

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - CFT

**Respostas ecofisiológicas de espécies da sucessão
secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na
Amazônia central**

Carlos Eduardo Moura da Silva

Manaus – AM

Abril, 2009

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA

Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - CFT

**Respostas ecofisiológicas de espécies da sucessão
secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na
Amazônia central**

Carlos Eduardo Moura da Silva

Orientador: José Francisco de Carvalho Gonçalves

Tese apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências de Florestas Tropicais, área de concentração: Ecofisiologia Florestal.

Fonte Financiadora:

Projeto LBA (ND11)

Manaus – AM

Abril, 2009

FICHA CATALOGRÁFICA

S586	<p>Carlos Eduardo Moura da Silva</p> <p>Respostas ecofisiológicas de espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia central / Carlos Eduardo Moura da Silva. --- Manaus: [s.n], 2009.</p> <p>xii, 97f: Il.</p> <p>Tese (doutorado) INPA, Manaus, AM, 2009</p> <p>Orientador: José Francisco de Carvalho Gonçalves</p> <p>Área de concentração: Ecofisiologia Florestal</p> <p>1. Ecofisiologia florestal 2. Vegetação secundária 3. Área degradada 4. Dinâmica de nutrientes 5. Trocas gasosas 6. Indicadores de estresse. I. Título</p> <p>CDD 19. ed. 634.956</p>
------	--

Sinopse:

As características fotossintéticas, hídricas e nutricionais de cinco espécies da vegetação secundária em sítios da regeneração natural situados ao norte de Manaus-AM foram investigadas com o propósito de identificar o efeito das diferentes idades de abandono das áreas de pastagens sobre as trocas gasosas, estado nutricional do solo e das plantas, assim como os indicadores de estresse das espécies (*Vismia japurensis*, *Vismia cayennensis*, *Bellucia grossularioides*, *Laetia procera* e *Goupia glabra*) crescendo numa cronossequência sucessional.

Palavras-chave: Áreas degradadas abandonadas, Sucessão secundária, Fotossíntese, Eficiência no uso dos nutrientes, Fluorescência da clorofila *a*

Key-words: Abandoned degraded lands, Secondary succession, Photosynthesis, Nutrient use efficiency, Chlorophyll *a* fluorescence

Aos meus pais

Dedico

Agradecimentos

À Deus, por ter iluminado mais uma importante fase da minha vida.

Aos meus pais, pelo incentivo que sempre me deram para continuar os estudos.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA-CFT), pelo incentivo no aprendizado científico.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais, pela oportunidade.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES, pela bolsa concedida.

Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais - PDBFF, pela disponibilização da área experimental.

Ao Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves, pela amizade, fator importante do relacionamento humano no ambiente de trabalho; pela orientação técnica durante a execução do estudo; pelo respeito, digno de pessoas extremamente compreensivas e humildes; pela confiança, virtude de pessoas que acreditam no potencial de outras pessoas; e, principalmente, pela valiosa contribuição teórica ao meu aprendizado que servirá de base para toda a minha carreira profissional.

Ao Projeto LBA, em especial ao Dr. Manzi, pelo apoio logístico disponibilizado para a realização das coletas de campo.

Ao Dr. Ulysses dos Santos Junior, pela valiosa colaboração durante a execução deste estudo.

Ao Jair Garcia, pela amizade e apoio técnico durante as coletas no campo, pois, sem sua ajuda tudo teria sido mais difícil.

Ao Glaudecy Ribeiro, pela contribuição técnica durante as coletas e análises laboratoriais.

À equipe do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (INPA-CPST): Adamir Nina Junior, Andréia Fernandes, Cristiane Santos, Eneida Oliveira, Jailane Corrêa, Larissa Chevreuil, Maciel Ferreira, Michel Blind, Moisés Rolim, Regiane Bernardes, Roniscley Santos e Stephanny Anry Kudo, pelo apoio técnico e pelos momentos de alegria durante os dias que convivemos juntos.

À Ana Clícia, pela contribuição administrativa durante todo o curso de doutorado.

À toda a equipe do Laboratório Temático de Solos e Plantas (INPA-CPCA): Edivaldo Chaves, Jonas Filho, Márcio, Orlando, Raimundo e Tânia Pimentel, pela valiosa ajuda durante a realização das análises químicas de solos e plantas.

Aos colegas das turmas de Mestrado e de Doutorado do CFT, pelos agradáveis momentos compartilhados.

Meus sinceros agradecimentos

Resumo

O desflorestamento na Amazônia contribui para a redução do bioma amazônico com reflexos diretos e indiretos sobre as mudanças climáticas regionais e globais, respectivamente. Neste contexto, o avanço agropecuário ainda é o principal responsável pela formação de mais áreas desmatadas. Considerando que as pastagens se tornam insustentáveis devido à baixa fertilidade dos solos e ao baixo emprego de tecnologia de produção, em pouco tempo estas áreas são abandonadas dando lugar a uma vegetação secundária emergente típica dessas áreas. Para tentar entender as estratégias adotadas pelas espécies arbóreas mais frequentes (Sucessional inicial (pioneiras): *Vismia japurensis* e *Vismia cayennensis*; Sucessional intermediária: *Bellucia grossularioides* e *Laetia procera*; Sucessional tardia: *Goupia glabra*), as características ecofisiológicas foram determinadas e relacionadas com a cronossequência sucessional da vegetação secundária, em diferentes períodos de precipitação. O estudo foi realizado em capoeiras com idades variando de 0-19 anos, localizada na área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais-PDBFF (02°34'S, 60°07'W). As características químicas dos solos foram determinadas, bem como, os teores dos nutrientes foliares, área foliar específica, potencial hídrico foliar e parâmetros envolvidos nas trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*. As concentrações de N, P e K aumentaram, enquanto que Ca e Mg diminuíram no solo com a idade das capoeiras. Os teores foliares de alguns nutrientes, assim como a eficiência no uso variaram, tanto entre as espécies quanto em função das idades das capoeiras. A resposta da taxa fotossintética foi diferente entre as espécies, com maiores valores para as espécies sucessionais iniciais na ordem de 14-17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, e menores valores para as espécies sucessionais tardias (8-10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Os maiores valores de A_{max} foram observados para as espécies do gênero *Vismia*. As variáveis A_{max} , g_s , R_d e E diminuíram seus valores com as idades das capoeiras para a maioria das espécies, com exceção de *G. glabra*. As espécies *G. glabra* e *L. procera* exibiram redução nas respostas fotossintéticas no período de baixa precipitação. Observou-se também uma típica curva do transiente da fluorescência da clorofila *a* (OJIP) entre as espécies, com modificações nos transientes para *G. glabra* e *L. procera* no período de baixa precipitação. O índice de desempenho das espécies aumentou com as idades das capoeiras, com destaque para *B. grossularioides* e *L. procera*. As plantas situadas nas capoeiras novas dissiparam mais energia em forma de fluorescência do que nas capoeiras mais velhas. A máxima eficiência quântica do fotossistema II aumentou nas espécies em função das idades das capoeiras, na ordem de 0,80 para 0,83. O potencial hídrico foliar apresentou pequena variação entre as espécies e,

também, com as idades das capoeiras. Tanto os valores do índice de conteúdo de clorofila quanto os valores da área foliar específica aumentaram com as idades das capoeiras para todas as espécies. A análise do conjunto de variáveis sugere que as espécies diferem entre si no que se refere à posição dentro do grupo sucessional e que, apesar da melhoria nas condições nutricionais em função das idades das capoeiras, sua eficiência no uso dos mesmos foi limitada. Além disso, aumentos nos valores de área foliar específica, reduções nas taxas fotossintéticas e diminuição na dissipação de energia em função das idades das capoeiras, de certa forma, levam a um entendimento de que modificações referentes à plasticidade das plantas possam ter ocorrido com o tempo, e que essas modificações, normalmente, são também associadas a alterações na disponibilidade de irradiância. Portanto, vale ressaltar a importância das espécies da sucessão secundária, no que concerne à captação e utilização dos recursos primários disponíveis, nos primeiros 15 anos de crescimento sobre pastagens abandonadas e destacar o seu relevante papel na redução do carbono atmosférico frente às atuais mudanças no cenário amazônico.

Abstract

Deforestation contributes to reducing the Amazonian biome with direct and indirect effects on regional and global climatic change. Pasture formation continues to be the main driver of the expansion of deforested areas. Amazonian pastures become unsustainable due to low soil fertility and to the small use of production technology the pastures after use become unsustainable and then they are abandoned giving place to emerging secondary forest. To understand the strategies adopted by the more frequent species early secondary successional: *Vismia japurensis* and *Vismia cayennensis*; Mid secondary successional: *Bellucia grossularioides* and *Laetia procera*; Late secondary successional: *Goupia glabra*, the ecophysiological characteristics of the species were determined and relationship with the successional chronosequence. The study was carried in the secondary forests at different stages of regeneration (0-19 years), located in the experimental area of the Forest Fragment Biological Dynamic Project-PDBFF (02°34'S, 60°07'W). The chemical characteristics and soil fertility were measured as well as the nutrients leaf concentration, specific leaf area, water potential, gas exchanges and chlorophyll *a* fluorescence parameters. The N, P and K concentrations increased and while Ca and Mg decreased in the soil with the age of the stand. Leaf nutrient concentrations, as well as nutrient-use efficiencies, varied among the species and in relation stand age. Photosynthetic rate differed among species, with higher values in early successional (14-17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) than in late successional species (8-10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). High values of A_{max} were observed for species in the genus *Vismia*. Values of A_{max} , g_s , R_d , and E declined with stand age for all species except *G. glabra*. *G. glabra* and *L. procera* showed reductions in photosynthetic rate during the low-precipitation season. A typical OJIP transient curve was observed for all species, with modifications for the responses of *G. glabra* and *L. procera* in the low-precipitation season. The performance index of the species increased with stand age, especially for *B. grossularioides* and *L. procera*. Plants in young stands dissipated more energy in the form of fluorescence than did those in old stands. The maximum quantum efficiency of PSII primary photochemistry increased with stand age for all species (0.80 to 0.83). Water potential showed little variation among the species and also varied little with stand age. Both the values of the chlorophyll content index and the specific leaf area increased with stand age for all species. The data suggest that species differ within each successional position group and that resource-use efficiency becomes limited despite the improvement of nutritional conditions with time. Increases in specific leaf area and decreases in photosynthetic rate and dissipation of energy with increasing stand age suggesting that modifications in the plasticity of the plants might have occurred over time and that these

modifications are usually associated with alterations in irradiance readiness. Therefore, the importance of secondary-succession species should be emphasized with regard to reception and use of available primary resources in the first 15 years of growth on abandoned pastures. These species play a role in absorbing atmospheric carbon in the face of current changes in the Amazonian landscape.

Lista de figuras

Capítulo I

- Figura 1: Área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (ZF3), 80 km ao norte de da cidade de Manaus, AM. Fonte: Nascimento & Laurance (2004). 7
- Figura 2: Médias mensais das precipitações pluviométricas durante 10 anos na área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (Fonte: PDBFF). 8
- Figura 3: Ilustração de espécies da vegetação secundária selecionadas para o estudo. a) *Bellucia grossularioides* b) *Laetia procera* c) *Goupia glabra* d) *Vismia japurensis* e) *Vismia cayennensis*. 11
- Figura 4: Potencial hidrogeniônico e teores de alumínio trocável em diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5). 14
- Figura 5: Teores de nitrogênio, fósforo e potássio nas diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5). 15
- Figura 6: Teores de cálcio e magnésio nas diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5). 16
- Figura 7: Teores de ferro, zinco e manganês nas diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5). 17
- Figura 8: Fotossíntese líquida de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação (A = alta precipitação; B = baixa precipitação). Bg = *B. grossularioides*; Gg= *G. glabra*; Lp = *L. procera*; Vc = *V. cayennensis*; e Vj = *V. japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idades, não diferem estatisticamente ($p>0,05$). As barras verticais finas representam o desvio padrão (n=5). 25

Capítulo II

Figura 1: Curva resposta da fotossíntese ajustada em função do aumento da irradiância de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●)..... 51

Figura 2: Curva resposta da fotossíntese ajustada ao aumento da irradiância de cinco espécies pioneiras numa cronosequência da vegetação secundária em classe de idades de 0-3 (●), 5-8 (△), 10-13 (◇) e >15 (■) anos, sobre pastagens abandonadas, em dois períodos de precipitação..... 52

Figura 3: Correlação entre os valores da fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) observada e estimada pelo modelo da equação exponencial, de cinco espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*..... 53

Figura 4: Relação entre fotossíntese máxima de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. Cada ponto representa a média obtida de 5 a 20 repetições. 54

Figura 5: Relação entre concentração interna de CO_2 e condutância estomática de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●)..... 55

Figura 6: Relação entre fotossíntese máxima e condutância estomática de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●)..... 55

Figura 7: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para trocas gasosas de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) (n=5)..... 58

Capítulo III

Figura 1: Transiente da florescência da clorofila *a* de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional com idade variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. 73

Figura 2: Relação entre índice de desempenho de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. Cada ponto representa média variando de 5 a 20 repetições. 75

Figura 3: Relação entre índice de desempenho de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●). 75

Figura 4: Índice de desempenho de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em períodos de alta (coluna cinza) e de baixa (coluna branca) precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para classe de idade, e minúscula, para período de precipitação, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões (n=5). 76

Figura 5: Razões de fluxo de cinco espécies pioneiras numa cronosequência da vegetação secundária com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idade, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões (n=5). 79

Figura 6: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para razões de fluxo de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) (n=5). 80

Figura 7: Fluxo fenomenológico de cinco espécies pioneiras numa cronosequência da vegetação secundária com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idade, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões (n=5). 83

Figura 8: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para fluxo fenomenológico de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) ($n=5$). 84

Figura 9: Relação entre potencial hídrico foliar de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●). 85

Figura 10: Potencial hídrico foliar de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para classe de idade, e minúscula, para período de precipitação, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões ($n=5$). 85

Figura 11: Relação entre índice de conteúdo de clorofila de espécies da sucessão secundária e idade estimada de abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. 86

Figura 12: Relação entre índice de conteúdo de clorofila de cinco espécies da sucessão secundária e idade estimada de abandono da pastagem. Bg = *B. grossularioides* (■); Gg = *G. glabra* (◇); Lp = *L. procera* (△); Vc = *V. cayennensis* (○); e Vj = *V. japurensis* (●). 86

Figura 13: Relação entre área foliar específica de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. 87

Figura 14: Relação entre área foliar específica de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●). 88

Lista de tabelas

Capítulo I

Tabela 1: Idade das capoeiras selecionadas para o estudo.	9
Tabela 2: Relação entre teor de nutriente em diferentes profundidades do solo e idade das capoeiras após abandono da pastagem.	18
Tabela 3: Teores dos macronutrientes foliares de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.	20
Tabela 4: Teores dos micronutrientes foliares de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.	22
Tabela 5: Relação entre teor de nutriente foliar de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.	24
Tabela 6: Eficiência no uso dos macronutrientes por espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.	26
Tabela 7: Eficiência no uso dos micronutrientes por espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.	28
Tabela 8: Relação entre eficiência no uso dos nutrientes de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.	30

Capítulo II

Tabela 1: Relação entre trocas gasosas de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.	54
Tabela 2: Trocas gasosas de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.	57

Capítulo III

Tabela 1: Área relativa e fluorescência máxima (F_m) de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades, em dois períodos de precipitação.	74
--	----

Tabela 2: Relação entre razões de fluxo de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. 77

Tabela 3: Relação entre fluxo fenomenológico de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. 81

Tabela 4: Índice de conteúdo de clorofila de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação. 87

Tabela 5: Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação. 88

Sumário

RESUMO	I
ABSTRACT	III
LISTA DE FIGURAS	V
LISTA DE TABELAS	IX
1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1. Objetivo geral.....	4
2.2. Objetivos específicos.....	4
CAPÍTULO I.....	5
INTERFACE NUTRICIONAL SOLO-PLANTA DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL.....	5
1. INTRODUÇÃO	5
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	7
2.1. Local de estudo.....	7
2.2. Histórico de uso das áreas experimentais.....	8
2.3. Espécies selecionadas.....	9
2.4. Determinação da fertilidade do solo.....	11
2.5. Determinação da fotossíntese líquida.....	12
2.6. Determinação do estado nutricional da planta.....	12
2.7. Eficiência no uso dos nutrientes.....	12
2.8. Delineamento experimental e análises estatísticas.....	13
3. RESULTADO	14
3.1. Característica química e de fertilidade do solo.....	14
3.2. Macronutrientes foliares.....	19
3.3. Micronutrientes foliares	21
3.3. Fotossíntese líquida	24
3.4. Eficiência no uso dos nutrientes.....	25
4. DISCUSSÃO.....	31
5. CONCLUSÕES.....	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37

CAPÍTULO II	46
TROCAS GASOSAS DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL	46
1. INTRODUÇÃO	46
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	48
2.1. Local de estudo.....	48
2.1. Determinação das trocas gasosas a diferentes intensidades de irradiância.....	48
2.2. Ajuste da “curva de luz”	49
2.3. Delineamento experimental e análise estatística	49
3. RESULTADOS	51
3.1. Curva resposta da fotossíntese em função da irradiância.....	51
3.2. Trocas gasosas.....	52
4. DISCUSSÃO.....	60
5. CONCLUSÕES.....	63
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
CAPÍTULO III	67
INDICADORES DE ESTRESSE DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL	67
1. INTRODUÇÃO	67
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	69
2.1. Local de estudo.....	69
2.2. Determinação da fluorescência da clorofila <i>a</i> e curva OJIP.....	69
2.3. Determinação do potencial hídrico foliar.....	70
2.4. Determinação da área foliar específica.....	70
2.5. Delineamento experimental e análise estatística	70
3. RESULTADOS	72
3.1. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	72
3.2. Potencial hídrico foliar	84
3.3. Índice de conteúdo de clorofila	86
3.4. Área foliar específica.....	87
4. DISCUSSÃO.....	90
5. CONCLUSÕES.....	93
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94

1. INTRODUÇÃO

A bacia amazônica compreende uma área de aproximadamente seis milhões de km², sendo, portanto, considerada a maior área de floresta tropical remanescente do mundo. Essa grande extensão de floresta tropical tem sido reduzida de forma intensa, nas últimas três décadas, em decorrência das mudanças no uso da terra, particularmente, devido à implantação de grandes projetos que buscam o desenvolvimento da região (Nepstad *et al.*, 2000; Fearnside *et al.*, 2007; Malhi *et al.*, 2008).

O desmatamento anual na Amazônia, que atualmente corresponde a 11.532 km² (INPE, 2008), e a posterior conversão da floresta para pastagens e/ou agricultura tem sido considerado a forma mais comum de utilização das áreas de cobertura florestal amazônica (Fearnside & Guimarães, 1996; Margulis, 2003; Dantas & Fontinele, 2005). O fato é que, a formação de pastagens caracteriza-se como sendo predominante no uso dessas áreas, e o mais preocupante é que tais áreas são frequentemente abandonadas após declínio da produtividade (Alves *et al.*, 1997; Fearnside & Barbosa, 1998; Veiga *et al.*, 2004). Atualmente, as áreas de pastagens abandonadas correspondem a 20% da zona úmida da Amazônia (Schneider *et al.*, 2000) e são dominadas por uma cobertura sucessional secundária espontânea e agressiva adaptada às novas condições dos fatores abióticos primários como luz, temperatura, água e nutrientes (Serrão & Homma, 1991). As espécies que compõem essa vegetação são principalmente as dos gêneros *Vismia*, *Bellucia*, *Laetia*, *Goupia*, etc. (Puerta, 2002; Monaco *et al.*, 2003). Durante o processo sucessional, as áreas de pastagens abandonadas passam de fraca cobertura de gramíneas e poucas árvores de espécies pioneiras (0-3 anos) para densa vegetação arbórea dominada por espécies do gênero *Vismia*, que, após 15 anos, aproximadamente, apresentam diminuição no domínio dessa espécie e declínio na cobertura de sub-bosque das espécies pioneiras, resultando num aumento de comunidades de árvores com copa fechada e alta biomassa (Feldpausch *et al.*, 2005). Dessa forma, a regeneração natural da vegetação secundária nas áreas de pastagens abandonadas, devido à alta taxa de crescimento dessas plantas, tem sido proposta como importante sumidouro de carbono para mitigar o aumento dos níveis de carbono atmosférico, pois, acredita-se que este potencial dreno de CO₂ tem considerável participação no papel da ciclagem em escala regional (Schimel *et al.*, 1996; Moran *et al.*, 2000; Silver *et al.*, 2000).

Diversos estudos têm quantificado o acúmulo de biomassa e, conseqüentemente, o sequestro de carbono pela vegetação secundária na bacia amazônica (Saldarriaga *et al.*, 1988; Uhl *et al.*, 1988; Fearnside e Guimarães, 1996; Alves *et al.*, 1997; Houghton *et al.*, 2001;

Feldpausch *et al.*, 2004). Contudo, o efeito da regeneração dessa vegetação secundária no balanço global do carbono ainda é pouco difundido (Fearnside & Laurance, 2004). A magnitude desse sumidouro de carbono é imprecisa em função da escassez de informações reais das extensas áreas da vegetação secundária e do desconhecimento sobre as características fotossintéticas *in situ* da maioria das espécies que compõem o quadro sucessional (Alves *et al.*, 1997; Lucas *et al.*, 2002). Isso porque os estoques e trocas de carbono da floresta e a atmosfera também são influenciados pelas diferenças fisiológicas das plantas associadas à idade da vegetação, grupo funcional e efeitos dos distúrbios ocasionados (Law *et al.*, 2001).

Outro fato interessante é que a assimilação de carbono pode ser diferenciada por mudanças sazonais, como por exemplo, o regime de chuva, como normalmente ocorre na Amazônia (períodos de alta e de baixa precipitação), uma vez que o comportamento fotossintético das plantas, de maneira geral, é diretamente influenciado pelo regime de água no contínuo solo-planta-atmosfera (Franks & Farquhar, 1999; Turnbull *et al.*, 2003). A adequada disponibilidade de água é essencial para o melhor desempenho do processo fotossintético. Assim, em plantas que são expostas ao déficit hídrico, a assimilação de CO₂ torna-se alterada, porque as taxas fotossintéticas são altamente relacionadas com a taxa da condutância estomática, uma vez que, para absorver CO₂ do meio externo, as plantas perdem água e, para diminuir estas perdas, restringem a entrada de CO₂ para o interior das folhas. Como consequência, a fotossíntese torna-se limitada pela redução da concentração de CO₂ intercelular (Buckley *et al.*, 1999; Lawlor, 2002). Assim, o processo de transpiração é considerado como o principal fenômeno envolvido na perda de água pelas plantas, na qual menos de 1% da água movimentada no contínuo solo-planta-atmosfera é utilizada na fixação de carbono, sendo a maior parte perdida na transpiração (Amthor, 1995). Além disso, o comportamento nutricional de árvores florestais pode variar bastante durante seu crescimento como resultado de mudanças no metabolismo e transporte interno causado pela variação na disponibilidade de água em períodos distintos de precipitação, interferindo na oferta e na distribuição de nutrientes do solo para as plantas (Leitão & Silva, 2004). Dessa forma, a retranslocação de alguns minerais pode ser estratégia adotada pelas plantas para permitir a manutenção das atividades metabólicas, principalmente, em períodos sujeitos ao estresse hídrico (Villela & Lacerda, 1992; Leitão & Silva, 2004). Neste contexto, o crescimento e o desenvolvimento das plantas tornam-se diretamente influenciados pelo regime de chuvas e, devido a esses preceitos, pesquisas direcionadas tentam entender os mecanismos envolvendo as respostas das plantas a essas variações no ambiente (Battey, 2000).

Para quantificar a assimilação de carbono e, por conseguinte, contribuir para prever futuras mudanças no acúmulo de CO₂ pelas plantas da vegetação secundária, as respostas ecofisiológicas de espécies pioneiras mais frequentes crescendo sobre áreas de pastagens abandonadas foram determinadas e relacionadas com os fatores abióticos primários (água e nutrientes, por exemplo) para se observar a efetiva participação desses fatores sobre as respostas fotossintéticas pela vegetação secundária emergente, numa cronosequência sucessional e em diferentes períodos de precipitação na Amazônia central.

Para tanto, três capítulos discorrem sobre a ecofisiologia de espécies sucessionais arbóreas mais frequentes crescendo em áreas de pastagens abandonadas na Amazônia central; são eles:

I - Interface nutricional solo-planta de espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia central.

II - Trocas gasosas de espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia central.

III - Indicadores de estresse de espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia central.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

O objetivo deste estudo foi investigar as respostas ecofisiológicas e nutricionais de espécies da sucessão secundária crescendo sobre áreas de pastagens abandonadas nos períodos de alta e de baixa precipitação na Amazônia central.

2.2. Objetivos específicos

- Determinar os teores dos macro e micronutrientes do solo e do tecido foliar de espécies da sucessão secundária e avaliar a eficiência no uso dos nutrientes pelas plantas, em distintos períodos de precipitação.
- Determinar as trocas gasosas de espécies da sucessão secundária e relacionar com os parâmetros de fertilidade do solo, hídricos e nutricionais das espécies, em distintos períodos de precipitação.
- Avaliar a fluorescência da clorofila *a* como importante indicador de estresse e relacionar com o estado nutricional e hídrico das espécies da sucessão secundária, em distintos períodos de precipitação.

CAPÍTULO I

INTERFACE NUTRICIONAL SOLO-PLANTA DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL

1. INTRODUÇÃO

No contexto das mudanças climáticas, a floresta amazônica apresenta grande importância mundial e representa papel importante no clima regional e global, principalmente, por possuir considerável quantidade de carbono estocado na vegetação e extensa bacia hidrográfica (Correia *et al.*, 2007; Cândido *et al.*, 2007; Nobre *et al.*, 2007; Malhi *et al.*, 2008). Mesmo com toda relevância, percebe-se que importante área de floresta na Amazônia tem sido reduzida nas últimas décadas devido, principalmente, a ações antrópicas e ao modelo de desenvolvimento econômico adotado para a região (Nepstad *et al.*, 2000, Fearnside & Laurance, 2004).

Dentre as ações antrópicas destaca-se o desmatamento que, de maneira geral, leva a alteração no funcionamento dos ecossistemas, gerando impactos sobre a estrutura e a fertilidade dos solos, sobre o ciclo hidrológico, perda da biodiversidade, redução do carbono estocado o que, de certa forma, inverte a lógica do benefício da floresta que passa a constituir importante fonte de emissão de gases que causam o efeito estufa (Houghton *et al.*, 2000; Fearnside, 2005; Phillips *et al.*, 2008).

O processo de ocupação da região amazônica já levou a eliminação de considerável parcela da floresta através do corte e queima da vegetação e, nesse contexto, a pecuária em larga escala é responsável por aproximadamente 70% de toda a perda da floresta (Fearnside & Barbosa, 1998; Margulis, 2003; Veiga *et al.*, 2004; Piketty *et al.*, 2005). No processo tradicional de formação e utilização de pastagens cultivadas na Amazônia, uma grande quantidade de nutrientes é adicionada ao solo de uma única vez através das cinzas, proporcionado pelo corte e queima da vegetação, aumentando de forma significativa sua fertilidade (Kauffman *et al.*, 1998). No entanto, essa fertilidade não se mantém por muito tempo, pois, os teores de determinados nutrientes, como os de fósforo, por exemplo, diminuem rapidamente, contribuindo para o declínio da produtividade e o posterior abandono da pastagem (Serrão *et al.*, 1982). Esse declínio é caracterizado por redução na produção de forragem tornando o solo exposto e favorecendo a posterior invasão de plantas arbóreas

pioneiras e herbáceas adaptadas a solos com baixa fertilidade (Serrão *et al.*, 1982; Glenn-Lewin *et al.*, 1992; Meirelles, 1993; Dias Filho, 1998). Espécies pioneiras como as do gênero *Vismia* brotam rapidamente nessas áreas e dominam a pastagem abandonada (Williamson *et al.*, 1998; Mesquita *et al.*, 2001; Puerta, 2002; Monaco *et al.*, 2003).

O fornecimento adequado de nutrientes tem considerável importância para atender ao perfeito funcionamento da planta (Wykoff *et al.*, 1998; Wissuwa, 2003). Portanto, em solos com sérias deficiências nutricionais, como normalmente ocorrem em pastagens abandonadas na Amazônia, o suprimento de nutrientes é limitado comprometendo o bom desempenho de vários processos fisiológicos e, conseqüentemente, pode refletir em redução no acúmulo de biomassa (Silva *et al.*, 2006). A influência do estado nutricional das plantas sobre a fotossíntese ocorre de muitas maneiras, ou seja, alguns nutrientes são exigidos para a formação dos cloroplastos, outros para a síntese de proteínas ou pigmentos dos cloroplastos, participam da cadeia transportadora de elétrons, bem como, tem influência no crescimento da planta (Wykoff *et al.*, 1998). Os efeitos bioquímicos sobre a fotossíntese e a respiração acontecem porque os elementos minerais são componentes integrantes das enzimas e dos pigmentos ou, ainda, ativadores diretos do processo fotossintético e outros processos metabólicos na planta (Amthor, 1995). Quando o suprimento desses nutrientes é inadequado, algumas plantas desenvolvem desordens fisiológicas manifestadas por sintomas característicos de deficiência (McCauley *et al.*, 2003). Um nutriente pode ter várias funções dentro da planta, porém, o sintoma mais característico é aquele a qual o nutriente apresenta função específica dominante, causando um sintoma mais visível que outro (Grundon *et al.*, 1997). Contudo, alguns nutrientes, mesmo sendo limitantes para o crescimento e desenvolvimento da planta, por se apresentarem em baixas concentrações no solo, por exemplo, sob áreas de pastagens abandonadas, conseguem suprir de maneira adequada algumas espécies agressivas tipicamente adaptadas a solos com séria limitação mineral (Silva *et al.*, 2006).

