355.
- Nilsson, L.O., Hüttl, R.F., Johansson, U.T. & Jochheim, H. 1995. Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems – present status and future research directions. *In* Nutrient uptake and Cycling in Forest Ecosystems (L.O. Nilsson, R.F. Hüttl & U.T. Johansson, eds.), p.5-13.
- RADAMBRASIL. 1978. Levantamento de Recursos Naturais. Folha AS 20, Manaus, AM, p. 261. Ministério de Minas e Energia: Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Salomão, R.P., Nepstad, D.C. & Vieira, I.C.G. 1998. Biomassa e estoque de carbono de florestas tropicais primárias e secundárias. *In* Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo (C. Gascon & P. Moutinho, eds.), p. 99-119. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
- Santos Jr., U.M., Gonçalves, J.F.C. & Feldpausch, T.R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* 226: 299-309.
- Serrão, E.A.S., Nepstad, D. & Walker, R. 1996. Upland agricultural and forestry development in the Amazon: Sustainability, criticality and resilience. *Ecological Economics* 18: 3-13.
- Silva, C.E.M., Gonçalves, J.F.C., Feldpausch, T.R., Luizão, F.J., Morais, R.R. & Ribeiro, G.O. 2006. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. *Acta Amazonica* 36: 503-512.

- Skole, D. & Tucker, C. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260:1905-1910.
- Taylor, B.R., Parkinson, D. & Parsons, W.F.J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology* 70: 97-104.
- Thompson, J., Proctor, J., Viana, V., Milliken, W., Ratter, J.A. & Scott, D.A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rainforest on Maracá island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure, and leaf chemistry. *Journal of Ecology* 80: 689-703.
- Toledo, M. & Salick, J. 2006. Secondary succession and indigenous management in semideciduous forest fallows of the Amazon basin. *Biotropica* 38: 161-170.
- TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility Program). 1993. *Tropical Soil Biology and Fertility. A Handbook of Methods*. 2^a ed. (J.M. Anderson & J.S.I. Ingram, eds.). Oxford University Press.
- Uhl, C. & Jordan, C.F. 1984. Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. *Ecology* 65:1476-1490.
- Uhl, C., Buschbacher, R.E. & Serrão, A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 76:663-681.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L. & Lima, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE)/Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Vitousek, P.M. & Sanford Jr., R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Asbjornsen, H. & Dahlgren, R.A. 1995. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *In* *Nutrient uptake and Cycling in Forest Ecosystems* (L.O. Nilsson, R.F. Hüttil & U.T. Johansson, eds.), p.113-123.

- Xuluc-Tolosa, F.J., Vester, H.F.M., Ramírez-Marcial, N., Castellanos-Albores, J. & Lawrence, D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management* 174: 401–412.
- Walker, I. & Franken, W. 1983. Ecosystemas frágeis: a floresta de terra-firme da Amazônia Central. *Ciência Interamericana* 23:9-21.
- Wan, S., Hui, D. & Luo, Y. 2001. Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Ecological Applications* 11: 1349-1365.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: The system for statistics. Evanston, Illinois, USA., SYSTAT Inc.
- Williamson, G.B., Mesquita, R.C.G., Ickes, K. & Ganade, G. 1998. Estratégias de colonização de árvores pioneiras nos neotrópicos. *In Floresta Amazônica: dinâmica, regeneração e manejo* (C. Gascon & P. Moutinho, eds.), p. 131-144. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.
- Zarin, D., Davidson, E., Brondizio, E., Vieira, I.C., Sá, T., Feldpausch, T., Mesquita, R., Moran, E., Delamonica, P., Ducey, M., Salimon, C. & Denich, M. 2005. Legacy of fire slows carbon accumulation in Amazonian Forest regrowth. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:365–369.