Dessa forma, o conhecimento dos mecanismos envolvidos na utilização dos nutrientes pelas diferentes espécies que revegetam ambientes alterados em diferentes estágios sucessionais, pode ser de grande importância para o entendimento das estratégias adotadas pelas plantas na assimilação de carbono em áreas de pastagens abandonadas. Portanto, o objetivo deste estudo foi investigar a dinâmica de nutrientes e sua eficiência na utilização por espécies da vegetação secundária numa cronossequência sucessional sobre áreas de pastagens abandonadas na Amazônia central.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

O experimento foi realizado em áreas que compõem uma cronossequência de vegetação secundária (“capoeira”) crescendo sobre áreas de pastagens abandonadas distribuídas em três fazendas: 1) Dimona; 2) Esteio; e 3) Porto Alegre, localizadas nos km 63 e 72 da rodovia BR-174 (área do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF, ZF3), ao norte da cidade de Manaus (Figura 1). O solo da região é classificado como Latossolo Amarelo distrófico, com moderada a alta acidez e pobre em nutrientes (Chauvel, 1982). O clima é tropical úmido do tipo *Afi*, segundo a classificação de Köppen (1948) e a temperatura média é de 26 e 28°C nas estações de alta e de baixa precipitação, respectivamente. A precipitação anual varia de 1900 a 2322 mm. Os meses de março a maio são os mais chuvosos, com precipitação média de 300 mm, e de agosto a outubro os de baixa precipitação, com média abaixo de 100 mm (PDBFF, 2008) (Figura 2). A vegetação é classificada como floresta de terra firme sempre verde com dossel fechado, associada à vegetação secundária em diferentes idades de abandono da área (Lovejoy & Bierregaard, 1990).

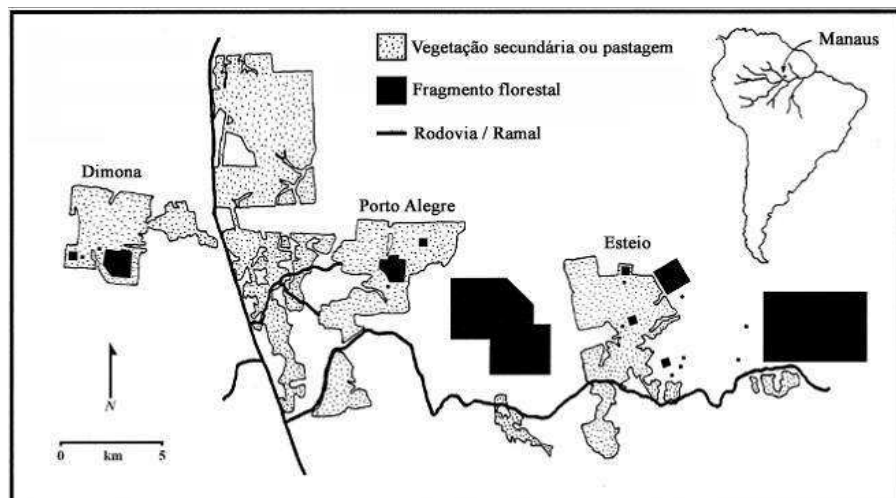


Figura 1: Área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (ZF3), 80 km ao norte de da cidade de Manaus, AM. Fonte: Nascimento & Laurance (2004).

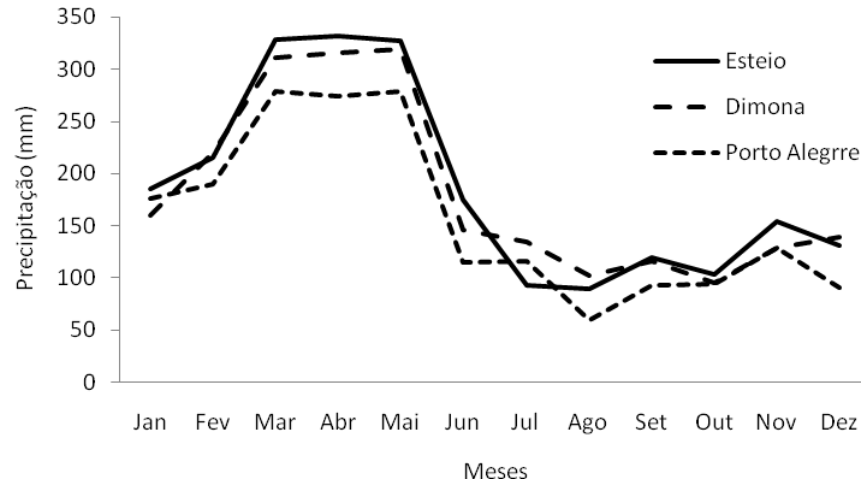


Figura 2: Médias mensais das precipitações pluviométricas durante 10 anos na área experimental do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais – PDBFF (Fonte: PDBFF).

A cronossequência sucessional da vegetação secundária foi identificada e classificada utilizando-se a idade de abandono da área como critério, de acordo com estudo realizado por Moreira (2003) (Tabela 1), e agrupadas em classes de idades: 0-3, 5-8, 10-13 e >15 anos. As plantas foram selecionadas levando-se em consideração o diâmetro a altura do coleto (DAC) e/ou diâmetro a altura do peito (DAP) semelhante, sendo representativos de cada idade, assim, criou-se um padrão de idade da vegetação secundária em cada idade de abandono da área.

2.2. Histórico de uso das áreas experimentais

As áreas utilizadas neste estudo correspondem às áreas de projetos implantados a partir da década de 70 com incentivos fiscais do Governo Federal, que tinham como finalidade ajudar no avanço agropecuário na região amazônica. Após corte dos incentivos e declínio da produtividade, essas áreas foram gradualmente abandonadas. Atualmente, apresentam-se recobertas por vegetação secundária em diferentes idades de abandono. Nestas áreas, a formação das pastagens consistia do corte e queima da vegetação e, em seguida, o estabelecimento de plantios de gramíneas, como, por exemplo, *Brachiaria brizantha* e *Brachiaria humidicola* para alimentação do gado. Todo ano eram realizados cortes e queimas para controle da vegetação emergente, favorecendo a incorporação de nutrientes no solo por meio das cinzas. Porém, depois de repetidos processos de queima, as áreas de pastagens

passaram a exibir sinais claros de degradação, sendo então abandonadas e dando lugar a espécies pioneiras, como as dos gêneros *Vismia*, *Bellucia*, *Laetia*, *Goupia*, etc., típicas de vegetação secundária sobre pastagens degradadas (Feldpausch *et al.*, 2005; PDBFF, 2008).

Tabela 1: Idade das capoeiras selecionadas para o estudo.

Capoeira	Fazenda	Idade estimada (anos)
1	Esteio	1
2	Esteio	2
3	Esteio	3
4	Porto Alegre	3
5	Porto Alegre	3
6	Esteio	7
7	Esteio	8
8	Dimona	8
9	Dimona	8
10	Dimona	8
11	Esteio	11
12	Esteio	12
13	Dimona	12
14	Dimona	13
15	Dimona	13
16	Dimona	17
17	Dimona	17
18	Dimona	17
19	Esteio	19
20	Esteio	19

Fonte: Moreira, 2003.

2.3. Espécies selecionadas

Na área de estudo, foram selecionadas cinco espécies com maior frequência sobre áreas de pastagens abandonadas, de acordo com estudo realizado por Mesquita *et al.* (2001). As espécies selecionadas foram as seguintes (Figura 2):

- *Bellucia grossularioides* Triana. - Melastomataceae - Secundária intermediária: Árvores de pequeno a médio porte que apresenta sapopemas quando adultas. O gênero não apresenta grande importância econômica, podendo ser usada como frutos comestíveis e na fabricação artesanal de tintas. As folhas desta espécie são grandes, de forma oval, com aproximadamente 15-25 cm de comprimento. Apresentam frutificação irregular durante o ano todo. Essa espécie ocorre no Brasil, América Central, Colômbia, Venezuela, Guianas e Bolívia (Ribeiro *et al.*, 1999; Maciel *et al.*, 2003, Bentos *et al.*, 2008).

- *Laetia procera* (Poepp.) Eichler. - Flacourtiaceae - Secundária intermediária: Árvore de dossel de 3-12 m de altura, apresentando tronco circular de base reta. Sua madeira é empregada em construções de pontes, pisos, revestimento e carpintaria. Apresentam folhas compostas, folíolos alternos, com aproximadamente 8-12 cm de comprimento. Essa espécie frutifica uma vez a cada ano. Ocorre em toda a América Central e Norte da América do Sul (Ribeiro *et al.*, 1999; Maciel *et al.*, 2003; Bentos *et al.*, 2008).

- *Goupia glabra* Aubl. - Celastraceae - Secundária tardia: Árvore apresentando de 3-20 m de altura e copa piramidal com tronco retilíneo e cilíndrico de base reta a acanalada. Ramos e folhas novas são completamente cobertos de pêlos tornando-se glabros somente mais tarde, o que deu origem ao nome científico. Possuem folhas simples, alternas de 5-13 cm de comprimento. Sua frutificação é irregular durante o ano todo. Apresenta excelente regeneração natural em clareiras e em áreas desmatadas ou levemente queimadas. Essa espécie ocorre no Brasil, Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela, Colômbia e Panamá (Maciel *et al.*, 2003; Schwengber & Smiderle, 2005; Bentos *et al.*, 2008).

- *Vismia jaypurensis* Reich. - Clusiaceae - Pioneira: Árvore com a base do tronco reta apresentando de 3-10 m de altura com densa ramificação e apresenta látex alaranjado. As folhas apresentam pilosidade ferrugínea. Habitam florestas de planícies sempre verdes, savanas, frequentemente sobre areia branca. Apresenta frutificação anual. Geralmente ocorrem em vegetação secundária (Ribeiro *et al.*, 1999; Maciel *et al.*, 2003; Bentos *et al.*, 2008).

- *Vismia cayennensis* (Jacq.) Pers. - Clusiaceae – Pioneira: Árvore de 2-15 m de altura; galhos curtos. Apresentam folhas pequenas com aproximadamente 8-10 cm de comprimento. Frutifica uma vez a cada ano. Aparecem nos limites de florestas de montanhas baixas ou áreas planas de florestas secundárias sempre verdes, semidecíduas e savanas. Ocorrem na Bolívia, Amazônia, Colômbia, Guiana, Suriname, Guiana Francesa e nordeste do Brasil (Ribeiro *et al.*, 1999; Maciel *et al.*, 2003; Bentos *et al.*, 2008).

A escolha das espécies no campo obedeceu ao critério de diâmetro do fuste semelhante. Dessa forma, entendia-se que as espécies apresentavam aproximadamente mesma idade, em cada classe da sucessão da vegetação secundária.



Figura 3: Ilustração de espécies da vegetação secundária selecionadas para o estudo. a) *Bellucia grossularioides* b) *Laetia procera* c) *Goupia glabra* d) *Vismia japurensis* e) *Vismia cayennensis*.

2.4. Determinação da fertilidade do solo

A fertilidade do solo sob cobertura da vegetação secundária nas diferentes idades da cronossequência sucessional foi obtida a partir de determinações das concentrações dos nutrientes (macro e micronutrientes) e do potencial hidrogeniônico do solo (pH). A determinação consistiu da coleta de amostra composta por área selecionada (idade da vegetação) nas profundidades de 0-2,5; 2,5-7,5; 7,5-20 e 20-40 cm. As coletas nas profundidades de 0 a 7,5 cm foram feitas utilizando-se cilindros metálicos, enquanto que, nas profundidades de 7,5 a 40 cm, as coletas foram feitas utilizando-se trado (tipo holandês). As amostras coletadas foram secas ao ar, destorroadas, peneiradas (2 mm) e submetidas às análises químicas. Os valores do pH foram obtidos pela medição eletroquímica da concentração efetiva de íons de H^+ na solução do solo por meio de eletrodos combinados imerso em solução solo:água (1:2,5). Os teores de nitrogênio total (N) foram determinados pelo método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota do extrato amostral obtido após digestão sulfúrica. Os macronutrientes cálcio (Ca), magnésio (Mg), assim como o elemento alumínio (Al) foram obtidos por extração com KCl 1 mol L^{-1} e determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin-Elmer 1100B). Os teores dos nutrientes fósforo (P), potássio (K), ferro (Fe), zinco (Zn) e manganês (Mn) foram extraídos com solução de Mehlich 1 (HCl $0,05 \text{ mol L}^{-1} + H_2SO_4$ $0,0125 \text{ mol L}^{-1}$), sendo que o P foi determinado por espectrofotometria do visível (Jenway 6105 UV/VIS) e o K juntamente com os micronutrientes foram determinados por espectrometria de absorção atômica (Embrapa, 1999).

2.5. Determinação da fotossíntese líquida

As determinações das taxas de fotossíntese líquida (A) e respiração foliar no escuro (R_d) foram realizadas por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA) portátil, de sistema aberto, modelo LI-COR 6400, no período compreendido entre 8 e 11h. As respostas fotossintéticas à intensidade luminosa foram determinadas para uma densidade de fluxo de fótons (PPDF) de 0 e de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ com a câmara foliar ajustada para operar com concentração de CO_2 , temperatura e vapor de H_2O em torno de $380 \pm 3 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $30 \pm 1^\circ\text{C}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente (Silva *et al.*, 2008). Os dados foram obtidos em folhas saudáveis que, após determinação da fotossíntese, foram destinadas à análise nutricional.

2.6. Determinação do estado nutricional da planta

A verificação do estado nutricional das espécies foi obtida a partir da coleta de amostras foliares obedecendo aos seguintes critérios: a) folhas situadas no terço superior da copa; b) com plena exposição ao sol; c) completamente expandidas; e d) em bom estado fitossanitário. Após a coleta, as amostras foliares foram colocadas em sacos de papel e, no prazo máximo de 24h, foram levadas à estufa com ventilação forçada a 65°C permanecendo durante 72h. Em seguida, as amostras foram moídas e, do material, 0,5g de matéria seca foi retirada e submetida à pré-digestão durante uma noite e depois foi realizada a digestão nitro-perclórica ($\text{HNO}_3 + \text{HClO}_4$). O processo de digestão foi feito a temperatura crescente e gradativa até 200°C , durante cerca de quatro horas (Embrapa, 1999). Após o processo de digestão, o extrato amostral foi utilizado nas diferentes determinações: o teor de P foi determinado por espectrofotometria (Jenway 6105 UV/VIS). Os macronutrientes (K, Ca e Mg) e os micronutrientes (Fe, Zn e Mn) foram determinados por espectrofotometria de absorção atômica (Perkin-Elmer 1100B). O N total foi determinado pelo método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota do extrato amostral obtido após digestão sulfúrica, conforme metodologia utilizada pela Embrapa (1999).

2.7. Eficiência no uso dos nutrientes

A estimativa da eficiência no uso dos nutrientes (EU_{Nut}) foi feita de acordo com Hirose & Bazzaz (1998):

$$EU_{\text{Nut}} = A/\text{teor nutricional}$$

Onde, Nut é o nutriente específico por unidade de área (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Zn e Mn) e A é a fotossíntese líquida determinada na irradiância de $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2.8. Delineamento experimental e análises estatísticas

A vegetação secundária foi identificada, selecionada aleatoriamente e classificada em quatro diferentes estágios sucessionais: 0-3, 5-8, 10-13 e >15 anos. Dentro de cada floresta secundária foram demarcadas cinco parcelas de 20 x 40 m, nas quais foram selecionadas cinco espécies mais frequentes nessas áreas, de acordo com estudo realizado por Mesquita *et al.* (2001). Em seguida, foram selecionados cinco indivíduos aleatórios por espécie para compor a repetição. Os dados foram coletados em períodos de alta e de baixa precipitação. O delineamento inteiramente casualizado foi utilizado obedecendo esquema fatorial, sendo: cinco espécies x quatro idades da vegetação secundária (cronossequência) x dois períodos de precipitação. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade D'Agostino-Pearson. Em seguida, foram feitas análises de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). Quando adequadas, foram aplicadas análises de regressão para verificar o efeito das variáveis dependentes sobre a idade de abandono da área. Os programas estatísticos utilizados foram: SAEG 8.X (SAEG, 2003) e o JMP 4.0 (SAS Institute Inc., 2000).

3. RESULTADOS

3.1. Característica química e de fertilidade do solo

Os valores do potencial hidrogeniônico do solo (pH) foram maiores nas profundidades até 7,5 cm do solo para as capoeiras com idade até oito anos de abandono da pastagem, tanto no período de alta precipitação quanto no período de baixa precipitação (Figura 3). Nas capoeiras com idade entre 0-3 anos, também foram observados maiores valores de pH nas profundidades de 7,5-20 e 20-40 cm do solo no período de alta precipitação. Na comparação entre períodos de precipitação, verificou-se aumento no pH nas profundidades até 7,5 cm do solo nas capoeiras com idade acima de 10 anos. Contrariamente aos valores observados para o pH, baixos teores de alumínio foram observados nas profundidades até 7,5 cm do solo nas capoeiras até oito anos, no período de alta precipitação (Figura 3). No período de baixa precipitação, altos teores de alumínio foram observados nas profundidades até 20 cm do solo para as capoeiras com idade acima de 15 anos.

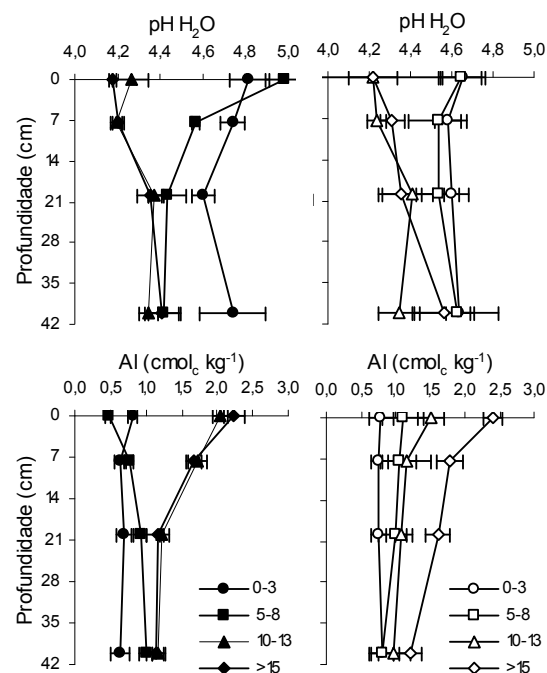


Figura 4: Potencial hidrogeniônico e teores de alumínio trocável em diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5).

O nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) diminuíram com a profundidade do solo (Figura 4). Os teores de N foram maiores nas capoeiras com idade de abandono das pastagens acima de 15 anos, em todas as profundidades analisadas, seguidas das capoeiras com idade entre 10-13 anos, nos distintos períodos de precipitação. Os menores valores de N foram observados nas capoeiras com idade entre 0-3 anos. Os teores de N diminuíram nos período de baixa precipitação nas camadas mais superficiais do solo nas capoeiras com idades acima de 10 anos, comparados com o período de alta precipitação.

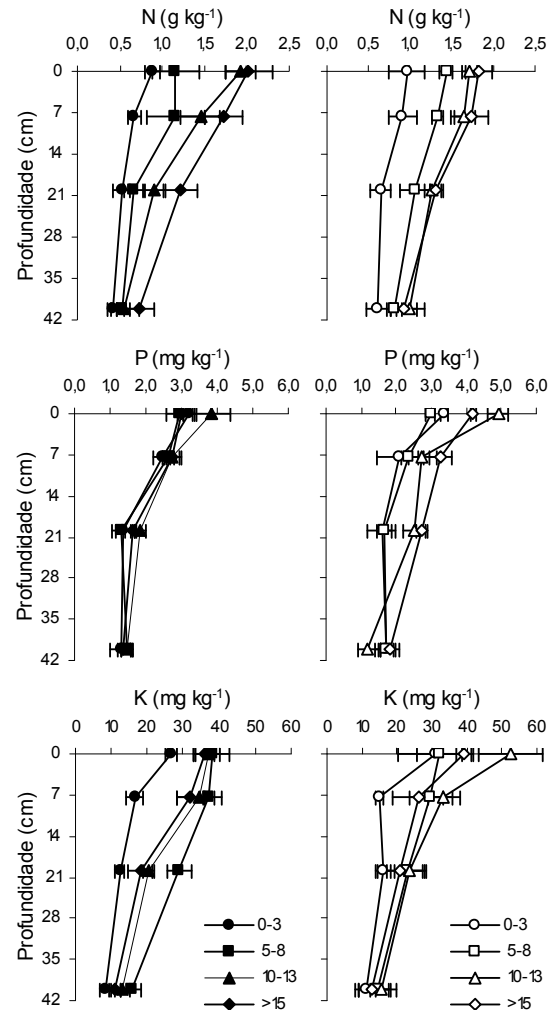


Figura 5: Teores de nitrogênio, fósforo e potássio nas diferentes profundidades do solo numa cronosequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5).

Os teores de P no solo foram maiores somente na profundidade de 0-2,5 cm nas capoeiras com idade acima de 15 anos, nos distintos períodos de precipitação (Figura 4).

Contudo, de maneira geral, os teores de P foram mais elevados nas profundidades até 7,5 cm, comparado com as demais profundidades em todas as idades das capoeiras abandonadas e em ambos períodos de precipitação. Na comparação entre período de precipitação, verificou-se aumento no teor de P na profundidade de 0-2,5 cm nas capoeiras com idade de 10-13 e >15 anos no período de baixa precipitação. Baixos teores de K foram observados, em todas as profundidades analisadas, nas capoeiras com idade entre 0-3 anos, no período de alta precipitação (Figura 4). No período de baixa precipitação, a profundidade de 0-2,5 cm apresentou maiores teores de K nas capoeiras com idade acima de 15 anos.

Elevados teores de cálcio (Ca) e de magnésio (Mg) foram observados nas capoeiras com idade até oito anos nas profundidades até 20 cm, no período de alta precipitação (Figura 5). No período de baixa precipitação, mantiveram-se altos valores de Ca e de Mg nas capoeiras com idade até oito anos, porém somente na profundidade de 0-2,5 cm. As capoeiras com idade de abandono das pastagens acima de 15 anos apresentaram baixos teores de Mg em todas as profundidades analisadas. Na comparação entre períodos de precipitação, verificou-se diminuição nos teores de Ca e Mg nas capoeiras com idade entre 0-3 anos de abandono da pastagem.

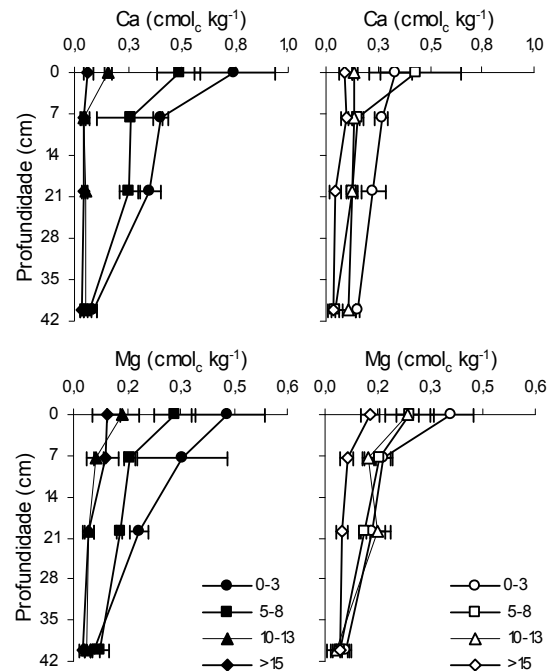


Figura 6: Teores de cálcio e magnésio nas diferentes profundidades do solo numa cronossequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5).

Os teores de ferro (Fe) apresentaram grande variação ao longo da cronosequência da vegetação secundária e nas diferentes profundidades (Figura 6). Contudo, verificaram-se maiores teores de Fe na profundidade de 2,5-7,5 cm nas capoeiras com idade entre 10-13 anos, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, somente nas capoeiras com idade acima de 10 anos, verificou-se diminuição do teor de Fe com o aumento da profundidade do solo. Na comparação entre períodos, verificou-se aumento no teor de Fe para maioria das idades da vegetação secundária no período de baixa precipitação.

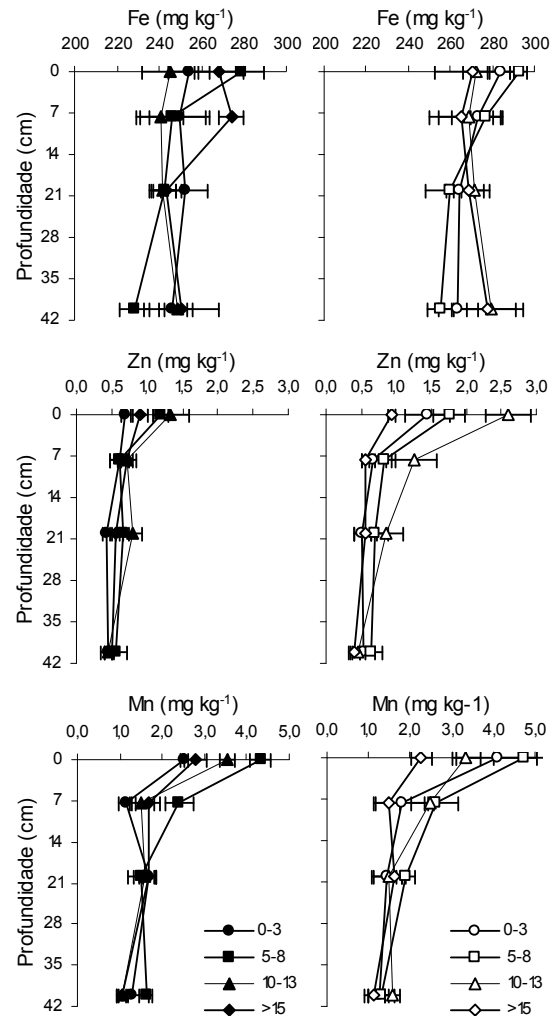


Figura 7: Teores de ferro, zinco e manganês nas diferentes profundidades do solo numa cronosequência de capoeiras com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). As barras na horizontal representam os desvios padrões (n=5).

Os teores de zinco (Zn) diminuíram com a profundidade no período de baixa precipitação, sendo as capoeiras com idade acima de 10 anos apresentando maiores valores

nas profundidades até 7,5 cm (Figura 6). Os teores de Zn aumentaram no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação, nas profundidades até 7,5 cm. Os teores de manganês (Mn) diminuíram com a profundidade para todas as idades da capoeira e em ambos os períodos de precipitação (Figura 6). As capoeiras com idade entre 10-13 anos apresentaram os maiores teores de Mn nas profundidades até 7,5 cm. Os teores de Mn não apresentaram diferença na comparação entre períodos.

Na análise entre teores de nutrientes no solo e idade das capoeiras após abandono da pastagem, verificou-se relação positiva para o nutriente N em todas as profundidades analisadas (Tabela 2). O teor de P apresentou relação positiva até a profundidade de 20 cm e o K, relação positiva até a profundidade de 7,5 cm. Os nutrientes Ca e Mg apresentaram relação negativa em todas as profundidades analisadas. Para os teores de Mn, observou-se relação negativa somente na profundidade de 0-2,5 cm. Os nutrientes Fe e Zn não apresentaram qualquer relação com a idade de abandono da pastagem, nas diferentes profundidades do solo.

Tabela 2: Relação entre teor de nutriente em diferentes profundidades do solo e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Profundidade (cm)	Variável	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn
0-2,5	r^2	0,75	0,1	0,17	0,56	0,71			0,13
	p	<0,01	<0,05	<0,01	<0,01	<0,01	ns	ns	<0,05
	b	0,070	0,043	0,689	-0,032	-0,018			-0,064
2,5-7,5	r^2	0,73	0,32	0,26	0,6	0,45			
	p	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	ns	ns	ns
	b	0,062	0,046	0,818	-0,017	-0,010			
7,5-20	r^2	0,62	0,26		0,66	0,54			
	p	<0,01	<0,01	ns	<0,01	<0,01	ns	ns	ns
	b	0,045	0,049		-0,016	-0,007			
20-40	r^2	0,22			0,38	0,19			
	p	<0,05	ns	ns	<0,01	<0,01	ns	ns	ns
	b	0,020			-0,005	-0,002			

Obs.: r^2 = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significativo ($p > 0,05$).

3.2. Macronutrientes foliares

Na comparação entre espécies, *V. japurensis* exibiu os menores teores foliares de nitrogênio (N) em ambos períodos de precipitação em todas as idades das capoeiras (Tabela 3). As espécies *L. procera* e *G. glabra* apresentaram os menores teores de fósforo (P) e potássio (K), respectivamente, nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação, comparada com as demais espécies. As espécies *V. japurensis* e *B. grossularioides* exibiram baixos teores de cálcio (Ca) nas capoeiras com idades de 10-13 e >15 anos, respectivamente, quando comparadas com os teores das demais espécies, no período de alta precipitação. *B. grossularioides* continuou mantendo baixos teores de Ca no período de baixa precipitação, comparada com as demais espécies. *V. japurensis* apresentou os menores teores de magnésio (Mg) nas capoeiras com idades entre 10-13 anos, no período de alta precipitação, e menores teores nas capoeiras com idades acima de 15 anos, no período de baixa precipitação, comparada com as demais espécies. *V. cayennensis* também apresentou baixos teores de Mg nas capoeiras com idades entre 10-13 anos, no período de baixa precipitação, comparada com as demais espécies.

Na comparação entre idades das capoeiras, verificou-se que os menores e maiores teores foliares de N foram observados nas capoeiras com idade entre 0-3 e >15 anos, respectivamente, em ambos períodos de precipitação (Tabela 3). Não foram observadas variações nos teores de P entre as classes de idades para a maioria das espécies estudadas, somente *L. procera* apresentou baixos teores de P nas idades entre 0-3 anos no período de alta precipitação, comparada com a mesma espécie nas demais classes de idades. Nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, as espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *V. japurensis* apresentaram baixos teores de P, comparadas com as demais classes de idades, no período de baixa precipitação. Baixos teores de K também foram encontrados nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, nas espécies *B. grossularioides* (períodos de alta e de baixa precipitação) e na espécie *G. glabra*, no período de baixa precipitação, comparada com as demais classes de idades. Nas capoeiras com idades acima de 15 anos, verificou-se os menores teores de Ca na espécie *B. grossularioides*, em ambos períodos de precipitação, comparada com as demais classes de idades. Nas capoeiras com 0-3 anos de idade, verificou-se baixos teores de Mg para a espécie *V. japurensis*, comparada com as demais idades, no período de alta precipitação, enquanto que *V. cayennensis* exibiu altos teores de Mg nas capoeiras com mesma classe de idade, quando comparados com as demais idades das capoeiras.

Tabela 3: Teores dos macronutrientes foliares de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
N (g kg ⁻¹)						
Alta	0-3	ABb 13,5 ± 1,82 A	ABb 12,7 ± 1,19 A	Ab 14,0 ± 1,72 A	ABb 12,3 ± 0,82 A	Bb 10,9 ± 0,33 A
	5-8	ABb 15,2 ± 2,53 A	ABab 15,5 ± 1,00 A	Aa 17,2 ± 1,54 A	BCab 12,8 ± 0,70 A	Cab 11,5 ± 0,51 A
	10-13	Ab 14,7 ± 0,99 B	Aab 14,8 ± 0,95 B	Aab 15,8 ± 1,40 B	Aa 14,8 ± 1,17 B	Bb 11,2 ± 1,28 A
	>15	Aa 19,2 ± 1,34 A	ABa 16,8 ± 2,65 A	ABa 17,8 ± 1,38 A	BCa 14,8 ± 1,17 A	Ca 13,1 ± 0,81 A
Baixa	0-3	Ac 14,6 ± 1,32 A	Ac 13,5 ± 0,62 A	ABb 14,5 ± 1,19 A	Bb 12,4 ± 0,71 A	Cb 11,4 ± 0,49 A
	5-8	Abc 16,5 ± 1,24 A	Abc 16,0 ± 0,96 A	Aa 17,2 ± 0,54 A	Bb 13,7 ± 0,40 A	Cab 11,9 ± 0,55 A
	10-13	Aab 18,0 ± 1,51 A	Aab 17,4 ± 0,21 A	Aa 19,3 ± 0,75 A	Aa 17,0 ± 1,31 A	Bab 13,1 ± 1,96 A
	>15	Aa 19,9 ± 0,83 A	Aa 18,9 ± 2,22 A	Aa 17,2 ± 1,25 A	Bb 14,1 ± 1,54 A	Ba 13,7 ± 0,85 A
P (g kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 1,67 ± 0,33 A	ABa 1,23 ± 0,09 A	Bb 1,07 ± 0,23 A	ABa 1,28 ± 0,14 A	ABa 1,34 ± 0,27 A
	5-8	Aa 1,51 ± 0,25 A	Aa 1,62 ± 0,17 A	Aa 1,66 ± 0,49 A	Aa 1,34 ± 0,10 A	Aa 1,51 ± 0,33 A
	10-13	Aa 1,44 ± 0,33 A	Aa 1,41 ± 0,26 A	Aa 1,70 ± 0,20 A	Aa 1,47 ± 0,08 A	Aa 1,55 ± 0,38 A
	>15	Aa 1,39 ± 0,04 A	Aa 1,36 ± 0,12 A	Aa 1,77 ± 0,12 A	Aa 1,32 ± 0,33 A	Aa 1,56 ± 0,41 A
Baixa	0-3	Ab 1,01 ± 0,12 B	Ab 1,01 ± 0,06 B	Aa 1,15 ± 0,05 A	Aa 1,01 ± 0,16 B	Ab 1,00 ± 0,16 A
	5-8	Aa 1,25 ± 0,06 A	Aab 1,23 ± 0,04 B	Aa 1,25 ± 0,05 A	Aa 1,25 ± 0,07 A	Aa 1,31 ± 0,11 A
	10-13	Aa 1,41 ± 0,08 A	Aa 1,35 ± 0,02 A	Aa 1,39 ± 0,15 A	Aa 1,34 ± 0,12 A	Aa 1,41 ± 0,11 A
	>15	Aa 1,23 ± 0,08 B	Aab 1,23 ± 0,21 A	Aa 1,38 ± 0,26 B	Aa 1,29 ± 0,31 A	Aab 1,20 ± 0,13 A
K (g kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 5,68 ± 1,40 A	Bc 3,35 ± 0,45 A	ABa 4,41 ± 0,70 A	ABa 4,54 ± 0,83 A	ABa 4,79 ± 1,11 A
	5-8	Aa 5,40 ± 1,53 A	Aa 6,70 ± 0,36 A	Aa 4,90 ± 0,74 A	Aa 4,25 ± 1,23 A	Aa 5,58 ± 1,99 A
	10-13	Aa 5,28 ± 0,74 A	Aab 6,03 ± 1,25 A	Aa 5,13 ± 0,59 A	Aa 5,19 ± 1,29 A	Aa 4,90 ± 1,09 A
	>15	Aa 4,24 ± 1,33 A	Abc 4,70 ± 0,52 A	Aa 4,81 ± 0,76 A	Aa 4,82 ± 1,07 A	Aa 3,95 ± 1,18 A
Baixa	0-3	Ab 2,75 ± 1,33 B	Ab 3,05 ± 0,81 A	Aa 4,25 ± 1,16 A	Aa 3,24 ± 1,39 A	Aa 3,11 ± 0,68 B
	5-8	Aab 4,23 ± 1,46 A	Aab 4,10 ± 0,93 B	Aa 5,08 ± 1,64 A	Aa 5,32 ± 1,52 A	Aa 3,87 ± 0,55 A
	10-13	Aa 5,41 ± 1,60 A	Aa 5,45 ± 1,56 A	Aa 5,06 ± 0,72 A	Aa 4,02 ± 1,44 A	Aa 3,27 ± 1,02 A
	>15	Aab 3,68 ± 0,59 A	Aab 4,75 ± 0,95 A	Aa 4,70 ± 1,68 A	Aa 4,57 ± 1,24 A	Aa 3,74 ± 1,39 A
Ca (g kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 4,14 ± 1,12 A	Aa 4,83 ± 2,07 A	Aa 6,30 ± 1,64 A	Aa 5,91 ± 1,34 A	Aa 5,43 ± 0,50 A
	5-8	Aab 4,71 ± 1,17 A	Aa 5,30 ± 1,83 A	Aa 6,47 ± 2,41 A	Aa 6,12 ± 1,16 A	Aa 5,95 ± 1,46 A
	10-13	ABab 6,30 ± 2,10 A	ABa 6,89 ± 1,39 A	ABa 7,39 ± 1,80 A	Aa 7,97 ± 1,43 A	Ba 4,93 ± 0,80 A
	>15	Bb 2,78 ± 0,86 A	ABa 5,03 ± 1,90 A	ABa 6,59 ± 2,90 A	Aa 7,62 ± 1,52 A	ABa 4,68 ± 1,00 A
Baixa	0-3	Aab 3,65 ± 0,80 A	Aa 4,10 ± 1,22 A	Aa 4,59 ± 1,19 A	Aa 4,02 ± 0,79 A	Aa 3,76 ± 1,18 B
	5-8	Aab 4,41 ± 1,65 A	Aa 3,72 ± 0,86 A	Aa 4,34 ± 1,25 A	Aa 3,79 ± 0,62 B	Aa 4,49 ± 1,43 A
	10-13	Aa 4,49 ± 0,46 A	Aa 4,82 ± 2,36 A	Aa 4,54 ± 0,71 B	Aa 5,44 ± 1,33 B	Aa 4,24 ± 1,87 A
	>15	Bb 1,89 ± 0,68 A	ABa 2,60 ± 1,06 B	Aa 3,61 ± 0,79 A	Aa 3,90 ± 0,52 B	ABa 3,06 ± 0,17 B
Mg (g kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 2,19 ± 0,76 A	Aa 2,72 ± 1,00 A	Aa 2,25 ± 0,58 A	Aa 2,23 ± 1,29 A	Ab 1,53 ± 0,34 A
	5-8	Aa 3,16 ± 0,80 A	Aa 2,63 ± 1,04 A	Aa 2,13 ± 0,65 A	Aa 2,13 ± 0,24 A	Aab 2,07 ± 0,37 A
	10-13	ABa 2,63 ± 0,65 A	Aa 3,32 ± 0,59 A	ABa 2,29 ± 0,74 A	ABa 2,78 ± 0,56 A	Bab 2,11 ± 0,55 A
	>15	Aa 2,97 ± 0,50 A	Aa 2,78 ± 0,97 A	Aa 2,96 ± 0,52 A	Aa 2,59 ± 0,33 A	Aa 2,42 ± 0,32 A
Baixa	0-3	Aa 2,11 ± 0,89 A	Aa 2,08 ± 0,55 A	Aa 2,18 ± 0,72 A	Aa 2,72 ± 0,58 A	Aa 1,42 ± 0,34 A
	5-8	Aa 2,37 ± 0,90 A	Aa 1,98 ± 0,48 A	Aa 2,25 ± 0,46 A	Ab 1,75 ± 0,27 A	Aa 1,60 ± 0,50 A
	10-13	ABa 2,26 ± 0,09 A	Aa 2,46 ± 0,42 A	BCa 1,66 ± 0,26 A	Cb 1,38 ± 0,20 B	BCa 1,60 ± 0,21 A
	>15	ABa 2,05 ± 0,56 B	ABa 1,95 ± 0,35 A	Aa 2,24 ± 0,44 A	ABb 1,86 ± 0,12 B	Ba 1,30 ± 0,19 B

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, minúscula, para classe de idades (esquerda) e maiúscula para período (direita) não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

Na comparação entre períodos de precipitação, todas as espécies apresentaram baixos valores de N no período de alta precipitação nas capoeiras com idades entre 10-13 anos, com exceção de *V. japurensis* (Tabela 3). Baixos teores de P foram observados para *B. grossularioides*, *G. glabra* e *V. cayennensis* nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de baixa precipitação comparado com o de alta precipitação. *G. glabra* também exibiu baixos teores de P nas capoeiras com idades entre 5-8 anos no período de baixa precipitação. *B. grossularioides* e *L. procera* apresentaram baixos teores de P nas capoeiras com idades acima de 15 anos no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação. As espécies *B. grossularioides* e *V. japurensis* exibiram baixos teores de K nas capoeiras com idades entre 0-3 anos e *L. procera*, apresentou baixos teores de K nas capoeiras com idades entre 5-8 anos no período de baixa precipitação, comparado com o de alta precipitação. Os teores do nutriente Ca em *V. cayennensis* foram baixos nas capoeiras acima de três anos no período de baixa precipitação. A espécie *V. japurensis* apresentou baixos teores de Ca nas capoeiras com idades entre 0-3 e >15 anos no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação. Nas espécies *L. procera* e *G. glabra*, baixos teores de Ca foram verificados nas capoeiras com idades entre 10-13 e >15 anos, respectivamente, no período de baixa precipitação. Baixos teores de Mg foram observados em *V. cayennensis*, nas capoeiras acima de três anos, e nas espécies *B. grossularioides* e *G. glabra* crescendo nas capoeiras com idades acima de 15 anos no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação.

3.3. Micronutrientes foliares

Na comparação entre espécies, não se verificou diferença nos teores de Fe no período de alta precipitação (Tabela 4). Por outro lado, no período de baixa precipitação, *B. grossularioides* e *V. japurensis* apresentaram baixos teores foliares de ferro (Fe) nas capoeiras com idades entre 0-3 e 10-13 anos, respectivamente, comparadas com as demais espécies. Os menores teores de zinco (Zn) foram observados para a espécie *L. procera* em todas as idades das capoeiras, em ambos períodos de precipitação. Os menores teores de manganês (Mn) foram observados nas espécies *B. grossularioides* e *V. japurensis* em todas as idades da vegetação secundária, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, os maiores teores de Mn foram observados para *L. procera* comparada com as demais espécies.

Tabela 4: Teores dos micronutrientes foliares de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
Fe (mg kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 13,0 ± 2,16 A	Ab 11,0 ± 1,83 A	Aa 15,8 ± 4,19 A	Aa 14,0 ± 2,00 A	Aa 16,5 ± 1,73 A
	5-8	Aa 23,0 ± 9,70 A	Aab 19,7 ± 9,29 A	Aa 25,5 ± 6,66 A	Aa 22,3 ± 10,07 A	Aa 18,5 ± 4,93 A
	10-13	Aa 20,4 ± 9,61 A	Aa 26,0 ± 5,61 A	Aa 27,0 ± 9,06 A	Aa 22,8 ± 4,97 A	Aa 18,0 ± 1,22 A
	>15	Aa 16,8 ± 3,77 A	Aa 33,8 ± 10,44 A	Aa 24,0 ± 8,37 A	Aa 26,0 ± 11,52 A	Aa 22,8 ± 7,68 A
Baixa	0-3	Bb 2,20 ± 2,17 B	ABb 4,00 ± 2,45 B	Ab 7,40 ± 0,89 B	ABb 6,00 ± 2,94 B	Ab 6,40 ± 1,82 B
	5-8	Aa 22,3 ± 6,13 A	Aa 18,2 ± 5,93 A	Aa 28,8 ± 6,45 A	Aa 19,6 ± 4,16 A	Aa 18,4 ± 6,50 A
	10-13	ABa 22,0 ± 5,20 A	ABa 19,3 ± 0,58 A	Aa 28,7 ± 4,51 A	Bab 13,3 ± 2,52 B	Ba 16,3 ± 3,79 A
	>15	Aa 14,4 ± 2,51 A	Aa 18,2 ± 4,49 B	Ab 19,8 ± 2,49 A	Aab 13,4 ± 4,45 A	Aa 20,3 ± 1,89 A
Zn (mg kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 31,8 ± 2,99 A	ABa 24,3 ± 9,18 A	Ba 15,8 ± 1,50 A	ABb 26,3 ± 4,27 A	Aa 34,8 ± 3,10 A
	5-8	Aa 35,8 ± 15,24 A	Aa 28,0 ± 4,36 A	Aa 19,3 ± 6,18 A	Aab 27,3 ± 1,15 A	Aa 30,3 ± 6,40 A
	10-13	Aa 40,0 ± 13,29 A	Ba 21,4 ± 3,51 A	Ba 21,2 ± 5,50 A	Aa 41,2 ± 5,26 A	ABa 32,8 ± 3,11 A
	>15	Aa 40,0 ± 15,14 A	ABa 25,0 ± 5,83 A	Ba 18,8 ± 5,19 A	Aa 38,3 ± 6,50 A	ABa 24,8 ± 6,24 A
Baixa	0-3	ABb 17,2 ± 3,19 B	Ba 11,8 ± 2,50 B	Ba 9,80 ± 3,56 B	Aa 21,5 ± 6,61 A	ABb 13,6 ± 2,97 B
	5-8	Aa 38,3 ± 4,19 A	ABa 24,0 ± 12,10 A	Ba 10,0 ± 4,90 A	ABa 22,8 ± 4,87 A	ABab 23,2 ± 9,04 A
	10-13	Aa 32,0 ± 4,36 A	Ba 17,0 ± 1,00 A	Ba 17,3 ± 4,16 A	ABa 27,3 ± 3,21 B	ABa 26,3 ± 4,73 A
	>15	ABb 18,4 ± 8,93 B	Ba 12,8 ± 3,35 B	Ba 12,4 ± 4,28 A	Aa 25,6 ± 7,70 B	ABab 13,8 ± 2,99 B
Mn (mg kg ⁻¹)						
Alta	0-3	Ba 17,3 ± 10,63 A	Ab 61,3 ± 22,90 A	Aa 60,8 ± 22,23 A	Ab 77,5 ± 7,94 A	Ba 18,5 ± 8,58 A
	5-8	Ba 27,5 ± 5,20 A	ABab 82,7 ± 25,74 A	ABa 77,5 ± 25,57 A	Aab 107,3 ± 56,05 A	Ba 29,0 ± 10,95 A
	10-13	Da 24,4 ± 4,83 A	Ba 115,6 ± 5,77 A	Ca 84,2 ± 12,30 A	Aa 170,0 ± 17,61 A	Da 36,6 ± 11,28 A
	>15	Ba 31,8 ± 9,14 A	ABb 72,5 ± 19,97 A	Ba 59,3 ± 15,80 A	Aab 131,5 ± 56,77 A	Ba 27,3 ± 3,77 A
Baixa	0-3	BCa 21,8 ± 12,21 A	ABb 44,0 ± 15,51 A	BCc 16,4 ± 4,39 B	Ab 68,0 ± 28,51 A	Cc 11,0 ± 4,42 A
	5-8	Ba 25,8 ± 4,19 A	Ab 40,6 ± 13,32 B	ABb 60,5 ± 20,57 A	Ab 58,6 ± 22,61 A	Bbc 18,6 ± 5,27 A
	10-13	Ca 20,3 ± 5,13 A	Ba 84,0 ± 17,44 B	Ba 76,0 ± 5,29 A	Aa 147,7 ± 18,18 A	Ca 39,0 ± 7,55 A
	>15	Ba 21,8 ± 4,27 B	Bb 32,2 ± 5,81 A	Bb 45,8 ± 10,18 A	Aab 109 ± 40,85 A	Bab 27,3 ± 4,65 A

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, minúscula, para classe de idades (esquerda) e maiúscula para período (direita) não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

Na comparação entre classes de idades, a espécie *G. glabra* apresentou os menores teores foliares de Fe nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação (Tabela 4). No período de baixa precipitação, todas as espécies estudadas exibiram baixos teores de Fe nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, comparada com as demais classes de idades. A espécie *V. cayennensis*, no período de alta precipitação, apresentou baixos teores foliares de Zn nas capoeiras com idade até oito anos, comparada com as demais classes de idades. As espécies *B. grossularioides* e *V. japurensis* apresentaram baixos teores de Zn nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, comparada com as demais idades das capoeiras. As espécies *G. glabra* e *V. cayennensis* apresentaram altos teores de Mn nas capoeiras com idade entre 10-13 anos, comparada com as demais idades das capoeiras, em ambos os períodos de precipitação, e *V. japurensis*, somente no período de baixa precipitação, também nas capoeiras com idades entre 10-13 anos.

Na comparação entre períodos de precipitação, todas as espécies apresentaram menores teores de Fe nas capoeiras com idades entre 0-3 anos no período de baixa precipitação, sendo que somente *G. glabra* exibiu baixos teores de Fe nas capoeiras acima de 15 anos (Tabela 4). Apenas *V. cayennensis* não diferiu entre os períodos de precipitação para o nutriente Zn nas capoeiras com idades entre 0-3 anos. Nas capoeiras com idades acima de 15 anos, não se verificou diferença nos teores de Zn para a espécie *L. procera* entre os períodos de precipitação. Os teores do nutriente Mn em *B. grossularioides* foram baixos no período de baixa precipitação nas capoeiras com idades acima de 15 anos. *L. procera* também apresentou baixos teores de Mn no período de baixa precipitação nas capoeiras com idades entre 0-3 anos e *G. glabra* exibiu baixos teores de Mn nas capoeiras com idades entre 5-8 e 10-13 anos no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação.

Na análise entre os teores dos nutrientes foliares e idades das capoeiras, verificou-se que os teores foliares de N variaram em função das idades das capoeiras para todas as espécies analisadas (Tabela 5). Somente os teores foliares de P em *L. procera* variaram com as idades das capoeiras. Para os teores foliares de K, apenas na espécie *G. glabra*, verificou-se efeito em função das idades das capoeiras. Com exceção de *B. grossularioides*, todas as espécies sofreram efeitos com as idades das capoeiras para os teores foliares de Fe. Os teores foliares de Zn e Mn também variaram em função das idades das capoeiras para a espécie *V. japurensis*, ao passo que, para *V. cayennensis*, apenas os teores foliares de Zn variaram com as idades das capoeiras.

Tabela 5: Relação entre teor de nutriente foliar de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Espécie	Variável	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Zn	Mn
Bg	r^2	0,56							
	P	<0,001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	B	0,330							
Gg	r^2	0,54		0,13			0,42		
	P	<0,001	ns	<0,05	ns	ns	<0,001	ns	ns
	B	0,295		0,010			1,097		
Lp	r^2	0,31	0,23				0,15		
	P	<0,001	<0,01	ns	ns	ns	<0,05	ns	ns
	B	0,188	0,028				0,637		
Vc	r^2	0,26					0,10	0,15	0,20
	P	<0,01	ns	ns	ns	ns	<0,05	<0,05	<0,01
	B	0,146					0,497	0,613	3,950
Vj	r^2	0,36					0,30		0,22
	P	<0,001	ns	ns	ns	ns	<0,001	ns	<0,01
	B	0,133					0,594		0,943

Obs.: r^2 = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significativa ($p > 0,05$). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

3.3. Fotossíntese líquida

Os valores das taxas de fotossíntese líquida (A) diminuíram para a maioria das espécies estudadas em função da idade da vegetação secundária após abandono das pastagens, em ambos períodos de precipitação, com exceção de *G. glabra* que não apresentou diferença entre as diferentes classes de idades de abandono das pastagens (Figura 7). As espécies do gênero *Vismia* apresentaram as melhores respostas fotossintéticas, quando comparadas com *G. glabra* e *L. procera*, seguidas da espécie *G. grossularioides*. Apenas para as espécies *V. cayennensis* e *L. procera*, observou-se redução significativa nas respostas de A no período de menor precipitação, para a maioria das idades de abandono das pastagens.

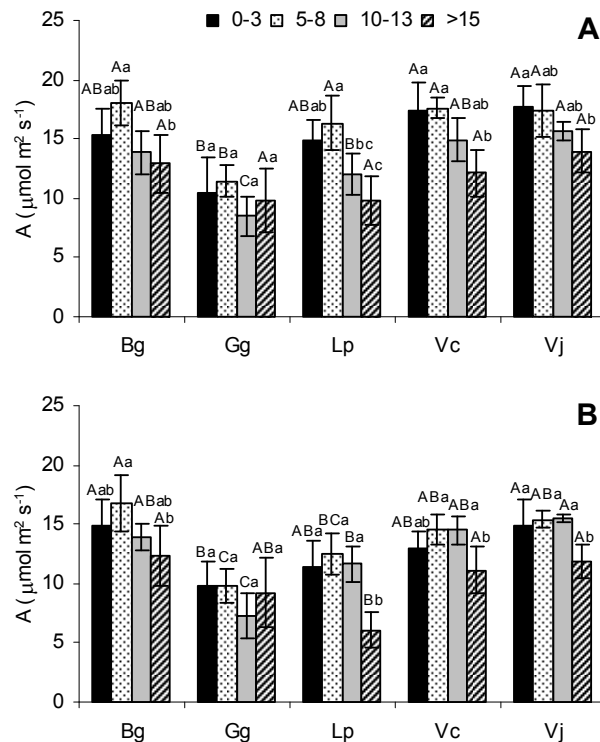


Figura 8: Fotossíntese líquida de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação (A = alta precipitação; B = baixa precipitação). Bg = *B. grossularioides*; Gg = *G. glabra*; Lp = *L. procera*; Vc = *V. cayennensis*; e Vj = *V. japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idades, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras verticais finas representam o desvio padrão (n=5).

3.4. Eficiência no uso dos nutrientes

Na comparação entre espécies, *V. cayennensis* e *V. japurensis* apresentaram os maiores valores de eficiência no uso do nitrogênio (EU_N) para a maioria das idades de abandono das pastagens e em ambos os períodos de precipitação (Tabela 6). *B. grossularioides* e *G. glabra* exibiram baixos valores de eficiência no uso do fósforo (EU_P) nas capoeiras com idades entre 5-8 e 10-13 anos no período de baixa precipitação. A eficiência no uso do potássio (EU_K) em *G. glabra* foi menor nas capoeiras com idades entre 5-8 e 10-13 anos, no período de alta precipitação; esta espécie foi, também, menos eficiente no uso do magnésio (EU_{Mg}) nas idades entre 10-13 anos, no período de alta precipitação. *V. japurensis* foi mais eficiente no uso do Mg no período de baixa precipitação, comparada com as demais espécies.

Tabela 6: Eficiência no uso dos macronutrientes por espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
EU _N (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	ABa 160 ± 32 A	Ba 131 ± 27 A	ABab 183 ± 24 A	Ab 193 ± 16 A	Aab 210 ± 28 A
	5-8	Ca 171 ± 20 A	Da 125 ± 14 A	BCa 203 ± 18 A	Aa 250 ± 14 A	ABa 234 ± 24 A
	10-13	Cab 134 ± 22 A	Ca 135 ± 21 A	Bab 181 ± 22 A	Bb 176 ± 6 A	Aa 223 ± 10 A
	>15	Bb 98 ± 26 A	Ba 124 ± 34 A	ABb 147 ± 16 A	Abc 140 ± 23 A	Ab 180 ± 19 A
Baixa	0-3	Ba 131 ± 25 A	Ba 123 ± 29 A	ABab 144 ± 35 A	ABa 187 ± 35 A	Aa 201 ± 28 A
	5-8	BCa 124 ± 27 A	Ca 104 ± 14 A	ABa 177 ± 25 A	Aa 198 ± 32 A	Aa 213 ± 29 A
	10-13	Ba 105 ± 13 A	Ba 99 ± 17 A	Aa 161 ± 21 A	Aa 170 ± 6 A	Aab 187 ± 14 B
	>15	Ba 95 ± 20 A	ABa 114 ± 49 A	Bb 94 ± 32 A	Aa 158 ± 21 A	ABb 139 ± 25 A
EU _P (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 3029 ± 1140 A	Aa 3068 ± 937 A	Aa 5582 ± 1852 A	Aa 4169 ± 777 A	Aa 4006 ± 1476 A
	5-8	Aa 3868 ± 886 A	Aa 2673 ± 532 A	Aa 5060 ± 1957 A	Aa 5305 ± 594 A	Aa 4127 ± 1201 A
	10-13	Aa 3095 ± 587 A	Aa 3175 ± 588 A	Aa 3720 ± 262 B	Aa 3925 ± 478 B	Aa 3771 ± 1197 A
	>15	Aa 3017 ± 924 A	Aa 3393 ± 962 A	Aa 3285 ± 499 A	Aa 3768 ± 1623 A	Aa 3567 ± 1236 A
Baixa	0-3	Aa 4142 ± 301 A	Aa 3658 ± 840 A	Aab 3985 ± 809 A	Aa 5067 ± 478 A	Aa 5155 ± 1274 A
	5-8	Ba 3589 ± 685 A	Ca 3008 ± 524 A	Aa 5377 ± 902 A	ABa 4804 ± 745 A	ABCa 4303 ± 838 A
	10-13	Ba 2963 ± 257 A	Ba 2814 ± 484 A	Aa 5001 ± 1120 A	Aa 4765 ± 342 A	ABa 3863 ± 523 A
	>15	Aa 3447 ± 911 A	Aa 3658 ± 669 A	Ab 2673 ± 992 A	Aa 4042 ± 1302 A	Aa 3494 ± 340 A
EU _K (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 1146 ± 459 B	Aa 1389 ± 279 A	Aa 1644 ± 310 A	Aa 1495 ± 328 A	Aa 1401 ± 410 A
	5-8	ABa 1429 ± 502 A	Ba 816 ± 186 A	Aa 2046 ± 554 A	Aa 2211 ± 612 A	ABa 1467 ± 463 A
	10-13	ABa 1055 ± 230 A	Ba 946 ± 186 A	Aa 1596 ± 446 A	ABa 1455 ± 295 A	ABa 1472 ± 343 A
	>15	Aa 1409 ± 868 A	Aa 1248 ± 392 A	Aa 1571 ± 434 A	Aa 1294 ± 559 A	Aa 1813 ± 668 A
Baixa	0-3	Aa 2321 ± 1230 A	Aa 1587 ± 537 A	Aa 1482 ± 650 A	Aa 2176 ± 670 A	Aa 2133 ± 606 A
	5-8	Aa 1416 ± 350 A	Aa 1167 ± 239 A	Aa 1845 ± 741 A	Aa 1547 ± 580 A	Aa 1876 ± 490 A
	10-13	Aa 1047 ± 388 A	Aa 918 ± 226 A	Aa 1184 ± 144 A	Aa 2270 ± 1142 A	Aa 2256 ± 815 A
	>15	Aa 1479 ± 412 A	Aa 1292 ± 608 A	Aa 1042 ± 402 A	Aa 1441 ± 432 A	Aa 1540 ± 484 A
EU _{Ca} (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 1613 ± 725 A	Aa 1049 ± 266 A	Aa 1232 ± 402 A	Aab 1206 ± 358 A	Aa 1210 ± 122 A
	5-8	Aa 1656 ± 565 A	Aa 1136 ± 397 A	Aa 1710 ± 665 A	Aa 1522 ± 233 A	Aa 1347 ± 294 A
	10-13	Aa 940 ± 207 A	Aa 882 ± 325 A	Aa 1209 ± 534 A	Aab 963 ± 236 A	Aa 1485 ± 332 A
	>15	Aa 2108 ± 1003 A	Aa 1327 ± 635 A	Aa 1309 ± 536 A	Ab 813 ± 263 A	Aa 1500 ± 437 A
Baixa	0-3	Ab 1528 ± 360 A	Aa 1188 ± 196 A	Ab 1332 ± 255 A	Aa 1685 ± 363 A	Aa 1901 ± 675 A
	5-8	Aab 1577 ± 924 A	Aa 1325 ± 336 A	Aa 2106 ± 528 A	Aa 2079 ± 405 A	Aa 1747 ± 547 A
	10-13	Ab 1213 ± 224 A	Aa 1167 ± 495 A	Aab 1979 ± 312 A	Aa 1599 ± 533 A	Aa 1862 ± 732 A
	>15	Aa 3136 ± 1235 A	Aa 2716 ± 1603 A	Ab 1303 ± 387 A	Aa 1677 ± 469 A	Aa 1767 ± 216 A
EU _{Mg} (mmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 1856 ± 773 A	Aa 1112 ± 236 A	Aa 2084 ± 667 A	Aa 2349 ± 1307 A	Aa 2823 ± 1321 A
	5-8	Aa 1492 ± 449 A	Aa 1415 ± 548 A	Aa 3136 ± 1291 A	Aa 2621 ± 273 A	Aa 2335 ± 597 A
	10-13	BCa 1322 ± 170 A	Ca 1091 ± 343 A	Aa 2331 ± 704 A	ABa 1711 ± 571 B	Aa 2242 ± 950 A
	>15	Aa 1157 ± 503 A	Aa 1338 ± 323 A	Aa 1581 ± 422 A	Aa 1388 ± 261 B	Aa 1725 ± 340 A
Baixa	0-3	ABa 1848 ± 965 A	Ba 1424 ± 283 A	ABb 1812 ± 656 A	ABc 1564 ± 564 A	Aa 2936 ± 877 A
	5-8	BCa 1571 ± 376 A	Ca 1511 ± 293 A	ABab 2438 ± 668 A	ABab 2730 ± 521 A	Aa 2970 ± 1011 A
	10-13	Ba 1446 ± 119 A	Ba 1221 ± 168 A	Aa 3288 ± 511 A	Aa 3679 ± 602 A	Aa 2683 ± 409 A
	>15	ABa 1665 ± 476 A	ABa 1910 ± 741 A	Bb 1303 ± 585 A	ABbc 2093 ± 423 A	Aa 2578 ± 544 A

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, minúscula, para classe de idades (esquerda) e maiúscula para período (direita) não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

Na comparação entre classes de idades das capoeiras, os maiores valores de EU_N foram observados nas capoeiras com idades entre 5-8 anos para a maioria das espécies estudadas, exceto para a espécie *G. glabra* que não apresentou diferença na cronossequência da vegetação secundária, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, apenas *L. procera* e *V. japurensis* exibiram baixos valores de EU_N nas capoeiras com idades acima de 15 anos. (Tabela 6). Não foi observada nenhuma diferença de EU_P , na comparação entre as idades das capoeiras, exceto para *L. procera* que exibiu baixos valores de EU_P nas capoeiras com idades acima de 15 anos no período de baixa precipitação. A espécie *V. cayennensis* foi menos eficiente no uso de Ca nas idades acima de 15 anos de abandono das pastagens, comparada com as demais idades das capoeiras, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, *L. procera* e *B. grossularioides* foram mais eficientes no uso do Ca nas capoeiras com idades entre 5-8 e >15 anos, respectivamente. *L. procera* e *V. cayennensis* foram mais eficientes no uso do Mg nas idades entre 10-13 anos, comparada com as demais idades das capoeiras, no período de baixa precipitação,

Na comparação entre períodos de precipitação, *V. japurensis* apresentou maiores valores de EU_N no período de alta precipitação, enquanto que, para a EU_P , *L. procera* apresentou maiores valores no período de baixa precipitação, comparado com o período de alta precipitação (Tabela 6). *B. grossularioides* foi mais eficiente no uso do K nas capoeiras com idades entre 0-3 anos no período de baixa precipitação, comparado ao período de alta precipitação. *V. cayennensis* exibiu maiores valores de EU_{Mg} nas capoeiras acima de dez anos, no período de baixa precipitação.