APÊNDICE A: Médias, seguidas de desvios padrões das concentrações de nutrientes e razão C:N de três espécies arbóreas pioneiras e do solo sob sua influência (0-10 cm), em florestas secundárias agrupadas em duas categorias de histórico de uso: pasto e não pasto. “Pasto” corresponde a florestas secundárias que foram usadas como pasto antes do abandono, e “não pasto” corresponde àquelas que nunca foram convertidas em pasto. Para cada espécie, valores marcados com asterisco (*), na coluna correspondente ao histórico de uso “não pasto”, diferem significativamente ($p < 0,05$) dos valores adjacentes, na coluna correspondente ao histórico de uso “pasto”. ^aValores médios foram obtidos a partir de ^an=41 e ^bn=40.

Vegetação		Espécie					
		<i>Vismia cayennensis</i> ^a		<i>Cecropia sciadophylla</i> ^b		<i>Bellucia imperialis</i> ^a	
		Pasto	Não pasto	Pasto	Não pasto	Pasto	Não pasto
N total (g/kg)	Folha	11,7±2,3	14,1±2,7	14,2±2,5	14,8±3,1	12,9±2,3	14,8±2,0
	Liteira	7,8±1,0	10,3±2,5*	9,3±2,0	10,5±1,6	8,5±1,5	10,9±2,3*
P (g/kg)	Folha	0,54±0,06	0,59±0,06	0,65±0,09	0,68±0,10	0,50±0,16	0,48±0,08
	Liteira	0,21±0,05	0,29±0,11*	0,15±0,11	0,20±0,22	0,17±0,07	0,19±0,08
K (g/kg)	Folha	4,5±1,5	4,3±1,6	4,7±1,4	5,1±1,5	3,5±1,5	3,2±1,4
	Liteira	1,8±1,1	1,8±0,73	1,2±1,3	0,97±0,71	0,87±0,45	1,4±1,5
Ca (g/kg)	Folha	6,2±1,1	5,6±2,2*	10,4±1,4	8,6±3,4	3,4±1,1	3,6±1,7
	Liteira	5,7±1,1	5,6±1,7	9,7±1,6	8,7±2,7	3,5±1,2	3,2±1,3
Mg (g/kg)	Folha	1,8±0,4	1,7±0,5	2,0±0,70	2,3±0,77	1,8±0,42	1,9±0,63
	Liteira	1,6±0,33	1,5±0,4	1,9±1,4	1,7±0,92	1,8±0,51	1,6±0,65
C:N	Folha	43,9±8,6	37,1±4,9	35,4±5,7	33,1±7,3	43,2±9,0	34,4±6,2*
	Liteira	63,5±7,9	50,4±10,2*	53,5±9,2	47,6±8,1	63±10,1	49,7±10,5*
Solo superficial (0-10 cm)							
N total (g/kg)		2,2±0,5	2,3±0,84	2,2±0,93	2,3±0,79	2,2±0,56	2,1±0,71
NH ₄ ⁺ (µg/g)		2,3±0,42	2,5±0,71	2,4±0,52	2,4±0,80	2,6±0,43	2,4±0,68
NO ₃ ⁻ (µg/g)		1,3±0,4	1,3±0,37	1,2±0,40	1,4±0,47	1,2±0,27	1,3±0,50
P (mg/kg)		2,8±0,98	2,7±1,3	2,7±0,99	2,6±1,0	2,5±0,86	2,2±0,85
K (mg/kg)		40,4±18,8	38,9±18,9	45,3±31,3	34,0±11,1	43,7±19,8	34,5±14,5
Ca (cmolc.kg ⁻¹)		0,24±0,3	0,28±0,33	0,55±0,88	0,21±0,17	0,22±0,31	0,27±0,33
Mg (cmolc.kg ⁻¹)		0,17±0,15	0,17±0,15	0,27±0,25	0,15±0,09	0,21±0,16	0,17±0,16*
C:N		16,0±2,3	14,2±1,2*	15,8±1,4	14,5±2,1*	15,5±1,2	14,1±1,2*