No que se refere à eficiência no uso dos micronutrientes, verificou-se que, na comparação entre espécies, os maiores e os menores valores de eficiência no uso do ferro (EU_{Fe}) foram observados para *B. grossularioides* e *L. procera*, respectivamente, nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de baixa precipitação (Tabela 7). *L. procera*, também exibiu baixos valores de EU_{Fe} nas capoeiras com idades acima de dez anos, no período de baixa precipitação. *V. cayennensis* foi mais eficiente no uso do Fe nas capoeiras com idades entre 10-13 anos, no período de baixa precipitação. A espécie *L. procera* foi mais eficiente no uso do zinco (EU_{Zn}) em todas as idades de abandono das pastagens, em ambos períodos de precipitação. As espécies *B. grossularioides* e *V. japurensis* foram mais eficientes no uso do manganês (EU_{Mn}) em todas as idades das capoeiras, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, *V. cayennensis* exibiu os menores valores de EU_{Mn} , comparada com as demais espécies.

Tabela 7: Eficiência no uso dos micronutrientes por espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
EU _{Fe} (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 684 ± 235 B	Aa 604 ± 96 B	Aa 704 ± 280 A	Aa 681 ± 76 B	Aa 561 ± 112 B
	5-8	Aa 497 ± 183 A	Aa 474 ± 261 A	Aa 568 ± 137 A	Aa 677 ± 365 A	Aa 622 ± 217 A
	10-13	Aa 456 ± 210 A	Aa 321 ± 100 A	Aa 442 ± 91 A	Aa 472 ± 105 B	Aa 551 ± 42 A
	>15	Aa 451 ± 76	Aa 286 ± 167 A	Aa 478 ± 184 A	Aa 429 ± 352 A	Aa 435 ± 91 A
Baixa	0-3	Aa 5487 ± 2932 A	ABa 2823 ± 3056 A	Ba 1121 ± 187 A	ABa 2320 ± 2217 A	ABa 1565 ± 649 A
	5-8	Ab 385 ± 121 A	Aa 388 ± 101 A	Ab 443 ± 137 A	Aa 572 ± 159 A	Ab 603 ± 206 A
	10-13	Bb 349 ± 56 A	Ba 355 ± 67 A	Bb 438 ± 86 A	Aa 880 ± 154 A	ABb 616 ± 129 A
	>15	ABb 530 ± 118 A	ABa 464 ± 120 A	Bb 323 ± 79 A	Aa 735 ± 346 A	ABb 374 ± 60 A
EU _{Zn} (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Ba 316 ± 62 B	Ba 364 ± 160 A	Aa 761 ± 110 A	Bab 433 ± 93 A	Ba 312 ± 70 B
	5-8	Ba 395 ± 193 A	Ba 326 ± 45 A	Aa 900 ± 238 A	ABa 548 ± 53 A	Ba 427 ± 76 A
	10-13	Ba 237 ± 35 A	ABa 450 ± 119 A	Aa 691 ± 308 A	Bbc 298 ± 49 B	Ba 355 ± 36 A
	>15	Ba 248 ± 134 A	ABa 412 ± 162 A	Aa 690 ± 210 A	Bc 263 ± 84 A	ABa 471 ± 141 A
Baixa	0-3	Ba 520 ± 86 A	ABa 679 ± 178 A	Aa 1080 ± 342 A	Ba 538 ± 160 A	ABa 821 ± 222 A
	5-8	Ba 248 ± 37 A	Ba 374 ± 125 A	Aa 1960 ± 1585 A	Ba 586 ± 198 A	Ba 575 ± 217 A
	10-13	Ca 280 ± 62 A	Ba 470 ± 51 A	Aa 848 ± 73 A	Ba 497 ± 72 A	BCa 441 ± 70 A
	>15	Aa 564 ± 261 A	Aa 836 ± 435 A	Aa 658 ± 297 A	Aa 446 ± 190 A	Aa 657 ± 116 A
EU _{Mn} (μmol mol ⁻¹ s ⁻¹)						
Alta	0-3	Aa 588 ± 246 A	Ba 131 ± 83 A	Ba 189 ± 88 B	Ba 122 ± 26 A	Aa 589 ± 322 A
	5-8	Aa 381 ± 109 A	Ba 98 ± 30 A	Ba 197 ± 83 A	Ba 149 ± 92 A	Aa 417 ± 198 A
	10-13	Aa 319 ± 42 A	Ba 68 ± 13 A	Ba 136 ± 30 A	Ba 61 ± 12 A	Aa 286 ± 83 A
	>15	ABa 272 ± 190 A	Ba 125 ± 67 B	Ba 182 ± 43 A	Ba 75 ± 43 A	Aa 344 ± 59 A
Baixa	0-3	ABa 431 ± 221 A	Ba 167 ± 86 A	ABa 537 ± 212 A	Ba 164 ± 105 A	Aa 922 ± 368 A
	5-8	ABa 309 ± 31 A	Ba 187 ± 111 A	Bb 218 ± 94 A	Ba 233 ± 177 A	Aab 570 ± 178 A
	10-13	Aa 375 ± 77 A	Da 81 ± 12 A	Cb 160 ± 20 A	Da 77 ± 10 A	Bb 252 ± 53 A
	>15	Aa 351 ± 112 A	ABa 256 ± 86 A	BCb 150 ± 85 A	Ca 94 ± 49 A	ABb 280 ± 70 A

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, minúscula, para classe de idades (esquerda) e maiúscula para período (direita) não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

Na comparação entre classes de idades das capoeiras, as espécies *B. grossularioides*, *L. procera* e *V. japurensis* foram mais eficientes no uso do Fe nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, quando comparadas com as demais idades das capoeiras, no período de baixa precipitação (Tabela 7). Maiores valores de EU_{Zn} foram observados para *V. cayennensis* nas idades entre 5-8 anos, no período de alta precipitação. *L. procera* e *V. japurensis* foram mais eficiente no uso do Mn nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, comparada com as demais idades das capoeiras, no período de baixa precipitação.

Na comparação entre períodos de precipitação, somente *L. procera* não apresentou baixos valores de EU_{Fe} nas capoeiras com idades entre 0-3 anos no período de alta precipitação, comparado com o período de baixa precipitação (Tabela 7). *V. cayennensis*, também exibiu baixos valores de EU_{Fe} nas capoeiras com idades entre 10-13 anos no período

de alta precipitação. *B. grossularioides* e *V. japurensis* apresentaram baixos valores de EU_{Zn} nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação. *L. procera* e *G. glabra* foram menos eficiente no uso do Mn nas capoeiras com idades entre 0-3 e >15 anos, respectivamente, no período de alta precipitação, comparado com o período de baixa precipitação.

Relacionando-se os valores da eficiência no uso dos nutrientes com as idades das capoeiras verificou-se efeito negativo para o N em função das idades das capoeiras para a maioria das espécies, com exceção de *G. glabra* que não sofreu efeito (Tabela 8). *L. procera* e *V. japurensis* sofreram efeitos negativos em função das idades das capoeiras para a EU_P . *V. japurensis* e *V. cayenensis*, também sofreram efeitos negativos em função das idades das capoeiras para os valores de EU_{Mg} e EU_{Zn} , respectivamente. *B. grossularioides* sofreu efeito positivo para os valores de EU_{Ca} em função das idades das capoeiras. Para a eficiência no uso do Fe, todas as espécies sofreram efeito em função das idades das capoeiras. Para os valores de EU_{Mn} , *B. grossularioides*, *L. procera* e *V. japurensis*, sofreram efeito negativo em função das idades das capoeiras.

Tabela 8: Relação entre eficiência no uso dos nutrientes de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Espécie	Variável	EU _N	EU _P	EU _K	EU _{Ca}	EU _{Mg}	EU _{Fe}	EU _{Zn}	EU _{Mn}
Bg	r ²	0,29			0,10		0,20		0,14
	p	<0,001	ns	ns	<0,05	ns	<0,01	ns	<0,05
	b	-3,111			57,20		-165,3		-10,99
Gg	r ²						0,11		
	p	ns	ns	ns	ns	ns	<0,05	ns	ns
	b						-77,59		
Lp	r ²	0,15	0,30				0,44		0,22
	p	<0,05	<0,01	ns	ns	ns	<0,001	ns	<0,01
	b	-2,827	-116,3				-32,65		-13,31
Vc	r ²	0,28					0,10	0,11	
	p	<0,001	ns	ns	ns	ns	<0,05	<0,05	ns
	b	-3,223					-55,79	-10,38	
Vj	r ²	0,22	0,15			0,10	0,30		0,37
	p	<0,01	<0,05	ns	ns	<0,05	<0,001	ns	<0,001
	b	-2,895	-78,70			-51,68	-43,86		-31,05

Obs.: r² = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significante (p>0,05). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg= *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

4. DISCUSSÃO

Os maiores e menores valores observados para o pH e para o Al, respectivamente, nas profundidades iniciais do solo das capoeiras novas podem estar relacionados com a oferta de Ca^{2+} e Mg^{2+} proporcionada pela cinza liberada depois das queimadas, prática comum em pastagens para o controle da vegetação invasora. Os elementos Ca^{2+} e o Mg^{2+} atuam como agentes de troca com o Al^{3+} presentes no solo e contribuem para a formação de precipitados, conseqüentemente aumentando o pH do solo (Albuquerque *et al.*, 2003). A diminuição do Al disponível no solo reduz a rizotoxicidade e contribui para o crescimento das plantas. Contudo, valores de pH abaixo de 5, muitas vezes, podem tornar o crescimento das plantas um tanto limitado, dependendo da espécie (Kochian *et al.*, 2004). A diminuição dos teores de N no solo de áreas desmatadas e cultivadas como pastagens pode ser consequência desse elemento se perder muito facilmente com a queima da vegetação. Além disso, desnitrificam como matéria orgânica, bem como, apresentam baixa mineralização em solos de pastagens mais velhas (Luizão *et al.*, 1989; Hölscher *et al.*, 1997; Luizão *et al.*, 1999). O aumento dos teores de N no solo com o aumento das idades das capoeiras indica claramente que o N no solo está sendo proporcionado por efeito da decomposição, ou seja, com o aumento da oferta de material vegetal no solo ocorre a ação dos microrganismos decompositores que, por sua vez, contribuem para o aumento dos níveis de N nas camadas do solo, disponibilizando-os para as plantas (Vitousek, 1984; Luizão & Schubart, 1987; Alfaia, 2006). Segundo Barlow *et al.* (2007), em estudo sobre a decomposição da liteira em florestas primárias, secundárias e plantios florestais, a regeneração da vegetação secundária sobre áreas degradadas e abandonadas na Amazônia pode ser efetiva para a restauração de processos inerentes ao ecossistema, tais como: queda de liteira e decomposição. Hinkel (2002) indicou que a capoeira transferiu maior quantidade de N por unidade de espaço e tempo do que a floresta primária, sugerindo que há uma tendência de florestas secundárias apresentarem maior fluxo de N, via liteira, no comparativo com as florestas primárias. Feldpausch *et al.* (2004) também observaram aumentos nos teores de N no solo como resultado do aumento das idades das capoeiras quando investigaram a acumulação de nutrientes e carbono na vegetação secundária crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia. Os resultados obtidos por Feldpausch *et al.* (2004) foram semelhantes aos encontrados por Lamb (1980) e Davidson *et al.* (2007), sugerindo que a disponibilidade de N aumenta à medida que a vegetação se torna mais madura. Os teores de P não sofreram muita variação nos solos das capoeiras. Nos solos de pastagens abandonadas na Amazônia central, a concentração desse elemento normalmente é

reduzida, contudo, as espécies que compõem o quadro sucessional da vegetação secundária nessas áreas são pouco exigentes no uso desse elemento apresentando bom crescimento ainda sob deficiência (Silva *et al.*, 2006). Os baixos teores de K nas áreas de pastagens também foram observados por Longo & Espindola (2000) em estudo sobre a caracterização química dos solos da região amazônica pela introdução de pastagens. Mesmo sendo o K adicionado ao solo por meio da cinza das queimadas, rapidamente esse elemento é lixiviado, diminuindo sua concentração nos solos (Demattê, 1988). Contudo, os teores desse elemento nas camadas iniciais do solo parecem aumentar com a idade das capoeiras. Ganade & Brown (2002), em estudo sobre o papel da fertilidade do solo e da liteira na sucessão em pastagens abandonadas na Amazônia central, verificaram que a remoção da liteira contribuiu para a redução no estabelecimento de espécies pioneiras e que a disponibilidade de P e de K não parece limitar o crescimento das plantas. Os maiores teores de Ca e de Mg observados nas profundidades iniciais das capoeiras jovens podem estar relacionados com a oferta desses elementos proporcionados pelas cinzas oriundas das queimadas e que a diminuição destes elementos nos solos que sofreram queimadas pode levar anos para ser observada à medida que são absorvidos pela vegetação (Markewitz *et al.*, 2004). Verificou-se, ainda, que os teores de Ca e de Mg diminuíram com o aumento das idades das capoeiras, provavelmente por efeito das exigências desses elementos pelas plantas que compõem o quadro sucessional sobre pastagens abandonadas (Silva *et al.*, 2006). Alguns autores também observaram a diminuição dos teores destes elementos com o aumento das idades das capoeiras (Johnson *et al.*, 2001; Gomes, 2008). Segundo McLaughlin & Wimmer (1999), a redução da concentração de cátions com o tempo, principalmente do Ca, ocorre porque esse elemento é acumulado na fitomassa e na camada de húmus. Os teores dos micronutrientes Fe, Mn e Zn no solo não apresentaram variação com o aumento das idades das capoeiras, somente os teores de Mn diminuíram com as idades das capoeiras na camada superficial do solo. Normalmente, esses nutrientes são associados a solos ácidos e suas concentrações são relativamente baixas nas diferentes profundidades do solo sobre áreas de pastagens abandonadas.

Os teores de N foliar aumentaram com as idades das capoeiras para as cinco espécies analisadas indicando que a oferta proporcionada pelo aumento deste elemento nas camadas superficiais do solo pode estar contribuindo para este efeito. A demanda da vegetação por N aumenta rapidamente com a acumulação de biomassa nas capoeiras jovens, uma vez que este elemento contribui de forma significativa para os processos envolvidos na assimilação de carbono, diminuindo ainda mais a disponibilidade no solo associado às perdas ocorridas pela queima da vegetação remanescente, no início da formação das capoeiras sendo,

posteriormente repostado gradualmente ao solo com o tempo (Herbert *et al.*, 2003; Barlow *et al.*, 2007). Isto porque o aumento do número de plantas da vegetação secundária crescendo na área, junto com o aumento da taxa de decomposição, contribui de forma significativa para a oferta de N no solo e, conseqüentemente, para as plantas, na cronossequência sucessional. No entanto, o incremento dos estoques de N na vegetação desacelera em capoeira velha porque a acumulação da biomassa diminui e a ciclagem interna do nitrogênio ganha mais importância (Gehreing, 2002). Para o N, apesar de ser considerado elemento limitante para o crescimento das plantas, juntamente com o P, percebe-se que as espécies que compõem a sucessão secundária sobre áreas de pastagens abandonadas não são tão exigentes e conseguem crescer nestas áreas mesmo sob baixa oferta deste elemento (Buschbacher *et al.*, 1988; Silva *et al.*, 2006). Por outro lado, Reich *et al.* (1995) sugerem que a disponibilidade limitada de nutrientes para as plantas, por exemplo, pode promover a retranslocação de determinado nutriente como uma forma de adaptação, reduzindo a sua demanda. Na floresta Amazônica, o P e o K, mas não o N, são escassos e podem ser fatores importantes influenciando a distribuição das espécies no sistema tropical (Vitousek, 1984). O nutriente P, de maneira geral, não mudou com o aumento das idades das capoeiras. Yan *et al.* (2006) também não observaram maiores efeitos do aumento das idade da vegetação secundária sobre os teores foliares de P em estudo sobre as estratégias no uso dos nutrientes em plantas numa sucessão de florestas secundárias. Alguns autores sugeriram que a oferta de P no solo por meio da fertilização artificial não proporcionou aumentos nos teores foliares nas plantas, indicando que, apesar de ser considerado limitante, não afetou de maneira mais profunda o bom crescimento das plantas nas áreas abandonadas sobre pastagens na Amazônia (Ganade & Brown, 2002; Davidson *et al.*, 2004; Silva, 2005). Gehreing *et al.* (1999), em estudo sobre a resposta da vegetação secundária para disponibilidade de nutrientes, verificaram que o P não limitou o crescimento de *Vismia guianensis*. Os teores foliares de Ca e de Mg nas diferentes espécies estudadas não apresentaram relação em função das idades das capoeiras mesmo sendo encontrados altos valores nas camadas iniciais do solo e diminuído com o aumento das idades das capoeiras. Provavelmente, a exigência das plantas por estes elementos seja relativamente alta para o crescimento da vegetação secundária, uma vez que, sua maior oferta proporcionou melhores respostas, tanto nos teores foliares quanto no acúmulo de carbono pelas plantas (Silva, 2005). Gomes (2008), investigando a influência dos nutrientes do solo e da planta sob a vegetação secundária na Amazônia central, observou que os teores de Ca diminuíram com as idades das capoeiras, tanto no solo quanto nas folhas, sugerindo que esse nutriente se torna limitante à medida que a disponibilidade no solo diminui, provavelmente,

por exercerem importante participação no processo de acúmulo de biomassa na vegetação secundária. Verificou-se efeito nos teores foliares de Fe em função das idades das capoeiras para algumas espécies analisadas sugerindo que esse elemento é importante para as plantas, provavelmente, por exercerem importante participação no processo que envolve assimilação de carbono, porém não limitantes para o seu crescimento.

Uma variedade de mecanismos pode ser utilizada pelas plantas para resistirem a determinado fator ambiental estressante e nem sempre a planta que consegue acumular altas concentrações de determinado nutriente no tecido foliar é eficiente no uso do mesmo, uma vez que tal parâmetro está relacionado com a taxa de fotossíntese e, conseqüentemente, ao acúmulo de biomassa (Marschner, 1991; Silva *et al.*, 2006). No caso da eficiência no uso do N (EU_N), *V. cayennensis* e *V. jaturensis* parecem investir mais N no maquinário fotossintético, que por sua vez pode estar ligado à maior absorção de irradiância fotossinteticamente ativa por essas espécies e por apresentarem maiores taxas fotossintéticas. Segundo Pooter & Evans (1998), apesar de haver forte relação entre a taxa de fotossíntese máxima e a quantidade de N foliar, a razão entre os dois parâmetros nem sempre é constante para uma grande variedade de plantas. Outra provável explicação para maior eficiência no uso de N está relacionada parcialmente com a sua reabsorção (Vitousek, 1984). A redução na EU_N observada neste experimento sugere de fato sua estreita relação com a disponibilidade de irradiância, pois o aumento na EU_N pode também ocorrer em resposta ao desbalanço entre a disponibilidade de N no solo e irradiância (Tateno & Kawaguchi, 2002), isto é, para algumas espécies, apesar de haver disponibilidade de N no solo, neste caso o aumento de N com a idade das capoeiras, a redução da incidência luminosa proporcionado pela competição por luz entre as diferentes espécies pode ter contribuído para a redução da EU_N na cronossequência sucessional. No caso da eficiência no uso do P (EU_P), pouca variação foi observada entre as diferentes espécies e, também, nas diferentes idades das capoeiras. Alguns estudos têm demonstrado que diversas plantas crescendo em solos ácidos não só criam estratégias de tolerância ao Al, mas também, desenvolvem habilidades para aumentar a aquisição de P e outros nutrientes limitantes e podem aumentar a EU_P por reduzir suas exigências e/ou remobilização mais eficientes de P dentro da planta (Kochian *et al.*, 2004; Nanamori *et al.*, 2004). Landsberg & Gower (1997) e Peri *et al.* (2006) demonstraram que plantas de *Pinus elliotis* e *Nothofagus antarctica*, respectivamente, exibiram relativo aumento da eficiência no uso de N, K e P com a idade. Acontece que estas são espécies dominantes que continuam recebendo muita irradiância com o passar do tempo, fato que não ocorreu com as espécies pioneiras crescendo sobre pastagens abandonadas na Amazônia central que, passados cerca de

20 anos, começam a serem dominadas pelas espécies sucessionais tardias e/ou clímax na competição por luz (Bazzaz & Pickett, 1980). Neste aspecto, o fator luz é bastante marcante, haja vista que até espécie sucessionais tardias exibiu decréscimo nos teores de nutrientes quando crescida na sombra, conforme registrado por Gonçalves *et al.* (2005), onde os teores de N, K, Fe e Mn diminuíram nas folhas de *S. macrophylla* crescidas na sombra. Por outro lado, considerando outro fator na disponibilidade de nutriente para a planta, verificou-se que a adição de calcário implicou significativo aumento do fornecimento de Ca para as espécies da sucessão secundária e teve como resultado maior eficiência no uso deste elemento promovendo maior assimilação de carbono (Silva *et al.*, 2006). Cuevas e Medina (1988), em estudo sobre a dinâmica de nutrientes dentro de ecossistemas florestais amazônicos, sugeriram que o Ca pode ser um importante nutriente primário limitante para o crescimento das plantas. Os teores foliares de N, P e Ca foram maiores em espécies pioneiras e somente o Ca continuou declinando em espécies sucessionais tardias em estudo realizado por Reich *et al.* (1995). Contudo, existe grande dificuldade de aplicar o conceito de EUN para o Ca e Mg comparado, por exemplo, ao N e P, que são elementos facilmente retranslocados na planta (McLaughlin & Wimmer, 1999). Poucos estudos têm sido verificados sobre a eficiência no uso dos micronutrientes (Caldeira *et al.*, 2004). Mas, a redução na eficiência para algumas espécies da sucessão secundária observada neste experimento também pode estar relacionada com a diminuição da absorção destes nutrientes, principalmente em períodos de reduzida precipitação. Portanto, a disponibilidade de determinado nutriente no solo ou a limitação de outro nem sempre justifica sua maior concentração no tecido foliar bem como sua maior eficiência no uso, quando os investimentos são direcionados para a assimilação de carbono em plantas da sucessão secundária crescendo sobre áreas de pastagens abandonadas na Amazônia central, o que sugere, de fato, estratégias diferenciadas para a absorção, captação e utilização dos recursos primários necessários para a sobrevivência de cada espécie.

5. CONCLUSÕES

1- As espécies apresentaram estratégias diferenciadas para o acúmulo de determinado nutriente na folha exibindo pouca diferenciação nos teores para a maioria dos nutrientes.

2- As concentrações de alguns nutrientes nas camadas iniciais do solo aumentaram enquanto que de outros diminuíram com a idade da vegetação secundária proporcionado pelos processos de ciclagem nutricional e absorção pelas plantas.

3- Apesar da disponibilidade limitada de determinados nutrientes após abandono das pastagens, como N e P, por exemplo, provavelmente, a retranslocação pode ter sido uma importante estratégia das espécies possibilitando a redução da demanda por nutrientes e melhorando sua utilização, porém, diminuindo sua eficiência com o passar do tempo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, J.A.; Bayer, C.; Ernani, P.R.; Mafra, A.L.; Fontana, E.C. 2003. Aplicação de calcário e fósforo e estabilidade da estrutura de um solo ácido. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 27: 799-806.
- Alfaia, S.S. 2006. Caracterização e distribuição das formas do nitrogênio orgânico em três solos da Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 36(2): 135-140.
- Alves, D.; Soares, J.V.; Amaral, S.; Melo, E.M.K.; Almeida, S.A.S.; Silva, O.F.; Silveira, A.M. 1997. Biomass of primary and secondary vegetation in Rondônia, western Brazilian Amazon. *Global Change Biology*, 3: 451-461.
- Amthor, J.S. 1995. Higher plant respiration and relationships to photosynthesis. In: Schulze, E.D.; Caldwell, M.M. (Eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, p. 71-101.
- Barlow, J.; Gardner, T.A.; Ferreira, L.V.; Peres, C.A. 2007. Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 247: 91-97.
- Bathey, N.H. 2000. Aspects of seasonality. *Journal of Experimental Botany*, 51(352): 1769-1780.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Bentos, T.V.; Mesquita, R.C.G.; Williamson, G.B. 2008. Reproductive phenology of central Amazon pioneer trees. *Tropical Conservation Science*, 1(3): 186-203.
- Buckley, T.N.; Farquhar, G.D.; Mott, K.A. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118: 132-143.
- Buschbacher, R.C.; Uhl, L.A.; Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia II: Nutrient stocks in the soil and vegetation. *Journal of Ecology*, 76: 682-699.
- Caldeira, M.V.W.; Neto, R.M.R.; Schumacher, M.V. 2004. Eficiência do uso de micronutrientes e sódio em três Procedências de acácia-negra (*Acacia mearnsii* De Wild.). *Revista Árvore*, 28(1): 39-47.
- Cândido, L.A.; Manzi, A.O.; Tota, J.; Silva, P.R.T.; Silva, F.S.M.; Santos, R.M.N.; Correia, F.W.S. 2007. O clima atual e futuro da Amazônia nos cenários do IPCC: a questão da savanização. *Ciência e Cultura*, 59(3): 44-47.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica*, 12(3): 38-47.

- Correia, F.W.S.; Manzi, A.O.; Cândido, L.A.; Santos, R.M.N.; Pauliquevis, T. 2007. Balanço de umidade na Amazônia e sua sensibilidade às mudanças na cobertura vegetal. *Ciência e Cultura*, 59(3): 39-43.
- Cuevas, E.; Medina, E. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. II - Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76: 222-235.
- 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.
- Dantas, T.M.; Fonteles, L.V. 2005. *O avanço da fronteira agrícola na Amazônia*. Fundação Konrad Adenauer, CE. 29pp.
- Demattê, J.L.I. 1988. *Manejo de solos ácidos dos trópicos úmidos da região amazônica*. Fundação Cargill, Campinas, 215pp.
- Dias Filho, M.B. 1998. Pastagens cultivadas na Amazônia oriental brasileira: processos e causas de degradação e estratégias de recuperação. In: Dias, L.E.; Mello, J.W.V. (Eds). *Recuperação de áreas degradadas*. Viçosa: DSO-UFV/SOBRADE. p. 135-147.
- Embrapa. 1999. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília: Embrapa. Solos/Embrapa Informática Agropecuária/Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia. 370p.
- Fearnside, P.M. 2005. Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates, and consequences. *Conservation Biology*, 19: 680-688.
- Fearnside, P.M.; Barbosa, R.I. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 108: 147-166.
- Fearnside, P.M.; Barbosa, R.I.; Graça, P.M.L.A. 2007. Burning of secondary forest in Amazonia: Biomass, burning efficiency and charcoal formation during land preparation for agriculture in Apiaú, Roraima, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 242: 678-687.
- 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.; Laurance, W.F. 2004. Tropical deforestation and greenhouse-gas emissions. *Ecological applications*, 14: 982-986.
- 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: 1-21.

- Feldpausch, T.R.; Rondon, M.; Fernandes, E.C.M.; Riha, S.J.; Wandelli, E.V. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications*, 14(4): S164-S176.
- Franks, P.J.; Farquhar, G.D. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, 22: 1337-1349.
- Ganade, G.; Brown, V.K. 2002. Succession in old pastures of central Amazonia: Role of soil fertility and plant litter. *Ecology*, 83(3): 743-754.
- Gehring, C. 2002. *O papel da fixação biológica de nitrogênio em floresta secundária e primária da Amazônia central*. Tese de Doutorado, Faculdade de Agronomia / Rheinische Friedrich-Wilhelm-Universität Bonn (versão curta). 30pp.
- Gehring, C.; Denich, M.; Kanashiro, M.; Vlek, P.L.G. 1999. Response of secondary vegetation in Eastern Amazonia to relaxed nutrient availability constraints. *Biogeochemistry*, 45:223-241.
- Glenn-Lewin, D.C.; Peet, R.K.; Veban, T.T. 1992. *Plant Succession . Theory and prediction*. Population and community biology series 11. Chapman & Hall. London. 352pp.
- Gomes, A.C.S. 2008. *Florestas secundárias na Amazônia Central: nutrientes foliares de três espécies pioneiras e do solo sob sua influência*. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 36pp.
- Gonçalves, J.F.C.; Marengo, R.A.; Vieira, G.; Santos Junior, U.M.; Ferraz, J.B.S.; Barros, F.K. 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta Amazonica*, 35(1): 23-27.
- Grundon, H.J.; Robson, A.D.; Lambert, M.J.; Snowball, K. 1997. Nutrient deficiency and toxicity symptoms. In: Reuter, D.J.; Robinson, J.B. *Plant Analysis: An Interpretation Manual*. 2nd ed. CSIRO. p. 37-51.
- Herbert, D.A.; Williams, M.; Rastetter, E.B. 2003. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment. *Biogeochemistry*, 65: 121-150.
- Hinkel, R. 2002. *Aspectos da ciclagem de nutrientes de dois estádios sucessionais de floresta ombrófila densa do parque Municipal da Lagoa do Peri, Ilha de Santa Catarina, SC*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis – SC. 157pp.

- Hirose, T.; Bazzaz, F.A. 1998. Trade-off between light- and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany*, 82: 195-202.
- Hölscher, D.; Moeller, R.F.; Denich, M.; Fölster, H. 1997. Nutrient input-output budget of shifting agriculture in eastern Amazonia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 47: 49-57.
- Houghton, R.A.; Skole, D.L.; Nobre, C.A.; Hackler, J.L.; Lawrence, K.T.; Chomentowski, W.H. 2000. Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon. *Nature*. 403: 301-304.
- Houghton, R.A.; Lawrence, K.T.; Hackler, J.L. Brown, S. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology*, 7: 731-746.
- INPE, 2008. Monitoramento da Floresta Amazônica Brasileira por Satélite. (<http://www.obt.inpe.br/prodes/index.html>. Acesso em 10/12/2008).
- 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 Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 147: 245-252.
- Kauffman, J.B.; Cummings, D.L.; Ward, D.E. 1998. Fire in the Brazilian Amazon 2. Biomass, nutrient pools and losses in cattle pastures. *Oecologia*, 113: 415-427.
- Kochian, L.V.; Hoekenga, O.A.; Piñeros, M.A. 2004. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 459-493.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Versão para o espanhol de Pedro R. Hendrichs Pérez. México, Fondo de Cultura Econômica, 466p.
- Lamb, D. 1980. Soil nitrogen mineralisation in a secondary rainforest succession. *Oecologia*, 47: 257-263.
- Landsberg, J.J.; Gower, S.T. 1997. *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press, California, 354p.
- Law, B.E.; Thornton, P.E.; Irvine, J.; Anthoni, P.M.; Vantuyt, S. 2001. Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 7: 755-777.
- Lawlor, D.W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals Botany*, 89: 871-885.
- Leitão, A.C.; Silva, O.A. 2004. Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. *Rodriguésia*, 55(84): 127-136.

- Longo, R.M.; Espíndola, C.R. 2000. Alterações em características químicas de solos da região amazônica pela introdução de pastagens. *Acta Amazonica*, 30(1): 71-80.
- Lovejoy, T.E.; Bierregaard, R.O. 1990. Central Amazonian forest fragments and the minimum critical size of ecosystems project. In: Gentry, A.H. (Ed). *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven. p. 60-71.
- Lucas, R.M.; Honza'k, M.; Amaral, I.; Curran, P.J.; Foody, G.M. 2002. Forest regeneration on abandoned clearances in central Amazonia. *International Journal of Remote Sensing*, 23(5): 965-988.
- Luizão, F.; Matson, P.; Livingston, G.; Luizão, R.; Vitousek, P. 1989. Nitrous oxide flux following tropical land clearing. *Global Biogeochemical Cycles*, 3: 281-285.
- Luizão, F.J.; Schubart, H.O.R. 1987. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia. *Experientia*, 43(3): 259-264.
- Luizão, R.C.C.; Costa, E.S.; Luizão, F.J. 1999. Mudanças na biomassa microbiana e nas transformações de nitrogênio do solo em uma seqüência de idades de pastagens após derruba e queima de floresta na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, 29:43-56.
- Maciel, M.N.M.; Watzlawick, L.F.; Schoeninger, E.R.; Yamaji, F.M. 2003. Classificação ecológica das espécies arbóreas. *Revista Acadêmica: ciências agrárias e ambientais*, 1(2): 69-78.
- Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon. *Science*, 319: 169-172.
- Marenco, R.A.; Gonçalves, J.F.C.; Vieira, G. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional *status* in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 21(18): 1311-1318.
- Margulis, S. 2003. *Causas do Desmatamento da Amazônia Brasileira*. Banco Mundial, Brasília, DF. 100p.
- 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.
- Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plants to acid soils. *Plant and Soil*, 134: 1-20.
- McCauley, A.; Jones, J.; Jacobsen, J. 2003. *Plant nutrient functions and deficiency and toxicity symptoms. Nutrient management*. Module 9. Montana State University. 16p.
- McLaughlin, S.B.; Wimmer, R. 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist*, 142: 373-417.

- Meirelles, N.M.F. 1993. Degradação de pastagens: critérios de avaliação. *In*: Paulino, V.T.; Alcântara, P.B.; Beisman, D.A.; Alcântara, V.B.G. (Eds.). *Encontro Sobre Recuperação de Pastagens*, 1, Nova Odessa, 1993. Anais... Noca Odessa: IZ. p. 27-48.
- 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.
- Monaco, L.M.; Mesquita, R.C.G.; Williamson, G.B. 2003. Banco de sementes de uma floresta secundária amazônica dominada por *Vismia*. *Acta Amazonica*, 33(1): 41-52.
- Moran, E.F.; Brondizio, E.S.; Tucker, J.M.; Silva-Forsberg, M.C.; McCracken, S.; Falesi, I. 2000. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 139: 93-108.
- Moreira, M.P. 2003. *O uso de sensoriamento remoto para avaliar a dinâmica de sucessão secundária na Amazônia central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Manaus-AM. 103p.
- Nanamori, M.; Shinano, T.; Wasaki, J.; Yamamura, T.; Rao, I.M.; Osaki, M. 2004. Low phosphorus tolerance mechanisms: Phosphorus recycling and photosynthate partitioning in the tropical forage grass, *Brachiaria* hybrid cultivar mulato compared with rice. *Plant Cell Physiology*, 45(4): 460-469.
- Nascimento, H.E.M.; Laurance, W.F. 2004. Biomass dynamics in Amazonian forest fragments. *Ecological Applications*, 14(4): 127–138.
- Nepstad, D.; Capobianco, J.P.; Barros, A.C.; Carvalho, C.; Moutinho, P.; Lopes, P.; Lefebvre, P. 2000. *Avança Brasil: Os custos ambientais para a Amazônia*. 1ª Ed. Gáfica Editora Alves, Belém/PA. 24pp.
- Nobre, C.A.; Sampaio, G.; Salazar, L. 2007. Mudanças climáticas e Amazônia. *Ciência e Cultura*, 59(3): 22-27.
- PDBFF, 2008. Projeto Dinâmica de Biológica de Fragmentos Florestais, Manaus, Amazonas, Brasil. (<http://pdbff.inpa.gov.br>. Acesso em: 10/12/2008).
- Peri, P.L.; Gargaglione, V.; Pastur, G.M. 2006. Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagônia. *Forest Ecology and Management*, 233: 85–99
- Phillips, O.L.; Lewis, S.L.; Baker, T.R.; Chao, K.J.; Higuchi, N. 2008. The changing Amazon forest. *Philosophical Transaction Royal Society B*, 363: 1819-1827.
- Piketty, M.G.; Veiga, J.B.; Tourrand, J.F.; Alves, A.M.N.; Pocard-Chapuis, R.; Thales, M. 2005. Determinantes da expansão da pecuária na Amazônia oriental: consequências para as políticas públicas. *Cadernos de Ciência e Tecnologia*, 22(1): 221-234.

- Poorter, H.; Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116: 26-37.
- Puerta, R. 2002. Regeneração arbórea em pastagens abandonadas na região de Manaus em função da distância da floresta contínua. *Scientia Forestalis*, 62: 32-39.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Uhl, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, 9: 65-76.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. *Flora da Reserva Ducke. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. INPA-DFID, Manaus, Brasil, 816p.
- SAEG. 2003. *Software: Sistema para análises estatísticas*. Versão 8.X. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Saldarriaga, J.G.; West, D.C.; Tharp, M.L.; Uhl, C.; 1988. Longterm chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology*, 76: 938-958.
- SAS Institute, JMP Version 4.0, Cary, NC, USA: SAS Institute Inc., 2000.
- Schimel, D.; Alves, D.; Enting, I.; Heimann, M.; Joos, F.; Raynaud, D.; Wigley, T. 1996. Radiative forcing of climatic change: CO₂ and the carbon cycle. In: Houghton, J.T.; Meira Filho, L.G.; Callander, B.A.; Harris, N.; Kattenberg, A.; Maskell, K. (Eds.). *Climate Change 1995: The Science of Climate Change*. Vol. 1. Cambridge University Press, p. 76-86.
- Schneider, R.; Arima, E.; Veríssimo, A.; Barreto, P.; Souza Jr., C. 2000. *Amazônia sustentável: limites e oportunidades para o desenvolvimento rural*. Banco Mundial, Brasília. 120p.
- Schwengber, D.R.; Smiderle, O.J. 2005. *Cupiúba (Goupia glabra Aubl.)*. Informativo Técnico: Rede de Sementes da Amazônia, N° 7. 2p.
- Serrão, E.A.S.; Falesi, I.C.; Veiga, J.B.; Teixeira Neto, J.F. 1982. Produtividade de pastagens cultivadas em solos de baixa fertilidade das áreas de floresta da Amazônia brasileira. In: Tergas, L.E.; Sanchez, P.A.; Serrão, E.A.S. (Eds) *Produção de pastagens em solos ácidos dos trópicos*. Brasília: CIAT; EMBRAPA. p. 219-252.

- Serrão, E.A.; Homma, A.K.O. 1991. *Agricultura in the Amazon: the question of sustainability*. Washington: Committee for Agriculture Sustainability and Environment in the Humid Tropics. 100p.
- Silva, C.E.M. 2005. *Respostas nutricionais e características fotossintéticas de espécies pioneiras submetidas a diferentes tratamentos de adubação em pastagens abandonadas na Amazônia central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia / Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas. 80p.
- Silva, C.E.M.; Gonçalves, J.F.C.; Feldpausch, T.R.; Luizão, F.J.; Moraes, R.R.; Ribeiro, G.O. 2006. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 36(4): 503-512.
- Silver, W.L.; Ostertag, R.; Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8: 394-407.
- Tateno, R.; Kawaguchi, H. 2002. Differences in nitrogen use efficiency between leaves from canopy and subcanopy trees. *Ecological Research*, 17: 695-704.
- Turnbull, M.H.; Whitehead, D.; Tissue, D.T.; Schuster, W.S.F.; Brown, K.J.; Griffin, K.L. 2003. Scaling foliar respiration in two contrasting forest canopies. *Functional Ecology*, 17: 101-114.
- Uhl, C.; Buschbacher, R.; Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pasture in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76: 663-681.
- Veiga, J.B.; Tourrand, J.F.; Piketty, M.G.; Pocard-Chapuis, R.; Alves, A.M.; Thales, M.C. 2004. *Expansão e trajetórias da pecuária na Amazônia, Pará, Brasil*. Brasília, DF: Editora da UNB. 160p.
- Villela, D.M.; Lacerda, L.D. 1992. Dinâmica de elementos minerais em folhas de duas espécies arbóreas de cerrado. *Revista Brasileira de Biologia*, 52: 151-160.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65(1): 285-298.
- Williamson, G.B.; Mesquita, R.C.G.; Ickes, K.; Ganade, G. 1998. Estratégias de colonização de árvores pioneiras nos Neotrópicos. In: Gascon, C.; Moutinho, P. (Eds). *Floresta Amazônica: Dinâmica, regeneração e manejo*. Manaus-AM. p. 131-144.
- Wissuwa, M. 2003. How do plants achieve tolerance to phosphorus deficiency $\frac{3}{4}$ small causes with big effects. *Plant Physiology*, 133: 1947-1958.

- Wykoff, D.D.; Davies, J.P.; Melis, A.; Grossman, A.R. 1998. The regulation of photosynthetic electron transport during nutrient deprivation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiology*, 117: 129-139.
- Yan, E.R.; Wang, X.H.; Huang, J.J. 2006. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant Soil*, 289: 187-197.

CAPÍTULO II

TROCAS GASOSAS DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL

1. INTRODUÇÃO

Estudos da sucessão secundária dedicam grande atenção à regeneração da vegetação nas áreas de pastagens abandonadas em grande parte do planeta, pois, propõe-se que a vegetação secundária se constitui importante sumidouro de carbono para mitigar o aumento dos níveis de carbono atmosférico e, por meio disso, têm importante participação no papel da ciclagem do carbono (Moran *et al.*, 2000; Silver *et al.*, 2000; Mesquita *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008).

De maneira geral, a troca gasosa entre a vegetação e a atmosfera é influenciada pelas características fisiológicas das plantas associadas à idade da vegetação, grupo funcional e efeitos dos fatores abióticos como luz, água e nutrientes. Isso porque as plantas apresentam diferentes estratégias ecofisiológicas que podem ser determinantes para o seu crescimento e desenvolvimento em sítios que apresentam alterações edáficas, microclimáticas e vegetacionais (Law *et al.*, 2001). Assim, a compreensão dos processos relacionados à utilização dos recursos primários é, sem dúvida, de grande importância para entender os aspectos funcionais adotados pelas plantas como mecanismo de acúmulo de biomassa, uma vez que o crescimento da planta está diretamente ligado a sua capacidade de captar a energia luminosa e transformá-la em energia química no processo fotossintético, bem como, reduzir o CO₂ absorvido a produtos que serão utilizados pela planta em outras vias metabólicas (Krall & Edwards, 1992).

Mudanças nas condições físicas do meio implicam, às vezes, em profundas alterações nas funções internas da planta (como, por exemplo, condutância estomática, transpiração e concentração de nutrientes), que, por sua vez, mantêm ligações diretas com os fatores externos, como a disponibilidade de água e de nutrientes no solo e alterações no ambiente de luz (Marenco *et al.*, 2001; Kull, 2002).

Em condições de baixa disponibilidade de água, por exemplo, o aparato estomático é um dos primeiros componentes da planta a ser afetado, tendo como consequência a redução das trocas gasosas, pois, os estômatos controlam a entrada de CO₂ e a perda de vapor d'água para o exterior da folha (Buckley *et al.*, 1999; Nilsen & Orcutt, 1996). O controle do

movimento estomático, apesar de reagir a várias influências, obedece principalmente à pressão parcial de CO₂ nos espaços intercelulares e ao estresse hídrico da planta (Oliveira *et al.*, 2002; Ainsworth *et al.*, 2007). A capacidade de abertura estomática diminui sobre forte estresse hídrico, assim, a eficiência do uso da água pelas plantas se altera onde as condições da difusão de CO₂ ou da água são alteradas (Franks & Farquhar, 1999; Nogueira *et al.*, 2004). Além disso, o fechamento estomático ocorre rapidamente com o declínio do potencial hídrico, mas, sob condições de elevada umidade atmosférica, este fechamento acontece mais tardiamente (Lawlor, 2002; Brodribb & Holbrook, 2003). Em função dessas observações, alguns autores têm estudado modelos de condutância estomática associados a modelos bioquímicos de fotossíntese foliar e tem sido especialmente relacionados a mudanças nas variáveis ambientais (Farquhar & Wong, 1984; Leuning, 1995; Allen & Percy, 2000; Urban *et al.*, 2006).

Dessa forma, o entendimento dos processos envolvidos na captação e utilização do CO₂ atmosférico pelas espécies pioneiras crescendo em vegetação secundária com diferentes idades de abandono da área após utilização por pastagens pode ser de grande relevância para o entendimento das estratégias adotadas pelas plantas na assimilação e fixação de carbono na floresta amazônica coberta pela vegetação secundária. Portanto, o objetivo deste capítulo foi investigar as respostas das trocas gasosas de espécies da vegetação secundária numa cronosequência sucessional sobre áreas de pastagens abandonadas na Amazônia central.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

A área de estudo está localizada cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, ao longo da rodovia BR-174, entre os Municípios de Manaus e de Presidente Figueiredo (2°34'S, 60°07'W) (ver detalhes no Capítulo I). Os sítios usados para pesquisa foram áreas de pastagens que, após o uso e posterior degradação, foram abandonadas gradativamente dando lugar a sucessão secundária em diferentes idades de abandono formada por espécies pioneiras naturalmente adaptadas às condições edáficas e microclimáticas. As espécies estudadas (*Vismia japurensis*, *Vismia cayenensis*, *Bellucia grossularioides*, *Laetia procera* e *Goupia glabra*.) foram aquelas que se destacaram pela maior frequência na área do estudo, conforme descrito por Mesquita *et al.* (2001).

2.1. Determinação das trocas gasosas em diferentes intensidades de irradiância

A determinação da curva de resposta da fotossíntese à irradiância (A_n -I) (curvas de luz) foi realizada em folhas saudáveis, completamente expandidas e situadas no terço superior da copa de cinco plantas por espécie em cada idade da cronossequência sucessional da vegetação secundária (idade de abandono da área). As medidas foram realizadas entre 8 e 12h, utilizando-se um analisador de gás infra-vermelho (IRGA), modelo LI-COR 6400, equipado com uma fonte de luz artificial 6400-02B *Red Blue*. As curvas A-I foram realizadas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4, modificada para gravar os dados de fotossíntese em 11 níveis de irradiância (0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). O tempo de adaptação permitida para a realização da leitura em cada nível de irradiância foi indeterminado e dependia da estabilidade da leitura, conforme ajuste de irradiância aplicada. Juntamente com as respostas de A_n foram também determinadas as respostas da taxa de condutância estomática (g_s), de transpiração (E) e de respiração no escuro (R_d). O equipamento (IRGA) foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400 $\mu\text{mol s}^{-1}$, temperatura do bloco, concentrações de CO_2 e H_2O , dentro da câmara foliar, em torno de $30 \pm 1^\circ\text{C}$, $380 \pm 3 \mu\text{mol mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol mol}^{-1}$, respectivamente (Santos Jr., 2008).

Na determinação da “curva de luz” das plantas localizadas nas capoeiras com idade de abandono acima de cinco anos, utilizou-se estruturas de andaimes metálicos (mesmos usados

na construção civil) para alcançar a copa das plantas que apresentavam altura total estimada acima de 2 m.

2.2. Ajuste da “curva de luz”

O modelo exponencial foi usado para ajustar a curva de resposta fotossintética a intensidade luminosa (A-I) para cada planta (Iqbal *et al.*, 1997):

$$A_n = (A_{nmax} + R_d) \{1 - \exp[-\alpha I / (A_{nmax} + R_d)]\} - R_d$$

Em que, I é a irradiância (PPFD - densidade de fluxo fotossintético de fóton); A_n é a fotossíntese líquida; A_{nmax} é a fotossíntese líquida máxima (estimada pelo modelo); R_d é a respiração no escuro correspondente ao valor de A_n quando $I = 0$; e α é o rendimento quântico aparente da fotossíntese (estimado pelo modelo). Cada curva A_n -I foi ajustada usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica 6.0 (StatSoft, 2003).

A eficiência do uso da água (EUA) foi determinada pela razão entre a fotossíntese e a transpiração ($EUA = A_n/E$) (Prado *et al.*, 2004).

2.3. Delineamento experimental e análise estatística

A vegetação secundária foi identificada, selecionada aleatoriamente e classificada em quatro diferentes estágios sucessionais: 0-3, 5-8, 10-13 e >15 anos. Dentro de cada floresta secundária foram demarcadas cinco parcelas de 20 x 40 m, nas quais foram selecionadas cinco espécies mais frequentes nessas áreas, de acordo com estudo realizado por Mesquita *et al.* (2001). Em seguida, foram selecionados cinco indivíduos aleatórios por espécie para compor a repetição. Os dados foram coletados em períodos de alta e de baixa precipitação (Abr/2008 – Set/2008). O delineamento inteiramente casualizado foi utilizado obedecendo esquema fatorial, sendo: cinco espécies x quatro idades da vegetação secundária (cronossequência) x dois períodos de precipitação. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade D’Agostino-Pearson. Em seguida, foram feitas análises de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). Quando adequadas, foram aplicadas análises de regressão para verificar o efeito das variáveis

dependentes sobre a idade de abandono da área. Os programas estatísticos utilizados foram: SAEG 8.X (SAEG, 2003) e o JMP 4.0 (SAS Institute Inc., 2000).

3. RESULTADOS

3.1. Curva resposta da fotossíntese em função da irradiância

A resposta obtida da taxa fotossintética em função da mudança de irradiância (curva A-I) mostrou um padrão assintótico de inclinação para as cinco espécies da vegetação secundária analisadas, nas diferentes classes de idades das capoeiras após abandono das pastagens e nos distintos períodos de precipitação (Figura 1).

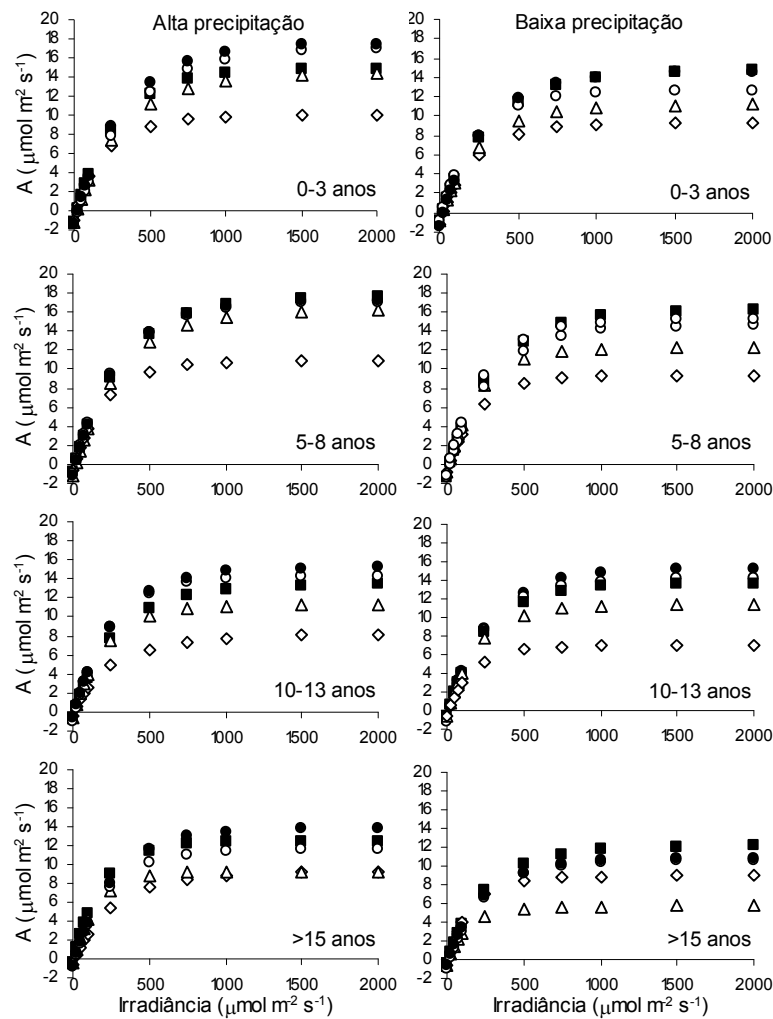


Figura 1: Curva resposta da fotossíntese ajustada em função do aumento da irradiância de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

As espécies apresentaram comportamentos diferenciados, sendo as maiores respostas proporcionadas pelas espécies do gênero *Vismia* seguidas da *B. grossularioides*, na maioria das idades analisadas. A espécie *G. glabra* apresentou as menores respostas às mudanças de irradiância, com exceção nas idades >15 anos, no período de baixa precipitação.

Entre diferentes classes de idades das capoeiras, observou-se que as plantas localizadas nas capoeiras com idades entre 0-3 e 5-8 anos apresentaram melhores respostas acima de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de intensidade luminosa. Além disso, as respostas fotossintéticas, de maneira geral, diminuiram no período de menor precipitação (Figura 2).

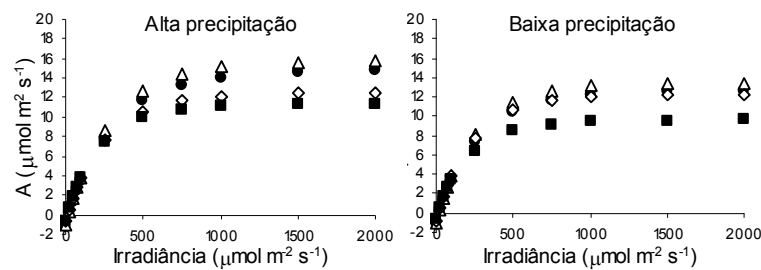


Figura 2: Curva resposta da fotossíntese ajustada ao aumento da irradiância de cinco espécies pioneiras numa cronossequência da vegetação secundária em classe de idades de 0-3 (●), 5-8 (△), 10-13 (◇) e >15 (■) anos, sobre pastagens abandonadas, em dois períodos de precipitação.

Na correlação entre as respostas fotossintéticas observadas versus ajustadas pelo modelo da equação exponencial, verificou-se que todas as espécies apresentaram r altamente significativo, o que de certa forma indica que o modelo de ajuste utilizado foi muito bem aplicado (Figura 3).

3.2. Trocas gasosas

Relacionando as respostas das trocas gasosas das diferentes espécies que compõem a vegetação secundária em relação as idades das capoeiras, verificou-se efeito sobre a fotossíntese máxima (A_{max}) e a condutância estomática (g_s), uma vez que a maioria das espécies apresentou relação negativa, com exceção da espécie *G. glabra* que não mostrou relação de A_{max} e g_s com as idades das capoeiras (Tabela 1).

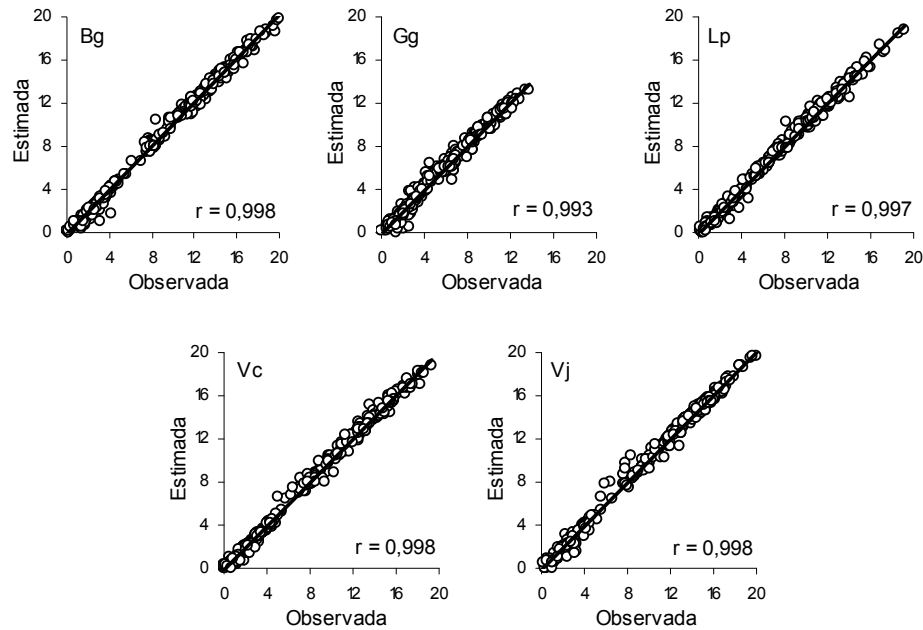


Figura 3: Correlação entre os valores da fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) observada e estimada pelo modelo da equação exponencial, de cinco espécies da sucessão secundária crescendo sobre pastagens abandonadas. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

A maioria das espécies analisadas mostrou efeito das idades das capoeiras sobre as respostas da respiração no escuro (R_d) e taxa de transpiração (E). Ambas variáveis apresentaram relação negativa em função das idades das capoeiras. A espécie *V. cayennensis* não apresentou relação de R_d e E com a idade das capoeiras. Por outro lado, não se verificou relação da idade das capoeiras com a eficiência no uso da água (EUA) para as espécies analisadas (Tabela 1).

Analisando-se as respostas fotossintéticas das plantas independente da espécie, nos distintos períodos de precipitação, verificou-se efeito negativo da idade das capoeiras sobre A_{max} , tanto no período de alta precipitação ($r^2 = 0,57$; $p < 0,01$) quanto no período de baixa precipitação ($r^2 = 0,61$; $p < 0,01$) (Figura 4).

A partir da curva ajustada, observou-se relação polinomial da concentração interna de CO_2 (C_i) em função da condutância estomática (g_s) para as cinco espécies estudadas (Figura 5). *B. grossularioides*, *V. cayennensis* e *V. japurensis* exibiram melhores relações em polinômios de segunda ordem ($r^2 = 0,98$; $0,96$; $0,98$; respectivamente), ao passo que *G. glabra* e *L. procera* exibiram melhores relações em terceira ordem ($r^2 = 0,99$; $0,98$; respectivamente).

Tabela 1: Relação entre trocas gasosas de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Espécie	Variável	A_{\max}	R_d	g_s	E	EUA
	r^2	0,19	0,33	0,33	0,33	
Bg	p	<0,01	<0,001	<0,001	<0,001	ns
	b	-0,204	-0,041	-16,25	-0,119	
	r^2		0,16		0,13	
Gg	p	ns	<0,05	ns	<0,05	ns
	b		-0,028		-0,074	
	r^2	0,37	0,20	0,46	0,48	
Lp	p	<0,001	<0,01	<0,001	<0,001	ns
	b	-0,357	-0,030	-19,43	-0,161	
	r^2	0,31		0,10		
Vc	p	<0,001	ns	<0,05	ns	ns
	b	-0,268		-8,983		
	r^2	0,27	0,45	0,19	0,14	
Vj	p	<0,001	<0,001	<0,01	<0,05	ns
	b	-0,222	-0,046	-10,91	-0,073	

Obs.: r^2 = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significativa ($p > 0,05$). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

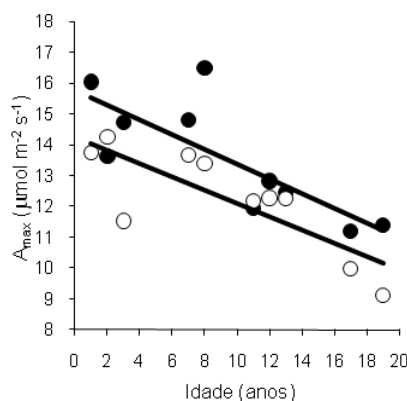


Figura 4: Relação entre fotossíntese máxima de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. Cada ponto representa a média obtida de 5 a 20 repetições.

De maneira geral, cada espécie individualmente apresentou elevadas C_i em baixos valores de g_s . As espécies *B. grossularioides* e *G. glabra* foram aquelas que apresentaram os

maiores e os menores valores de g_s , respectivamente, para atingir valores semelhantes de C_i , comparada com as demais espécies.

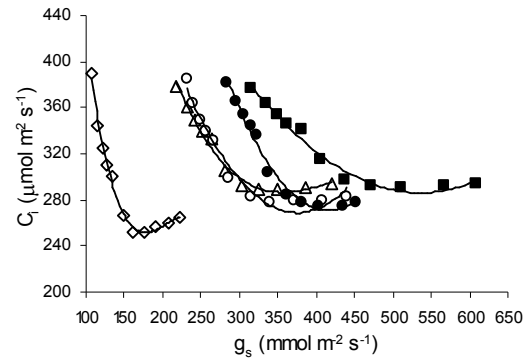


Figura 5: Relação entre concentração interna de CO_2 e condutância estomática de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

As cinco espécies analisadas exibiram efeito positivo de A_{max} em função de g_s . *G. glabra* e *L. procera* apresentaram as melhores relações ($r^2 = 0,60$; $p < 0,001$ e $r^2 = 0,52$; $p < 0,001$; respectivamente) seguidas por *V. cayennensis* ($r^2 = 0,40$; $p < 0,001$) e *V. japurensis* ($r^2 = 0,43$; $p < 0,001$) (Figura 6). *B. grossularioides* apresentou fraca relação de A_{max} em função de g_s ($r^2 = 0,36$; $p < 0,001$).

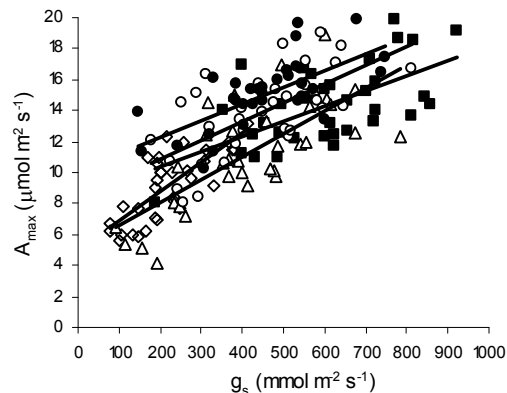


Figura 6: Relação entre fotossíntese máxima e condutância estomática de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

As espécies do gênero *Vismia* apresentaram altos valores de fotossíntese máxima (A_{\max}), seguidas de *B. grossularioides*, na maioria das idades das capoeiras, tanto no período de alta precipitação quanto no período de baixa precipitação (Tabela 2). A espécie *G. glabra* apresentou os menores valores de A_{\max} comparada com as demais espécies. Em relação a variável respiração no escuro (R_d), somente *V. cayennensis* exibiu baixos valores, comparada com as demais espécies nas idades das capoeiras entre 10-13 anos. As espécies *B. grossularioides* e *G. glabra* foram as espécies que apresentaram as maiores e menores respostas de condutância estomática (g_s), respectivamente, para a maioria das idades das capoeiras, comparadas com as demais espécies. A espécie *G. glabra* apresentou baixos valores para a taxa de transpiração (E) na maioria das classes de idades, comparada com as demais espécies, em ambos os períodos de precipitação. A espécie *L. procera* diferiu das demais espécies nas idades acima de 15 anos (período de alta precipitação) e entre 0-3 anos (período de baixa precipitação) para a variável eficiência no uso da água (EUA).

Na comparação entre classes de idades das capoeiras, verificou-se que as espécies *V. cayennensis* e *V. japurensis* exibiram reduções de 32 e 21%, respectivamente, quando comparadas às respostas de A_{\max} entre as classes de idades de 0-3 e >15 anos, no período de alta precipitação (Tabela 2). As demais espécies (*B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera*) apresentaram reduções de 16, 7 e 36%, respectivamente. No período de baixa precipitação, as reduções de A_{\max} entre a menor e maior classe de idades das capoeiras foram de 17, 3, 48, 15 e 26% para *B. grossularioides*, *G. glabra*, *L. procera*, *V. cayennensis* e *V. japurensis*, respectivamente. *G. glabra* foi a única espécie que não apresentou diferença das respostas de A_{\max} entre as classes de idades das capoeiras, em ambos os períodos de precipitação. *B. grossularioides* não exibiu diferença de A_{\max} entre as classes de idades das capoeiras no período de baixa precipitação, ao passo que *V. japurensis* não apresentou diferença de A_{\max} entre as classes de idades nos períodos de alta precipitação. Todas as espécies analisadas exibiram altos valores de R_d nas capoeiras acima de 10 anos, comparadas com as demais classes de idades, no período de alta precipitação. As espécies *B. grossularioides* e *V. japurensis* apresentaram baixos valores de R_d nas capoeiras até oito anos, no período de baixa precipitação, quando comparadas com as demais classes de idades. Apenas *B. grossularioides* e *L. procera* apresentaram diferença nas respostas de g_s , em ambos os períodos de precipitação, tendo os menores valores de g_s nas capoeiras acima de 15 anos.

Tabela 2: Trocas gasosas de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
A_{\max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)						
Alta	0-3	14,8 ± 2,27 ABab	10,1 ± 2,93 Ba	14,4 ± 1,80 ABab	17,1 ± 2,22 Aa	17,5 ± 1,76 Aa
	5-8	17,6 ± 1,73 Aa	10,8 ± 1,42 Ba	16,3 ± 2,10 Aa	17,0 ± 0,99 Aa	17,3 ± 2,27 Aa
	10-13	13,3 ± 1,72 ABb	8,3 ± 1,72 Ca	11,3 ± 1,43 Bbc	14,4 ± 1,87 Aab	15,2 ± 0,70 Aa
	>15	12,5 ± 2,81 Ab	9,36 ± 2,91 Aa	9,22 ± 1,86 Ac	11,6 ± 2,32 Ab	13,9 ± 2,14 Aa
Baixa	0-3	14,8 ± 2,18 Aa	9,24 ± 2,20 Ba	11,2 ± 2,14 ABa	12,6 ± 1,59 ABab	14,6 ± 2,18 Aa
	5-8	16,7 ± 2,55 Aa	9,36 ± 1,50 Ca	12,3 ± 1,71 Bca	14,6 ± 1,48 ABa	15,2 ± 0,95 ABa
	10-13	13,6 ± 0,81 ABa	6,96 ± 1,77 Ca	11,4 ± 1,68 Ba	14,2 ± 1,47 ABab	15,2 ± 0,42 Aa
	>15	12,3 ± 2,60 Aa	8,92 ± 2,72 ABa	5,8 ± 1,43 Bb	10,7 ± 2,46 Ab	10,8 ± 1,40 Ab
R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)						
Alta	0-3	1,22 ± 0,67 Aa	0,93 ± 0,35 Ab	1,10 ± 0,41 Aab	1,49 ± 0,18 Ab	1,31 ± 0,39 Ab
	5-8	0,90 ± 0,21 Aa	0,59 ± 0,08 Aab	1,26 ± 0,42 Ab	0,96 ± 0,26 Aa	1,16 ± 0,27 Aab
	10-13	0,64 ± 0,23 Aa	0,44 ± 0,13 Aa	0,67 ± 0,19 Aab	1,06 ± 0,27 Bab	0,68 ± 0,15 Aa
	>15	0,48 ± 0,31 Aa	0,63 ± 0,15 Aab	0,48 ± 0,17 Aa	0,88 ± 0,19 Aa	0,75 ± 0,33 Aab
Baixa	0-3	0,89 ± 0,17 Ab	1,14 ± 0,84 Aa	0,86 ± 0,47 Aa	0,85 ± 0,31 Aa	1,33 ± 0,39 Ab
	5-8	1,35 ± 0,23 Ac	0,80 ± 0,06 Aa	0,85 ± 0,33 Aa	1,34 ± 0,29 Aa	1,13 ± 0,39 Aab
	10-13	0,67 ± 0,14 Aab	0,53 ± 0,36 Aa	0,59 ± 0,16 Aa	1,20 ± 0,28 Ba	0,77 ± 0,24 ABab
	>15	0,49 ± 0,21 Aa	0,61 ± 0,24 Aa	0,65 ± 0,28 Aa	0,93 ± 0,59 Aa	0,57 ± 0,12 Aa
g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)						
Alta	0-3	648 ± 189 Aab	216 ± 140 Ba	528 ± 125 ABa	523 ± 62 Aba	625 ± 198 Aa
	5-8	753 ± 136 Aa	200 ± 12 Ba	579 ± 55 Aa	589 ± 255 Aa	526 ± 26 Aab
	10-13	541 ± 80 Aab	164 ± 51 Ba	416 ± 92 Aab	547 ± 111 Aa	443 ± 47 Aab
	>15	467 ± 68 Ab	266 ± 96 Aa	313 ± 76 Ab	337 ± 76 Aa	334 ± 176 Ab
Baixa	0-3	701 ± 160 Aa	279 ± 82 Ba	505 ± 115 ABa	457 ± 159 ABa	425 ± 171 Ba
	5-8	703 ± 66 Aa	253 ± 58 Ba	476 ± 245 ABa	380 ± 140 Ba	458 ± 69 ABa
	10-13	656 ± 158 Aa	152 ± 46 Ba	428 ± 64 ABab	440 ± 166 ABa	511 ± 80 Aa
	>15	450 ± 177 Ab	211 ± 122 Ba	160 ± 61 Bb	325 ± 53 Aba	326 ± 14 ABa
E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)						
Alta	0-3	6,45 ± 0,85 Aab	4,16 ± 1,36 Ba	6,81 ± 1,17 Aa	5,82 ± 0,44 ABa	6,54 ± 0,76 Aa
	5-8	7,17 ± 0,94 Aa	4,63 ± 0,44 Ba	6,09 ± 0,80 ABab	5,61 ± 0,93 ABa	6,92 ± 0,66 Aa
	10-13	6,37 ± 0,61 Aab	3,15 ± 0,71 Ba	5,46 ± 0,55 Aab	6,04 ± 0,86 Aa	5,71 ± 0,25 Aab
	>15	5,36 ± 0,51 Ab	4,05 ± 0,61 Aa	5,01 ± 0,64 Ab	5,71 ± 1,09 Aa	5,11 ± 0,86 Ab
Baixa	0-3	7,04 ± 1,44 Aa	4,97 ± 1,19 Aa	6,48 ± 1,18 Aa	5,31 ± 1,14 Aa	5,60 ± 0,99 Aa
	5-8	7,27 ± 0,64 Aa	4,51 ± 0,54 Ba	5,02 ± 1,04 Ba	5,35 ± 1,05 Ba	6,04 ± 1,53 ABa
	10-13	6,17 ± 1,16 Aab	3,09 ± 0,89 Ba	5,17 ± 0,58 ABa	5,33 ± 0,82 ABa	6,20 ± 0,91 Aa
	>15	4,80 ± 1,11 ABb	3,42 ± 1,56 ABa	3,12 ± 0,68 Bb	5,45 ± 1,57 Aa	4,69 ± 0,71 ABa
EUA ($\mu\text{mol mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)						
Alta	0-3	2,41 ± 0,58 Aa	2,57 ± 0,19 Aa	2,21 ± 0,33 Aa	2,97 ± 0,26 Aab	2,75 ± 0,56 Aa
	5-8	2,53 ± 0,31 Aa	2,46 ± 0,08 Aa	2,73 ± 0,58 Aa	3,19 ± 0,49 Aa	2,54 ± 0,39 Aa
	10-13	2,21 ± 0,49 Aa	2,73 ± 0,33 Aa	2,25 ± 0,54 Aa	2,49 ± 0,24 Abc	2,74 ± 0,17 Aa
	>15	2,42 ± 0,48 ABa	2,38 ± 0,32 ABa	1,95 ± 0,22 Ba	2,14 ± 0,20 Abc	2,75 ± 0,26 Aa
Baixa	0-3	2,15 ± 0,26 ABa	2,00 ± 0,15 Bca	1,78 ± 0,29 Ca	2,50 ± 0,36 ABa	2,70 ± 0,36 Aa
	5-8	2,33 ± 0,50 Aa	2,22 ± 0,49 Aa	2,55 ± 0,47 Aa	2,78 ± 0,39 Aa	2,66 ± 0,55 Aa
	10-13	2,34 ± 0,68 Aa	2,40 ± 0,41 Aa	2,26 ± 0,06 Aa	2,77 ± 0,54 Aa	2,55 ± 0,45 Aa
	>15	2,63 ± 0,69 Aa	2,94 ± 0,84 Aa	2,01 ± 0,63 Aa	2,18 ± 0,65 Aa	2,57 ± 0,53 Aa

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idades, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

V. japurensis exibiu baixos valores de g_s nas capoeiras acima de 15 anos, comparada com as demais classes de idades, no período de alta precipitação. *B. grossularioides*, *L. procera* e *V. japurensis* exibiram baixos valores de E nas idades acima de 15 anos, comparadas com as demais idades das capoeiras, no período de alta precipitação. Somente *B. grossularioides* exibiu diferença de E entre as classes de idades das capoeiras no período de baixa precipitação. A espécie *V. cayennensis* apresentou altos valores de EUA nas capoeiras com idades até oito anos, no período de alta precipitação, comparada com as demais classes de idades das capoeiras.

Na comparação entre períodos de precipitação, *V. cayennensis* e *L. procera* exibiram valores negativos (%) significativos para A_{max} nas idades entre 0-3 anos, indicando que os maiores valores de precipitação foram observados no período chuvoso, ao passo que, apenas *L. procera* exibiram valores significativos nas capoeiras com idades acima de 15 anos (Figura 7).

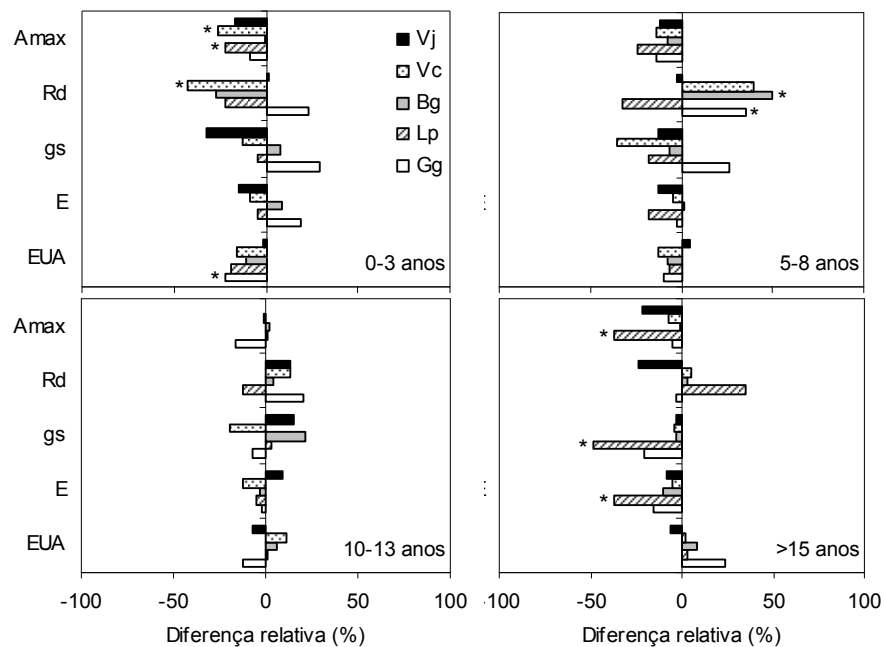


Figura 7: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para trocas gasosas de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) ($n=5$).

Para a variável R_d , somente *V. cayennensis* diferiu entre períodos de alta e de baixa precipitação nas idades entre 0-3 anos, e *B. grossularioides* e *G. glabra* nas idades entre 5-8 anos. A espécie *L. procera* apresentou maiores valores no período de alta precipitação para as

resposta de g_s e E, nas idades das capoeiras acima de 15 anos. *G. glabra* apresentou maiores valores no período de alta precipitação para a EUA, nas idades das capoeiras entre 0-3 anos.

4. DISCUSSÃO

A diferença nas respostas das taxas fotossintéticas em relação aos grupos sucessionais e guardando a lógica de maiores e menores valores de fotossíntese máxima (A_{\max}) para as espécies sucessionais iniciais e tardias, respectivamente, encontram amplo respaldo na literatura (Bazzaz & Pickett, 1980; Bazzaz & Carlson, 1982; Reich *et al.*, 1995; Ellsworth *et al.*, 1996). Além disso, a diferença entre as espécies diminuiu com o aumento das idades das capoeiras, sustentando o que foi proposto por Ellsworth *et al.* (1996). Esses autores observaram que em poucos anos após abandono da área foram verificados grandes diferenças entre as espécies para as respostas de A_{\max} , comparado com as respostas após dez anos de abandono de uma área após uso agrícola. As espécies do gênero *Vismia*, típicas sucessionais iniciais sobre áreas de pastagens abandonadas, exibiram melhores desempenhos no que concerne à assimilação de carbono, quando comparadas com *G. glabra*, pertencente ao grupo sucessional tardio, fato que é geralmente consistente com a teoria sobre assimilação de carbono nos distintos grupos sucessionais (Bazzaz & Pickett, 1980; Huc *et al.*, 1994). Não se verificou efeito da precipitação sobre as respostas fotossintéticas das plantas, apesar de ter sido observado redução de A_{\max} no período de menor precipitação para a maioria das espécies nas diferentes idades da cronossequência. Estes resultados sugerem que o mecanismo de regulação estomática das espécies pode ter sido eficiente para manter altos níveis de eficiência fotossintética em período de reduzida disponibilidade hídrica, o que de certa forma é confirmado quando se observa alta concentração interna de CO_2 (C_i) com reduzida taxa de condutância estomática (g_s) para todas as espécies. Quando se verificou o efeito da idade das capoeiras (cronossequência sucessional) sobre as trocas gasosas, observou-se que, na maioria das espécies, com exceção de *G. glabra*, A_{\max} diminuiu com o tempo durante a sucessão, sugerindo que, apesar da posição das espécies no grupo sucessional exibirem diferenças quanto à eficiência fotossintética, o padrão temporal contribuiu, em parte, para a redução das características fotossintéticas na sucessão secundária sobre pastagens abandonadas, não tendo efeito, portanto, sobre espécies sucessionais tardias como *G. glabra*. Rijkers *et al.* (2000) também observaram baixos valores de A_{\max} para *G. glabra* em ambientes com alta incidência luminosa. Provavelmente, a manutenção constante da taxa de assimilação de carbono com o aumento das idades das capoeiras seja uma característica dessa espécie, uma vez que até mesmo seus valores de g_s não sofreram efeitos das idades das capoeiras. A taxa de respiração (R_d) também diminuiu com a cronossequência sucessional, o que pode indicar uma desaceleração na conversão eficiente de carboidratos em biomassa (Newell *et al.*, 2002). Os

altos valores de A_{\max} para as espécies sucessionais iniciais nos primeiros anos após abandono das pastagens podem, em parte, receber uma contribuição da elevada taxa de transpiração (E) observada para essas espécies, uma vez que já foi verificada a participação da transpiração no mecanismo de diminuição da fotoinibição em espécies sucessionais iniciais pelo resfriamento na camada superficial foliar (camada limítrofe) mantendo a alta taxa fotossintética (Krause *et al.*, 2001). Segundo Reich *et al.* (1995), as diferenças nas trocas gasosas entre as espécies nos diferentes grupos sucessionais seriam características intrínsecas ou simplesmente resultados de diferenças na disponibilidade de recursos durante a sucessão, ou uma combinação de ambos. O que se verifica é que, além da aparente diferença intrínseca entre as diferentes espécies nos distintos grupos sucessionais, um fator importante que se deve levar em consideração é a disponibilidade de irradiância para as plantas com o avanço da cronosequência, fato que provavelmente afete mais fortemente as respostas fotossintéticas das espécies pioneiras do que mesmo a disponibilidade de nutrientes no solo, como por exemplo, N e P. Estes nutrientes, considerados limitantes em áreas de pastagens abandonadas na Amazônia (Silva *et al.*, 2006), com o passar do tempo exibem aumentos no solo, principalmente nas camadas superficiais (Feldepausch *et al.*, 2004). Segundo Hikosaka (2005), apesar da taxa fotossintética aumentar com o aumento da quantidade de N foliar, fatores como a baixa disponibilidade de irradiância contribui significativamente para a redução da eficiência fotossintética. Rijkers *et al.* (2000) demonstraram que a altura das árvores e o adensamento de copa têm considerável efeito sobre as características fisiológicas e estruturais das espécies pioneiras, como a área foliar específica (AFE), por exemplo, e que modificações neste parâmetro contribui para a redução das respostas fotossintéticas das plantas (Reich *et al.*, 1998). Ross (1954) observou que *Trema guianensis*, uma espécie pioneira, formou uma densa vegetação de 90 cm de altura em apenas dois meses após desmatamento, aumentando para cerca de 10m de altura em cinco anos; em 14 anos, a espécie dominante, *Musanga cecropioides*, formou copa a aproximadamente 23m de altura e o nível de irradiância abaixo da copa diminuiu, chegando a valores próximos da floresta primária. Reich *et al.* (1995) verificaram que A_{\max} , g_s , AFE e concentrações foliares de Ca e Mg apresentaram variações nos diferentes grupos sucessionais com maiores respostas para as espécies secundárias iniciais, e que esses parâmetros foram consistentes com a diminuição da luz e disponibilidade de nutrientes durante a sucessão secundária, apesar das concentrações foliares de N e P não diferirem entre as espécies (Pooter & Evans, 1998; Hikosaka, 2005). Dessa forma, com a cronosequência sucessional, as plantas acabam se aclimatando às novas condições de irradiância, refletindo em menores respostas fotossintéticas. Portanto, as

respostas das trocas gasosas das diferentes espécies estudadas parecem confirmar o que, em geral, se observa para as plantas quanto à posição no grupo sucessional e que, apesar das mudanças com o tempo nas condições edáficas e microclimáticas, confirmadas em diversos estudos, o que se verifica é que a redução das respostas fotossintéticas esteja mais diretamente relacionada com a disponibilidade de irradiância para as plantas na cronosequência sucessional do que para oferta de nutrientes no solo.

5. CONCLUSÕES

1. As modificações no ambiente edáfico (nutrientes na folha e no solo) com o aumento das idades das capoeiras, observadas no Capítulo I, não contribuíram efetivamente para o aumento nas respostas fotossintéticas das diferentes espécies na cronossequência sucessional (idade das capoeiras).

2. As reduções das respostas das trocas gasosas em função das idades das capoeiras parecem estar ligadas às estratégias na utilização da energia luminosa. Provavelmente, efeitos como a modificação na disponibilidade de irradiância com o passar do tempo devam estar contribuindo para a redução da taxa fotossintética das espécies da vegetação secundária.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ainsworth, E.A.; Rogers, A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 30: 258-270.
- Allen, M.T.; Percy, R.W. 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain Forest. *Oecologia*, 122: 470-478.
- Bazzaz, F.A.; Carlson, R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the Light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 54: 313-316.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Brodribb, T.J.; Holbrook, N.M. 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132: 2166-2173.
- Buckley, T.N.; Farquhar, G.D.; Mott, K.A. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118: 132-143.
- Ellsworth, D.S.; Reich, P.B. 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 77(2): 581-594.
- Farquhar, G.D.; Wong, S.C. 1984. An empirical model of stomatal conductance. *Australian Journal Plant Physiology*, 11:191-210.
- Feldpausch, T.R.; Rondon, M.; Fernandes, E.C.M.; Riha, S.J.; Wandelli, E.V. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications*, 14(4): S164-S176.
- Franks, P.J.; Farquhar, G.D. 1999. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, 22: 1337-1349.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: Ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany*, 95: 521-533.
- Huc, R.; Ferhi, A.; Guehl, J.M. 1994. Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia*, 99: 297-305.
- Iqbal, R.M.; Rao, A.R.; Rasul, E.; Wahid, A. 1997. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model. In: Pessaraki, M. (Ed.), *Handbook of photosynthesis*. Marcel Dekker Inc., New York, U.S.A., pp. 803–810.

- Krall, J.P.; Edwards, G.E. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 86: 180-187.
- Krause, G.H.; Koroleva, O.Y.; Dalling, J.W.; Winter, K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant, Cell and Environment*, 24: 1345-1352.
- Kull, O. 2002. Acclimation of photosynthesis in canopies: models and limitations. *Oecologia*, 133: 267-279.
- Law, B.E.; Thornton, P.E.; Irvine, J.; Anthoni, P.M.; Vantuyt, S. 2001. Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 7: 755-777.
- Lawlor, D.W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals Botany*, 89: 871-885.
- Leuning, R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant Cell and Environment*, 18: 339-355.
- Marenco, R.A.; Gonçalves, J.F.C.; Vieira, G. 2001. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. *Tree Physiology*, 21: 1311-1318.
- 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.
- Moran, E.F.; Brondizio, E.S.; Tucker, J.M.; Silva-Forsberg, M.C.; McCracken, S.; Falesi, I. 2000. Effects of soil fertility and land-use on forest succession in Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 139: 93-108.
- Newell, E.A.; Mulkey, S.S.; Wright, S.J. 2002. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species. *Oecologia*, 131: 333-342.
- Nilsen, E.T.; Orcutt, D.M. 1996. *The physiology of plants under stress: abiotic factors*. John Wiley, New York. 230p.
- Nogueira, A.; Martinez, C.A.; Ferreira, L.L.; Prado, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica*, 42: 351-356.
- Oliveira, M.A.J.; Bovi, M.L.A.; Machado, E.C.; Gomes, M.M.A.; Habermann, G.; Rodrigues, J.D. 2002. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Scientia Agricola*, 59: 59-63.
- Poorter, H.; Evans, J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116: 26-37.

- Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., Souza, G.M., 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 16(1): 7–16.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Uhl, C. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, 9: 65-76.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12: 948-958.
- Rijkers, T.; Pons, T.L.; Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77-86.
- Ross, R. 1954. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *Journal of Ecology*, 42: 259-282.
- SAEG. 2003. *Software: Sistema para análises estatísticas*. Versão 8.X. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Santos Jr., U.M. 2008. *Fisiologia e indicadores de estresse em árvores: estado nutricional, trocas gasosas e desempenho fotossintético em espécies arbóreas crescendo em ambientes alagados na Amazônia central*. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Manaus-AM. 161p.
- SAS Institute, JMP Version 4.0, Cary, NC, USA: SAS Institute Inc., 2000.
- 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(4): 503-512.
- Silver, W.L.; Ostertag, R.; Lugo, A.E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology*, 8: 394-407.
- StatSoft, 2003. Versão 6,0. East 14th Street, Tulsa, OK, USA.
- Urban, L.; Montpied, P.; Normand, F. 2006. Season effects on leaf nitrogen partitioning and photosynthetic water use efficiency in mango. *Journal of Plant Physiology*, 163: 48-57.

CAPÍTULO III

INDICADORES DE ESTRESSE DE ESPÉCIES DA SUCESSÃO SECUNDÁRIA CRESCENDO SOBRE PASTAGENS ABANDONADAS NA AMAZÔNIA CENTRAL

1. INTRODUÇÃO

Plantas que crescem em ambientes de pastagens abandonadas normalmente estão sujeitas a situações extremas no que concerne a disponibilidade de recursos primários, uma vez que são expostas à alta irradiância e a solos compactados, que podem implicar em baixa disponibilidade de nutrientes e de água (Uhl *et al.*, 1988; Holl, 1999). Com o passar do tempo, tais condições sofrem modificações, como, por exemplo, melhora no microclima pelo surgimento da sombra proporcionada pelo crescimento das espécies pioneiras na sucessão, além do aumento no teor de certos nutrientes do solo considerados limitantes para o crescimento das plantas, como, por exemplo, fósforo e nitrogênio (Davidson *et al.*, 2004; Feldpausch *et al.*, 2004).

Além disso, diferentes espécies surgem durante os diferentes estágios da sucessão secundária e as variações fisiológicas das espécies podem ser reflexos dos recursos ambientais disponíveis (Nogueira *et al.*, 2004). Assim, as estratégias fisiológicas adotadas por plantas que crescem em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes, altas intensidades luminosas, e passando anualmente por períodos de reduzida precipitação, como ocorrem na Amazônia, necessitam ser mais bem esclarecidas, uma vez que tais estratégias adaptativas favorecem o sucesso no estabelecimento e crescimento de espécies que podem ser importantes sumidouros de carbono, introduzidas para restaurar outras áreas degradadas ou mesmo usadas em plantios para produção com fins econômicos, otimizando apenas alguma exigência de determinada espécie (Bazzaz & Pickett, 1980; Miriti, 1998; Santos Jr. *et al.*, 2006).

A área foliar específica e o estado hídrico da planta, por exemplo, são importantes parâmetros que variam enormemente entre as diversas espécies e essa variação pode representar uma adaptação à disponibilidade dos recursos primários existentes como tentativa de tolerância das plantas às condições estressantes (Osmond *et al.*, 1987). Além do mais, as plantas necessitam absorver energia luminosa como parte fundamental do processo fotossintético para a fixação de carbono. A absorção de irradiância no processo fotossintético é determinante para o crescimento da planta, uma vez que são convertidas em energia química, resultando na redução de moléculas de CO₂ em compostos orgânicos (Krall &

Edwards, 1992). Contudo, tal processo pode sofrer limitações ocasionadas pela situação fora da faixa ótima para determinado fator, como por exemplo, deficiência nutricional ou hídrica, resultando em situação de estresse para a planta (Morales *et al.*, 2000; Barth *et al.*, 2001; Evan & Pooter, 2001; Oukarroum *et al.*, 2007). A adaptação do aparato fotossintético para diferentes intensidades de irradiância passa por ajustamentos de proporções relativas dos componentes que envolvem a absorção, a transmissão e a utilização da energia luminosa no processo fotossintético (Walter, 2005). Nesse contexto, torna-se muito oportuno monitorar indicadores fisiológicos e/ou bioquímicos que possam ser traduzidos em respostas das plantas às condições do meio físico onde crescem.

O acompanhamento da emissão da fluorescência da clorofila *a* tornou-se uma técnica efetiva para quantificar o efeito do estresse ambiental sobre as funções de captura e utilização da irradiância pelas plantas (Adams *et al.*, 1999; Richardson & Berlyn, 2002). Recentemente, tais investigações têm sido realizadas com o uso de novas ferramentas que ajudam a elucidar o comportamento de plantas quando submetidas a situações de estresse. O transiente da fluorescência da clorofila *a* (OJIP) é uma ferramenta de análise da mudança na cinética da fluorescência da clorofila *a* que fornece informações detalhadas sobre a estrutura e função do aparato fotossintético, especialmente do fotossistema II (Lazár, 2006).

Considerando que o entendimento sobre a captação e utilização da energia luminosa por espécies pioneiras crescendo em vegetação secundária com diferentes idades de abandono da área após utilização por pastagens, pode ser de grande relevância para o entendimento das estratégias adotadas pelas plantas na assimilação e fixação de carbono, o objetivo deste estudo foi investigar as respostas da fluorescência da clorofila *a* de espécies da vegetação secundária numa cronossequência sucessional sobre áreas de pastagens abandonadas na Amazônia central.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Local de estudo

A área de estudo está localizada cerca de 80 km ao norte da cidade de Manaus, ao longo da rodovia BR-174, entre os Municípios de Manaus e de Presidente Figueiredo (2°34'S, 60°07'W) (ver detalhes no Capítulo I). Os sítios usados para pesquisa foram áreas de pastagens que, após o uso e posterior degradação, foram abandonadas gradativamente dando lugar a sucessão secundária em diferentes idades de abandono formada por espécies pioneiras naturalmente adaptadas às condições edáficas e microclimáticas. As espécies estudadas (*Vismia japurensis*, *Vismia cayenensis*, *Bellucia grossularioides*, *Laetia procera* e *Goupia glabra*.) foram aquelas que se destacaram pela maior frequência na área do estudo, conforme descrito por Mesquita *et al.* (2001).

2.2. Determinação da fluorescência da clorofila *a* e curva OJIP

As determinações dos parâmetros relacionadas à fluorescência da clorofila *a* foram feitas em folhas apresentando bom estado fitossanitário, expostas ao sol, completamente expandidas e situadas no terço superior da copa de cinco plantas por espécie em cada idade da cronossequência sucessional da vegetação secundária (idade de abandono da área), utilizando-se um fluorômetro portátil (Handy PEA - v 1,30 - Hansatech Instruments, Norfolk, UK), entre 8 e 12h. As folhas selecionadas foram adaptadas ao escuro durante um período de 30 minutos, utilizando-se cliques apropriados. Após a adaptação, as folhas foram expostas a um pulso saturante de luz ($3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, comprimento de onda de 650 nm, por 1 segundo), onde se obtiveram as respostas relacionadas aos transientes da fluorescência da clorofila *a*, os quais foram carregados e calculados utilizando *software* específico (Handy PEA software - v 1,30), de acordo com equações do teste OJIP (Strasser *et al.*, 1995). O estágio inicial da atividade fotossintética no complexo centro de reação é regulado por três etapas funcionais básicas que, portanto, são descritas de forma a explicar as variáveis da absorção do fóton pela molécula de clorofila no complexo antena (ABS); acúmulo de energia absorvida (TR); conversão da energia de excitação para a cadeia transportadora de elétrons (ET); além disso, considera-se a energia que é dissipada em forma de calor ou fluorescência (DI). Assim, foram obtidos os parâmetros do fluxo fenomenológico: RC/CS = densidade de centros de reação por seção transversal; ABS/CS = número de fótons absorvidos por seção transversal; DI₀/CS = energia

de dissipação por seção transversal; TR_o/CS = taxa máxima de energia bloqueada por seção transversal e; ET_o/CS = transporte de elétrons por seção transversal, bem como, os parâmetros das razões de fluxo: TR_o/ABS = máxima eficiência quântica do fotossistema II (FSII); DI_o/ABS = máxima eficiência de excitação não fotoquímica; ET_o/TR_o = probabilidade da energia de excitação mover um elétron após a quinona A e; ET_o/ABS = probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após Q_A . Além disso, foram obtidos, também, os valores referentes a área da curva OJIP (Área), fluorescência inicial (F_o), fluorescência variável (F_v), fluorescência máxima (F_m), eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m) e ao índice de desempenho (IP_{ABS}) (Gonçalves *et al.*, 2007).

2.3. Determinação do potencial hídrico foliar

O estado hídrico da planta foi determinado através das medidas do potencial hídrico foliar (Ψ_w) das espécies estudadas em cada idade da cronossequência sucessional da vegetação secundária (idade de abandono da área). A determinação foi feita sempre no horário entre 12 e 13h, utilizando-se bomba de pressão (Scholander *et al.*, 1965). A determinação consistiu na coleta de amostras de folhas completamente expandidas, apresentando bom estado fitossanitário e situada no terço superior da copa, as quais foram colocadas na câmara foliar. Aplicou-se, então, pressão até ocorrer a exsudação no pecíolo da folha, momento na qual foram feitas as leituras (Turner, 1981).

2.4. Determinação da área foliar específica

A determinação da área foliar específica (AFE) foi realizada a partir das coletas de amostras de folhas das espécies em cada idade da cronossequência sucessional da vegetação secundária (idade de abandono da área), apresentando bom estado fitossanitário, completamente expandidas e situadas no terço superior da copa. Após a coleta, foram retirados dez discos foliares com área conhecida, acondicionados em sacos de papel e levados ao laboratório para serem submetidos à estufa (70°C) por um período de 72h (Pooter & Jong, 1999). A área foliar específica foi determinada como a razão da área foliar pela massa foliar seca (Witkowski & Lamont, 1991).

2.5. Delineamento experimental e análise estatística

A vegetação secundária foi identificada, selecionada aleatoriamente e classificada em quatro diferentes estágios sucessionais: 0-3, 5-8, 10-13 e >15 anos. Dentro de cada floresta secundária, foram demarcadas cinco parcelas de 20 x 40 m, nas quais foram selecionadas cinco espécies mais frequentes nessas áreas, de acordo com estudo realizado por Mesquita *et al.* (2001). Em seguida, foram selecionados cinco indivíduos aleatórios por espécie para compor a repetição. Os dados foram coletados em períodos de alta e de baixa precipitação. O delineamento inteiramente casualizado foi utilizado obedecendo esquema fatorial, sendo: cinco espécies x quatro idades da vegetação secundária (cronosequência) x dois períodos de precipitação. Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade D'Agostino-Pearson. Em seguida, foram feitas análises de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). Quando adequadas, foram aplicadas análises de regressão para verificar o efeito das variáveis dependentes sobre a idade de abandono da área. Os programas estatísticos utilizados foram: SAEG 8.X (SAEG, 2003) e o JMP 4.0 (SAS Institute Inc., 2000).

3. RESULTADOS

3.1. Fluorescência da clorofila *a*

Todas as espécies estudadas apresentaram transiente típico da fluorescência da clorofila *a* (OJIP) com elevação normalmente distribuída de F_o a F_m e pequenas variações entre as idades das capoeiras, para cada espécie no período de alta precipitação (Figura 1). Porém, no período de menor precipitação, verificou-se que a maioria das espécies exibiu modificações nos transientes na comparação entre as classes de idades, uma vez que as espécies *G. glabra* e *L. procera* apresentaram maior área relativa acima da curva de fluorescência entre F_o e F_m nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, seguida das plantas localizadas nas capoeiras com idades entre 5-8 anos (Tabela 1). As espécies *V. cayennensis* e *V. japurensis* também exibiram modificações nos transientes OJIP nas capoeiras com idades entre 0-3 e 5-8 anos, uma vez que a área relativa foi menor, comparada com as demais idades das capoeiras. Esses altos valores da área relativa aparecem como reflexo dos baixos valores de F_m para as espécies analisadas nas idades das capoeiras mais jovens (Tabela 1).

Quanto ao índice de desempenho (PI_{ABS}), observou-se que as plantas sofreram variação em função da idade das capoeiras, tanto no período de alta precipitação ($r^2=0,85$; $p<0,001$) quanto no período de baixa precipitação ($r^2=0,85$; $p<0,001$) (Figura 2). Contudo, quando se fez uma análise por espécie, verificou-se que ambas as espécies do gênero *Vismia* não apresentaram relação do PI_{ABS} com a idade das capoeiras (Figura 3). O PI_{ABS} de *B. grossularioides* e *L. procera* apresentou relação com a idade das capoeiras ($r^2 = 0,77$; $p<0,001$ e $r^2 = 0,69$; $p<0,01$; respectivamente), ao passo que *G. glabra* apresentou relação ($r^2=0,49$; $p<0,05$).

De maneira geral, *L. procera* foi a espécie que apresentou os menores valores de PI_{ABS} (Figura 4). As plantas com idade acima de 15 anos exibiram maiores valores de PI_{ABS} , com destaque para *G. glabra*, *V. cayennensis* e *B. grossularioides*. Todas as espécies estudadas apresentaram maiores valores de PI_{ABS} no período de alta precipitação.

A maioria dos parâmetros das razões de fluxo da fluorescência da clorofila *a* variou em função das idades das capoeiras para as diferentes espécies analisadas (Tabela 2).

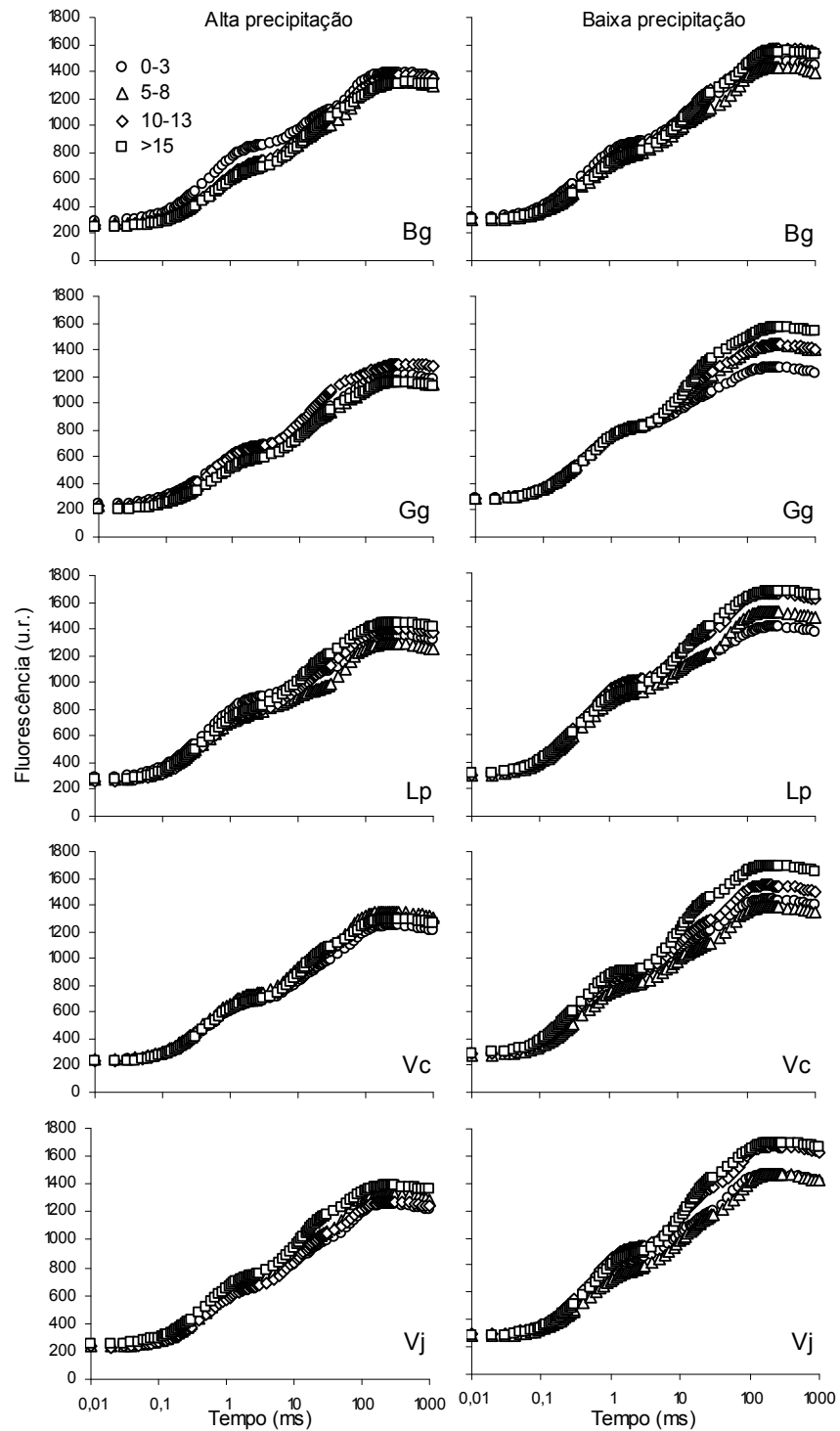


Figura 1: Transiente da fluorescência da clorofila *a* de cinco espécies pioneiras numa cronosequência sucessional com idade variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

Tabela 1: Área relativa e fluorescência máxima (F_m) de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
Área relativa						
Alta	0-3	Ab 23467 A (3236)	Aa 21573 A (2818)	Aa 21573 A (2215)	Aa 21493 A (3164)	Aa 23387 A (2838)
	5-8	Aab 26760 A (4898)	Ba 22200 A (4384)	Ba 21040 A (3543)	Ba 19653 A (3985)	Ba 21453 B (3140)
	10-13	Aab 27080 A (5798)	Ba 22787 A (2913)	Ba 23027 A (2007)	Ba 20973 A (2538)	Ba 22293 B (1738)
	>15	Aa 28413 B (2734)	Ba 21427 B (4384)	Ba 21800 A (3603)	Ba 19920 B (3191)	Ba 20747 B (2847)
Baixa	0-3	Ac 24067 A (4407)	Cc 16667 B (2310)	BCb 18853 B (3777)	BCb 18520 B (2428)	Bb 20360 B (3020)
	5-8	Ab 28440 A (2662)	Bb 21587 A (3044)	Ba 22267 A (2342)	Ba 22267 A (4996)	ABa 21560 A (4786)
	10-13	Aab 31057 A (4967)	BCb 20400 B (2142)	Ca 23240 A (3210)	Cab 20987 A (3346)	Ba 25900 A (5007)
	>15	Aa 32893 A (4204)	Ba 26373 A (1888)	BCa 23600 A (2630)	Ca 22867 A (1936)	Ba 26067 A (3654)
F_m						
Alta	0-3	Aa 1388 B (89)	Ba 1216 A (103)	ABab 1349 A (154)	Ba 1246 B (109)	ABa 1255 B (199)
	5-8	Aa 1323 B (110)	Ba 1173 B (123)	ABb 1292 B (139)	Aa 1349 A (105)	Aa 1332 B (160)
	10-13	Aa 1373 B (79)	ABa 1297 B (97)	ABa 1403 B (73)	ABa 1303 B (117)	Ba 1274 B (174)
	>15	ABa 1314 B (100)	Ca 1156 B (139)	Aa 1445 B (112)	BCa 1295 B (192)	ABa 1386 B (159)
Baixa	0-3	Aab 1474 A (64)	Bc 1266 A (123)	Ab 1400 A (188)	Abc 1438 A (97)	Ab 1463 A (100)
	5-8	Ab 1435 A (124)	ABb 1440 A (175)	Ab 1511 A (145)	Ac 1390 A (145)	Ab 1465 A (137)
	10-13	Aa 1569 A (150)	Cb 1439 A (96)	ABa 1653 A (104)	Bb 1547 A (162)	Aa 1673 A (54)
	>15	Ca 1548 A (98)	BCa 1566 A (82)	ABa 1662 A (86)	Aa 1692 A (113)	Aa 1701 A (126)

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias e desvio padrão, entre parênteses (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula (esquerda), para espécie, minúscula, para classe de idades, e maiúscula (direita), para período, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

A máxima eficiência de excitação não fotoquímica (DI_o/ABS), sofreu efeito negativo para as espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera* em função das idades das capoeiras, enquanto que *V. cayennensis* e *V. japurensis* exibiram moderado efeito (Tabela 2). Na mesma condição, porém em efeito positivo, foram observadas relações da máxima eficiência quântica do fotossistema II (TR_o/ABS) em função das idades das capoeiras para as espécies analisadas. Tanto a probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a quinona A (ET_o/ABS) quanto a probabilidade da energia de excitação mover um elétron após a quinona A (ET_o/TR_o), sofreram efeito positivo em função das idades das capoeiras para a maioria das espécies estudadas, com exceção de *V. japurensis* que não sofreu efeito.

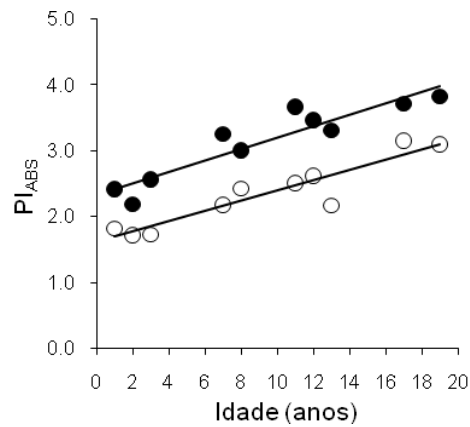


Figura 2: Relação entre índice de desempenho de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação. Cada ponto representa média variando de 5 a 20 repetições.

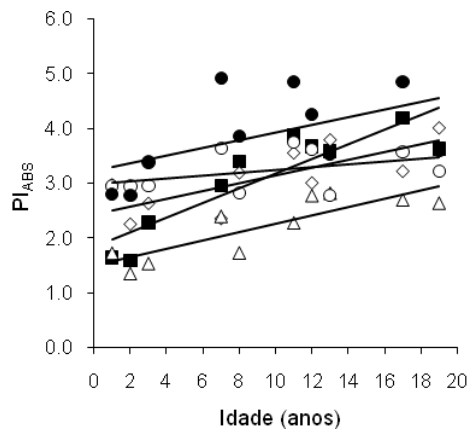


Figura 3: Relação entre índice de desempenho de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

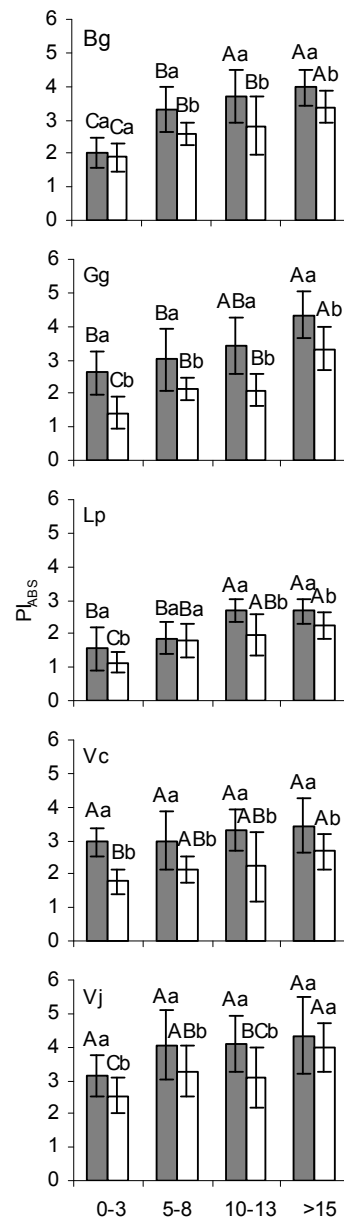


Figura 4: Índice de desempenho de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em períodos de alta (coluna cinza) e de baixa (coluna branca) precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para classe de idade, e minúscula, para período de precipitação, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões (n=5).

Tabela 2: Relação entre razões de fluxo de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Espécie	Variável	DI ₀ /ABS	TR ₀ /ABS	ET ₀ /ABS	ET ₀ /TR ₀
Bg	r ²	0,62	0,62	0,82	0,82
	p	<0,01	<0,01	<0,001	<0,001
	b	-0,001	0,001	0,006	0,006
Gg	r ²	0,79	0,79	0,64	0,45
	p	<0,001	<0,001	<0,01	<0,05
	b	-0,003	0,003	0,005	0,005
Lp	r ²	0,75	0,75	0,70	0,55
	p	<0,001	<0,001	0,01	<0,01
	b	-0,003	0,003	0,005	0,005
Vc	r ²	0,40	0,40	0,40	0,40
	p	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
	b	-0,001	0,001	0,002	0,002
Vj	r ²	0,66	0,66		
	p	<0,01	<0,01	ns	ns
	b	-0,001	0,001		

Obs.: r² = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significante (p>0,05). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*.

Na comparação entre espécies, *V. cayennensis* e *V. japurensis* apresentaram os menores valores de DI₀/ABS nas diferentes idades das capoeiras, em ambos os períodos de precipitação (Figura 5). Por outro lado, as mesmas espécies exibiram os maiores valores para a variável TR₀/ABS. A espécie *L. procera* apresentou baixos valores, tanto da variável ET₀/ABS quanto de ET₀/TR₀ nas diferentes idades das capoeiras, nos distintos períodos de precipitação, comparada com as demais espécies.

Na comparação entre classes de idades das capoeiras, verificou-se que *B. grossularioides*, *G. glabra*, *L. procera* e *V. cayennensis* exibiram maiores valores de DI₀/ABS nas idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação, ao passo que no período de baixa precipitação, somente *G. glabra* e *L. procera* exibiram altos valores de DI₀/ABS (Figura 5). As espécies *V. cayennensis* e *V. japurensis* exibiram baixos valores de DI₀/ABS nas capoeiras acima de 10 anos de idade. As espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera* exibiram elevados valores de TR₀/ABS nas capoeiras com idade acima de 10 anos, no período de alta precipitação (Figura 5). Os menores valores de TR₀/ABS para *V. cayennensis* e *V. japurensis*,

foram observados nas capoeiras com idade entre 0-3 anos, também no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, *B. grossularioides* não exibiu diferença de TR_o/ABS entre as classes de idades, enquanto que as demais espécies exibiram menores valores nas capoeiras com idade entre 0-3 anos. Os menores e maiores valores de ET_o/ABS foram observados nas espécies crescendo nas capoeiras com idades entre 0-3 e >15 anos, respectivamente, em ambos os períodos de precipitação. A espécie *V. cayennensis* foi a única que não exibiu diferença entre as idades das capoeiras, no período de alta precipitação. Todas as espécies estudadas diferiram entre as idades das capoeiras para a variável ET_o/TR_o , nos distintos períodos de precipitação.

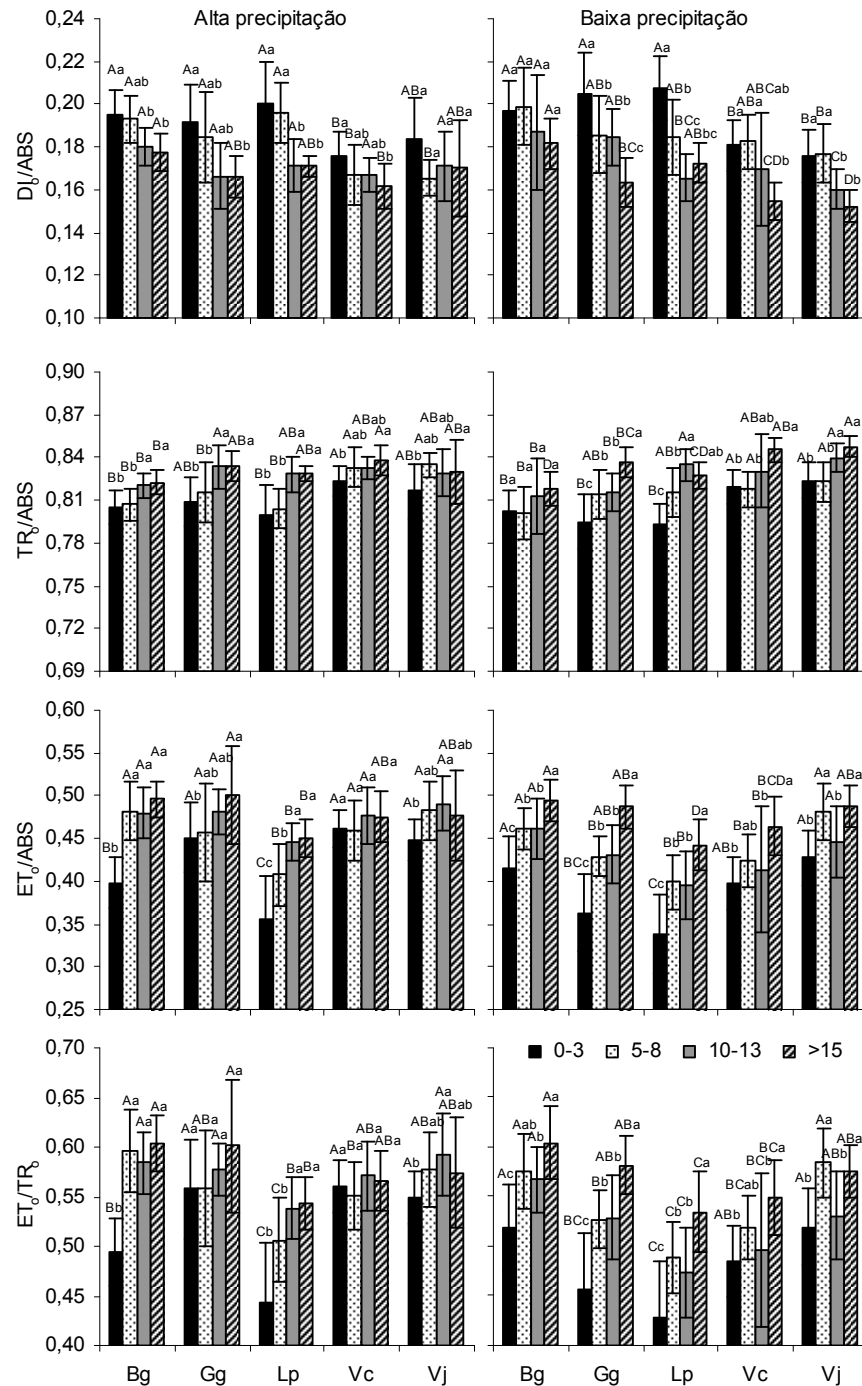


Figura 5: Razões de fluxo de cinco espécies pioneiras numa cronossequência da vegetação secundária com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idade, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões ($n=5$).

Na comparação entre períodos de precipitação, *V. japurensis* apresentou maiores valores no período de baixa precipitação para a variável DI_0/ABS nas capoeiras com idades entre 5-8 anos, enquanto que, para *G. glabra*, os valores foram maiores no período de baixa precipitação nas capoeiras com idades entre 0-3 e 10-13 anos (Figura 6). *V. japurensis* apresentou maiores valores de DI_0/ABS no período de alta precipitação nas capoeiras com idades acima de 10 anos, enquanto que *L. procera* exibiu maiores valores no período de alta precipitação nas capoeiras com idades entre 5-8 anos. A espécie *V. japurensis* também apresentou maiores valores no período de baixa precipitação nas idades acima de 10 anos para a variável TR_0/ABS , ao passo que *L. procera* exibiu maiores valores nas idades entre 5-8 anos. *V. cayenensis* e *G. glabra* apresentaram maiores valores no período de alta precipitação nas idades entre 0-3 anos para a variável ET_0/ABS . Os maiores valores no período de alta precipitação foram observadas, para a maioria das espécies estudadas, para as variáveis ET_0/ABS e ET_0/TR_0 entre as idades de 0-3 e 10-13 anos.

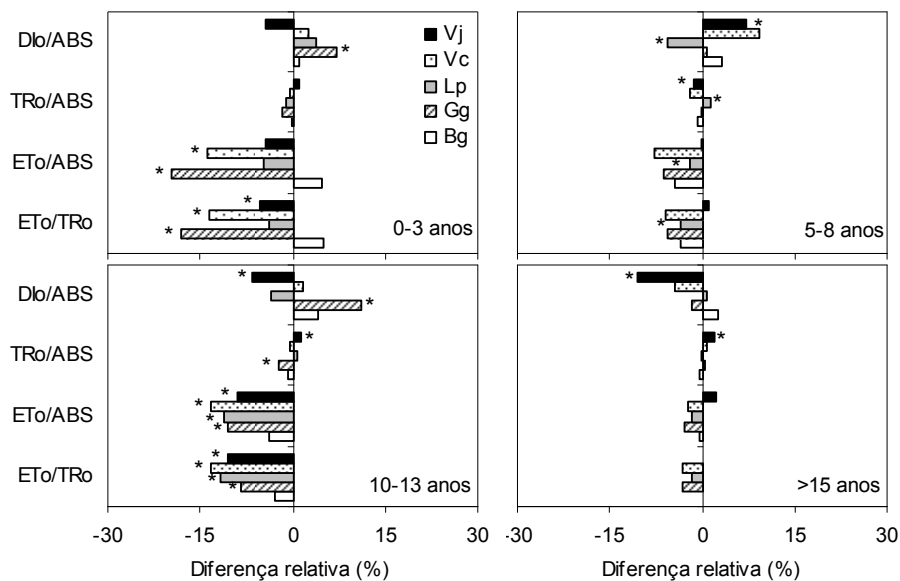


Figura 6: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para razões de fluxo de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) ($n=5$).

Relacionado os valores das variáveis do fluxo fenomenológico da fluorescência da clorofila *a* das diferentes espécies em função das idades das capoeiras, verificou-se que

somente *B. grossularioides* sofreu efeito positivo das idades das capoeiras para a densidade de centros de reação por seção transversal (RC/CS) (Tabela 3).

Tabela 3: Relação entre fluxo fenomenológico de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem.

Espécie	Variável	RC/CS	ABS/CS	DI _o /CS	TR _o /CS	ET _o /CS
Bg	r ²	0,34	0,81	0,80	0,73	0,60
	p	<0,05	<0,001	<0,001	<0,01	<0,01
	b	0,452	-1,759	-0,725	-1,034	0,761
Gg	r ²		0,63	0,77		
	p	ns	<0,01	<0,001	ns	ns
	B		-1,516	-0,923		
Lp	r ²			0,54		0,47
	p	ns	ns	<0,01	ns	<0,05
	b			-1,008		0,962
Vc	r ²					0,45
	p	ns	ns	ns	ns	<0,05
	b					0,558
Vj	r ²				0,33	
	p	ns	ns	ns	<0,05	ns
	b				0,767	

Obs.: r² = coeficiente de determinação; p = probabilidade; b = coeficiente de inclinação da reta; ns = não significativo (p>0,05). Bg = *B. grossularioides*; Gg = *G. glabra*; Lp = *L. procera*; Vc = *V. cayennensis*; e Vj = *V. japurensis*.

As espécies *B. grossularioides* e *G. glabra* mostraram que o número de fótons absorvidos por seção transversal (ABS/CS) sofreu efeito das idades das capoeiras (Tabela 3).

As espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera* apresentaram relação negativa com as idades das capoeiras para o parâmetro energia de dissipação por seção transversal (DI_o/CS). *B. grossularioides* e *V. japurensis* sofreram efeitos em função das idades das capoeiras para a variável taxa máxima de energia bloqueada por seção transversal (TR_o/CS). Apenas a espécie *G. glabra* e *V. japurensis* não sofreram efeitos das idades das capoeiras para a variável transporte de elétrons por seção transversal (ET_o/CS).

Na comparação entre as espécies, *B. grossularioides* e *V. japurensis* apresentaram os maiores valores para RC/CS, na maioria das idades das capoeiras, em ambos os períodos de precipitação (Figura 7). As espécies *B. grossularioides* e *L. procera* apresentaram os maiores

valores de ABS/CS e TR_o/CS , tanto no período de alta precipitação quanto no período de baixa precipitação, para todas as idades das capoeiras. *B. grossularioides* apresentou os maiores valores de DI_o/ABS e ET_o/CS , na maioria das idades das capoeiras, em ambos os períodos de precipitação.

Na comparação entre as diferentes idades das capoeiras, verificou-se que *B. grossularioides* apresentou diferença nos valores de RC/CS , no período de baixa precipitação, sendo os menores valores observados nas capoeiras com idades entre 0-3 anos (Figura 7). *G. glabra* também apresentou diferença para RC/CS , porém, no período de alta precipitação, os menores valores foram observados nas capoeiras com idades entre 10-13 anos, ao passo que no período de baixa precipitação, os menores valores de RC/CS foram observados para as capoeiras com idades entre 0-3 anos. Com relação aos valores da variável ABS/CS , *B. grossularioides* e *G. glabra* apresentaram menores valores nas capoeiras com idades acima de 15 anos, no período de alta precipitação. Para DI_o/CS , os menores valores foram observados para as espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera*, no período de alta precipitação, enquanto que no período de baixa precipitação, apenas *B. grossularioides* não apresentou diferença para DI_o/CS entre as idades das capoeiras. As espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera* apresentaram baixos valores de TR_o/CS , nas capoeiras com idade acima de 15 anos, no período de alta precipitação. No período de baixa precipitação, apenas *V. cayennensis* e *V. japurensis* apresentaram baixos valores de TR_o/CS nas capoeiras mais novas. As espécies *B. grossularioides* e *L. procera* exibiram baixos valores de ET_o/CS , nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação, enquanto que, no período de baixa precipitação, todas as espécies apresentaram baixos valores de ET_o/CS nas capoeiras com idades entre 0-3 anos e altos valores nas capoeiras com idades acima de 15 anos.

De maneira geral, as diferentes espécies apresentaram diferença entre os períodos de precipitação para as variáveis do fluxo fenomenológico, sendo que os maiores valores foram observados no período de baixa precipitação, nas diferentes idades das capoeiras (Figura 8).

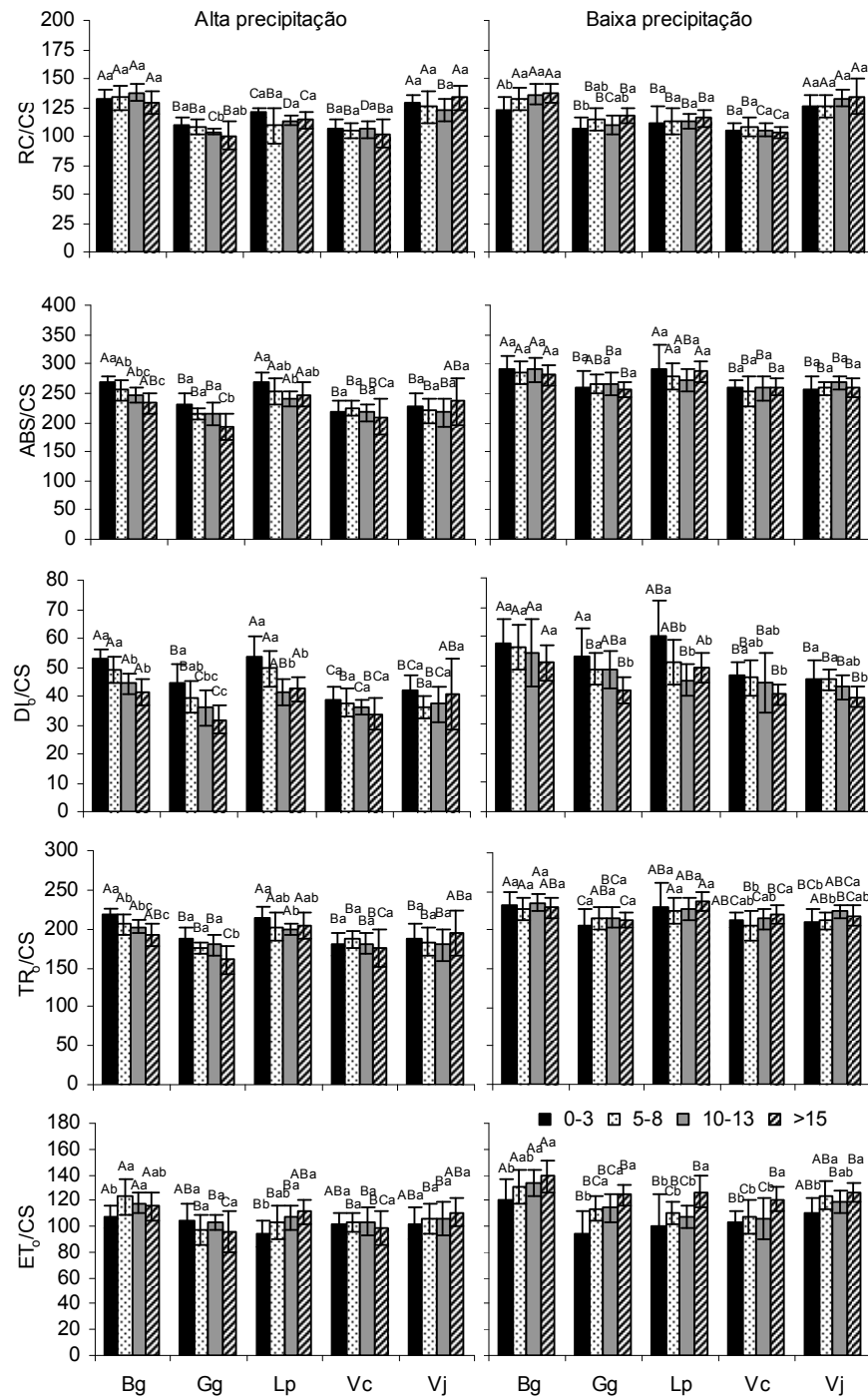


Figura 7: Fluxo fenomenológico de cinco espécies pioneiras numa cronossequência da vegetação secundária com idades variando de 1-19 anos de abandono da pastagem, em dois períodos de precipitação. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para espécie, e minúscula, para classe de idade, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões (n=5).

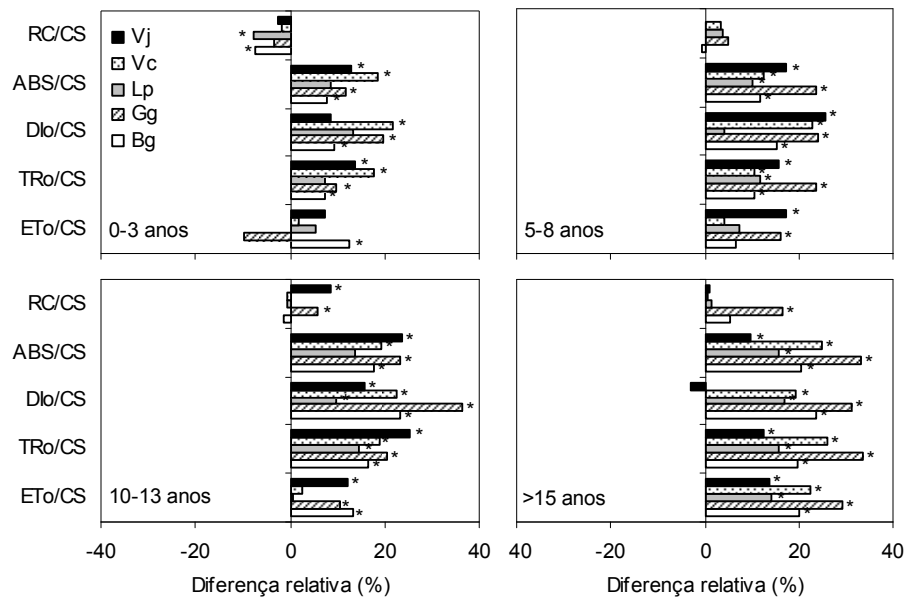


Figura 8: Diferença relativa entre períodos de alta e de baixa precipitação para fluxo fenomenológico de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos. Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. O asterisco representa diferença significativa ($p < 0,05$) ($n=5$).

3.2. Potencial hídrico foliar

Relacionando os valores do potencial hídrico foliar (Ψ_w), independente da espécie, em função das idades das capoeiras, não se verificou relação nos distintos períodos de precipitação. Porém, ao se analisar cada espécie individualmente, verificou-se que somente *V. cayennensis* ($r^2 = 0,53$; $p < 0,05$) sofreu efeito em função das idades das capoeiras (Figura 9). Na comparação entre períodos de precipitação, algumas espécies apresentaram maiores valores de Ψ_w no período de alta precipitação, comparada com o período de baixa precipitação. *B. grossularioides*, por exemplo, exibiu maiores valores de Ψ_w nas capoeiras com idades entre 0-3 e 5-8 anos (Figura 10). A espécie *L. procera* apresentou maiores valores de Ψ_w nas capoeiras com idades acima de 15 anos. Por sua vez, *V. cayennensis* apresentou maiores valores de Ψ_w na maioria das idades das capoeiras. A espécie *V. japurensis* apresentou maiores valores de Ψ_w nas capoeiras com idades entre 5-8 e >15 anos. Nas capoeiras com idade entre 10-13 anos as espécies não apresentaram diferença para Ψ_w entre

períodos de alta e de baixa precipitação. Dentre as espécies, *B. grossularioides* foi a que apresentou os valores mais negativos na maioria das idades das capoeiras.

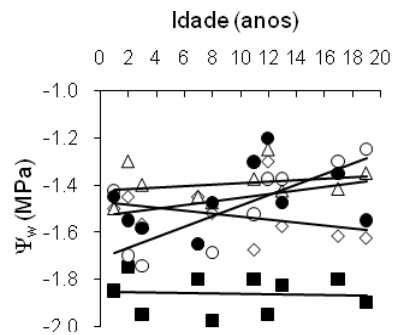


Figura 9: Relação entre potencial hídrico foliar de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

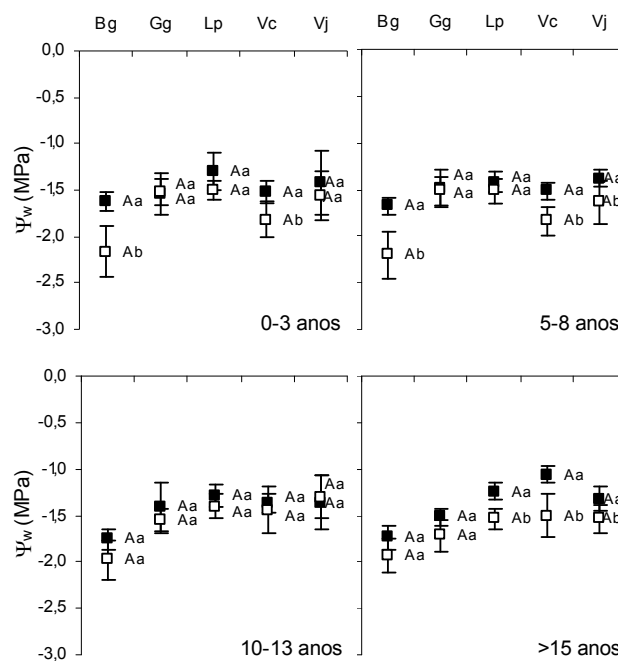


Figura 10: Potencial hídrico foliar de cinco espécies pioneiras numa cronossequência sucessional sobre pastagens abandonadas com idade variando de 1-19 anos, em períodos de alta e de baixa precipitação (símbolo fechado e aberto, respectivamente). Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Médias seguidas da mesma letra maiúscula, para classe de idade, e minúscula, para período de precipitação, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$). As barras representam os desvios padrões ($n=5$).

3.3. Índice de conteúdo de clorofila

As plantas analisadas apresentaram forte relação do índice de conteúdo de clorofila (ICC) em função das idades das capoeiras, tanto no período de alta precipitação ($r^2 = 0,76$; $p < 0,001$) quanto no período de baixa precipitação ($r^2 = 0,77$; $p < 0,001$) (Figura 11). As respostas do ICC de todas as espécies individualmente sofreram efeito das idades das capoeiras (Figura 12), com destaque para *B. grossularioides* ($r^2 = 0,90$; $p < 0,001$) e *V. japurensis* ($r^2 = 0,80$; $p < 0,001$), seguida de *L. procera* ($r^2 = 0,47$; $p < 0,05$), *G. glabra* ($r^2 = 0,57$; $p < 0,01$) e *V. cayennensis* ($r^2 = 0,45$; $p < 0,05$).

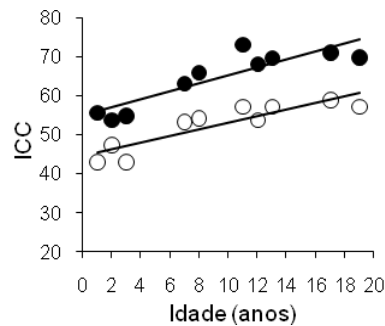


Figura 11: Relação entre índice de conteúdo de clorofila de espécies da sucessão secundária e idade estimada de abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação.

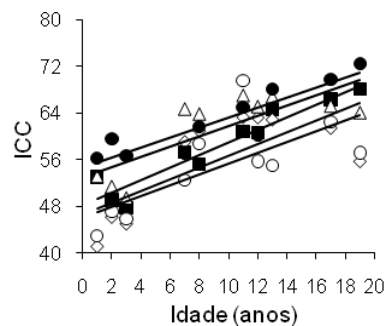


Figura 12: Relação entre índice de conteúdo de clorofila de cinco espécies da sucessão secundária e idade estimada de abandono da pastagem. Bg = *B. grossularioides* (■); Gg = *G. glabra* (◇); Lp = *L. procera* (△); Vc = *V. cayennensis* (○); e Vj = *V. japurensis* (●).

Observando-se os dados por classe de idade, verificou-se que todas as espécies apresentaram maiores e menores valores nas classes de idades entre 0-3 e >15 anos, respectivamente, tanto no período de alta precipitação quanto no período de baixa precipitação (Tabela 4). As plantas localizadas nas capoeiras com idades entre 5-8 e 10-13 anos não diferiram entre si, no período de alta precipitação, e nem nas idades entre 10-13 anos, no período de baixa precipitação. Na maioria das idades das capoeiras, os valores de ICC diminuíram no período de baixa precipitação para todas as espécies analisadas.

Tabela 4: Índice de conteúdo de clorofila de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
Alta	0-3	Ab 61,7 ± 3,05 A	ABb 54,3 ± 8,70 A	ABc 51,7 ± 9,76 A	ABb 59,2 ± 3,07 A	Bb 47,4 ± 4,29 A
	5-8	Aab 63,3 ± 4,88 A	Aab 63,7 ± 4,67 A	Ab 63,2 ± 3,62 A	Aa 69,9 ± 5,68 A	Aa 67,2 ± 2,24 A
	10-13	Aab 67,6 ± 9,26 A	Aab 64,9 ± 7,87 A	Aab 72,5 ± 3,64 A	Aa 73,8 ± 2,24 A	Aa 70,5 ± 5,55 A
	>15	Aa 75,2 ± 7,51 A	ABa 66,4 ± 2,64 A	Aa 74,8 ± 2,92 A	ABa 73,5 ± 5,53 A	Ba 63,1 ± 8,39 A
Baixa	0-3	Ab 52,5 ± 2,99 B	Cb 36,9 ± 4,31 B	ABb 46,6 ± 6,02 A	BCb 42,1 ± 3,01 B	BCb 41,4 ± 4,66 A
	5-8	Aab 58,2 ± 4,27 A	ABa 51,3 ± 5,67 B	Bb 48,1 ± 3,56 B	Aa 58,3 ± 6,28 B	ABa 54,0 ± 4,37 B
	10-13	Aab 61,0 ± 7,71 A	Aa 51,6 ± 6,72 B	Aab 51,9 ± 2,92 B	Aa 58,8 ± 2,08 B	Aa 55,8 ± 4,61 B
	>15	Aa 66,4 ± 3,33 B	Ba 54,4 ± 9,60 B	ABa 59,1 ± 5,82 B	ABa 56,2 ± 1,64 B	Ba 55,2 ± 4,85 A

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias ± desvio padrão (n=5). Médias seguidas da mesma letra maiúscula (esquerda), para espécie, minúscula, para classe de idades, e maiúscula (direita), para período, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

3.4. Área foliar específica

A área foliar específica (AFE) das plantas sofreu efeito em função das idades das capoeiras, tanto no período de alta precipitação ($r^2 = 0,90$; $p < 0,001$) quanto no período de baixa precipitação ($r^2 = 0,87$; $p < 0,001$) (Figura 13).

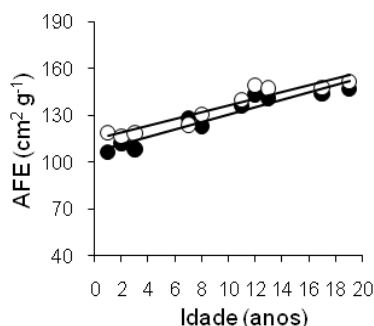


Figura 13: Relação entre área foliar específica de espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem, nos períodos de alta (●) e de baixa (○) precipitação.

Analisando-se a AFE de cada espécie, verificaram-se efeitos diferenciados em função das idades das capoeiras (Figura 14). *L. procera* foi a espécie que sofreu maior efeito de AFE com a idade das capoeiras ($r^2 = 0,94$; $p < 0,001$), seguida de *V. japurensis* ($r^2 = 0,70$; $p < 0,01$), *V. cayennensis* ($r^2 = 0,71$; $p < 0,01$), *B. grossularioides* ($r^2 = 0,66$; $p < 0,01$) e *G. glabra* ($r^2 = 0,65$; $p < 0,01$).

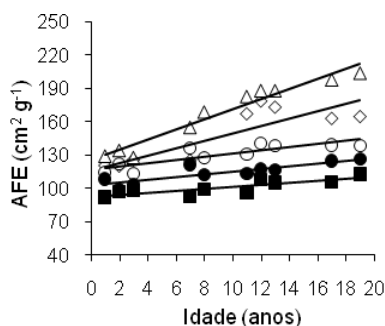


Figura 14: Relação entre área foliar específica de cinco espécies da sucessão secundária e idade das capoeiras após abandono da pastagem. Bg = *Bellucia grossularioides* (■); Gg = *Goupia glabra* (◇); Lp = *Laetia procera* (△); Vc = *Vismia cayennensis* (○); e Vj = *Vismia japurensis* (●).

As diferentes espécies apresentaram menores e maiores valores de AFE nas capoeiras com idades entre 0-3 e >15 anos, respectivamente, em ambos os períodos de precipitação, com exceção de *B. grossularioides* que, no período de alta precipitação, não apresentou diferença entre as idades das capoeiras (Tabela 5).

Tabela 5: Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) de cinco espécies da sucessão secundária nas diferentes classes de idades de abandono das pastagens, em dois períodos de precipitação.

Precipitação	Idade (anos)	Bg	Gg	Lp	Vc	Vj
Alta	0-3	Ba $102 \pm 11,4$ A	Ab $120 \pm 2,2$ A	Ad $127 \pm 1,9$ B	Bb $101 \pm 4,1$ B	Bd $95 \pm 5,6$ B
	5-8	Ca $104 \pm 5,8$ A	BCb $126 \pm 9,0$ A	Ac $153 \pm 11,2$ B	Ba $128 \pm 14,3$ A	BCbc $110 \pm 5,6$ A
	10-13	Ca $105 \pm 9,7$ A	Aa $173 \pm 9,0$ A	Ab $181 \pm 14,2$ A	Ba $130 \pm 4,9$ B	BCab $117 \pm 7,3$ A
	>15	Da $106 \pm 13,1$ A	Ba $163 \pm 12,2$ A	Aa $204 \pm 5,7$ A	Ca $128 \pm 5,7$ A	Ca $125 \pm 6,9$ A
Baixa	0-3	Ca $91 \pm 6,7$ A	Ab $127 \pm 7,2$ A	Ac $133 \pm 4,4$ A	Ab $130 \pm 6,7$ A	Bb $112 \pm 5,1$ A
	5-8	Cb $91 \pm 7,6$ B	Bb $128 \pm 6,9$ A	Ab $179 \pm 7,7$ A	Bb $132 \pm 9,1$ A	Bab $118 \pm 7,0$ A
	10-13	Dab $103 \pm 7,2$ A	Ba $176 \pm 13,8$ A	Aab $194 \pm 10,2$ A	Ca $146 \pm 9,2$ A	Db $115 \pm 4,8$ A
	>15	Ea $110 \pm 6,0$ A	Ba $165 \pm 5,2$ A	Aa $197 \pm 11,1$ A	Ca $150 \pm 7,7$ B	Da $126 \pm 3,0$ A

Obs.: Bg = *Bellucia grossularioides*; Gg = *Goupia glabra*; Lp = *Laetia procera*; Vc = *Vismia cayennensis*; e Vj = *Vismia japurensis*. Os valores são médias \pm desvio padrão ($n=5$). Médias seguidas da mesma letra maiúscula (esquerda), para espécie, minúscula, para classe de idades, e maiúscula (direita), para período, não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

A espécie *L. procera* exibiu os maiores valores de AFE para a maioria das idades das capoeiras, ao passo que *B. grossularioides* exibiu os menores valores (Tabela 5). Na

comparação entre os distintos períodos de precipitação, *B. grossularioides* apresentou baixos valores de AFE nas idades entre 5-8 anos, no período de baixa precipitação. *L. procera*, *V. cayenensis* e *V. japurensis* apresentaram baixos valores de AFE nas capoeiras com idades entre 0-3 anos, no período de alta precipitação. Por sua vez, *L. procera*, também apresentou baixos valores de AFE nas capoeiras com idades entre 5-8 anos, no período de alta precipitação, enquanto que *V. cayenensis* apresentou baixos valores nas capoeiras com idades entre 10-13 e >15 anos, nos períodos de alta e de baixa precipitação, respectivamente.

4. DISCUSSÃO

Todas as espécies analisadas, nas diferentes idades da cronossequência sucessional da vegetação secundária, apresentaram uma típica curva de fluorescência da clorofila *a*, indicando, de certa forma, ausência ou fraco efeito de algum tipo de estresse no período de alta precipitação. Porém, no período de baixa precipitação, para a maioria das espécies, verificaram-se mudanças na elevação da curva, ocasionado pela redução dos valores de fluorescência máxima (F_m) e, conseqüentemente, diminuição da área relativa, principalmente nas plantas crescendo nas capoeiras mais jovens. Provavelmente, o excesso de irradiância no período de baixa precipitação associado à alta temperatura e à redução da disponibilidade hídrica no solo, podem, de certa forma, estar contribuindo para essa redução. Tal efeito pode indicar que uma proporção significativa de elétrons está sendo acumulada sob diferentes formas redox no fotossistema II durante a fase inicial de crescimento das plantas sob efeito de estresse (Lazár, 2004). Normalmente, plantas expostas a alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica apresentam esse tipo de resposta (Oukarroum *et al.*, 2007; Gonçalves *et al.*, 2009). Quando se verificam os valores referentes ao índice de desempenho (PI_{ABS}) das plantas, nota-se claramente redução de PI_{ABS} no período de baixa precipitação para todas as espécies, comparado ao período de alta precipitação, e que estes valores são ainda menores nas capoeiras mais jovens, quando se comparam as idades das capoeiras, demonstrando forte efeito da idade das capoeiras em função do desempenho fisiológico para a maioria das plantas. Por outro lado, a melhoria do microclima e modificações das condições edáficas e hídricas podem estar diretamente ligados ao aumento dos valores do PI_{ABS} , ou seja, com a idade das plantas, provavelmente pode estar ocorrendo aumento na probabilidade com que a energia de excitação é absorvida e transportada além da quinona A, tudo em função da disponibilidade adequada dos fatores abióticos necessários para o bom desempenho das plantas (Gonçalves *et al.*, 2007; Oukarroum *et al.*, 2007;). Esse aumento no desempenho das plantas com a idade das capoeiras, de certa forma, implica redução da dissipação de energia pelas plantas e na maior eficiência de utilização das mesmas, o que foi constatado com a diminuição dos valores da máxima eficiência de excitação não fotoquímica (DI_o/ABS) e aumentos na máxima eficiência quântica do fotossistema II (TR_o/ABS), na probabilidade de um fóton absorvido mover um elétron após a quinona A (ET_o/ABS) e na probabilidade da energia de excitação mover um elétron após a quinona A (ET_o/TR_o), ou seja, maior performance na utilização da energia luminosa e menor dissipação de energia pelas diferentes espécies em função das idades das capoeiras. As espécies *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L.*

procera foram as espécies que apresentaram os menores valores de TR_o/ABS , nos períodos de alta e de baixa precipitação, nas capoeiras com idades entre 0-3 e 5-8 anos, comparadas com as espécies do gênero *Vismia*, valores estes considerados em níveis de estresse para as plantas, uma vez que estiveram abaixo de 0,83 (Bjorkman & Demmig-Adams, 1987). Este fato confirma que estas plantas nesta fase de crescimento nas capoeiras com idades inferiores a oito anos, passam por situações com certo grau de estresse. De certo modo, este estado mais estressante de *B. grossularioides*, *G. glabra* e *L. procera* também foi confirmado quando se verificou os valores do fluxo fenomenológico ligado ao processo de transferência de energia por seção transversal, uma vez que somente *V. cayennensis* e *V. japurensis* não apresentaram relação na dissipação de energia (DI_o/CS) com a idade da capoeira. Segundo Osmond *et al.* (1987), altos valores de dissipação de energia são associados a tentativa da planta de se proteger contra danos irreversíveis ao aparato fotossintético, o que implica diminuição da quantidade de centros de reações ativos, contudo, somente em *B. grossularioides* se observou relação positiva da densidade de centros de reação por seção transversal (RC/CS) com o aumento das idades das capoeiras. Mesmo tendo sido observado que as espécies estudadas estavam sob algum tipo de estresse na fase inicial de crescimento, verificou-se que o *status* hídrico pode não estar contribuindo de maneira mais profunda para tal efeito, uma vez que não se verificou relação entre o conteúdo de água na folha com o aumento das idades das capoeiras para a maioria das espécies, com exceção de *V. cayennensis*. Por outro lado, o índice de conteúdo de clorofila (ICC) e a área foliar específica (AFE) mostraram forte relação com as idades das capoeiras. Assim, pode se observar que quando aumenta a eficiência na utilização da energia luminosa pelas plantas com as idades das capoeiras, também aumentam os valores de ICC e AFE. Dessa forma, a explicação para a condição de estresse na fase inicial de crescimento das plantas sob pastagens abandonadas pode estar relacionada com a formação de clorofila e expansão celular, que por sua vez, pode estar ligado, principalmente, à exposição à alta irradiância e ao estado nutricional e hídrico das plantas. (Pooter & Jong, 1999). O ICC caracteriza-se como parâmetro não destrutivo que se estima a clorofila presente numa determinada área foliar, e que já mostrou forte relação com a concentração real de clorofila para muitas espécies de planta. Por exemplo, Santos Jr. (2008), observou forte relação de ICC com concentração de clorofilas para *V. guianensis* e *V. japurensis* em estudo do efeito do alagamento sobre algumas espécies na Amazônia. Netto *et al.* (2002), associando os valores estimados de clorofila, pigmentos cloroplastídicos e nitrogênio foliar com os processos fotoquímicos em *Carica papaya*, observaram forte relação de ICC com os valores de F_v/F_m . Ellsworth & Reich (1996), estudando a resposta fotossintética e os níveis de

nitrogênio foliar em cinco espécies durante a sucessão secundária na Amazônia, observaram que os valores de AFE para *B. grossularioides* e *V. japurensis* diminuíram com a idade da capoeira abandonada após uso por agricultura. Alguns estudos têm mostrado que folhas produzidas em resposta à limitação nutricional e expostas a altos níveis de irradiância apresentaram altos valores de AFE (Ackerly, 1992; Traw & Ackerly, 1995; Anten *et al.*, 1998). Assim, verifica-se que a variabilidade da irradiância e disponibilidade de nutrientes ao longo de um gradiente sucessional podem juntos determinar a magnitude e o tipo de plasticidade observada em determinada espécie e que, também, pode depender do grau da característica específica analisada (Bazzaz & Carlson, 1982; Thompson *et al.*, 1992; Reich *et al.*, 1999). Portanto, considerando que as diferentes espécies estudadas compõem parte considerável do quadro sucessional sobre pastagens abandonadas e apresentam características intrínsecas, do ponto de vista fisiológico, por serem consideradas naturalmente agressivas ecologicamente, verificou-se que essas espécies, ainda assim, passam por momentos considerados estressantes no estágio inicial do seu crescimento, principalmente nos períodos de reduzida precipitação como normalmente ocorrem na Amazônia, melhorando sua eficiência na utilização da energia luminosa com o passar dos anos.

5. CONCLUSÕES

1. A exposição das plantas à alta irradiância na fase inicial de crescimento refletiu em altos valores de dissipação de energia em forma de fluorescência, mas ainda assim as plantas apresentaram importante fator no acúmulo de biomassa nas espécies da vegetação secundária.
2. As diferentes espécies aumentaram sua eficiência na utilização da energia luminosa em função das idades das capoeiras, contudo, modificações nas características estruturais, como por exemplo, aumentos na área foliar específica, podem significar reduções nas taxas de assimilação de carbono com o tempo.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, M.L.; Philpot, W.D.; Norvell, W.A. 1999. Yellowness index: An application of spectral second derivatives to estimate chlorosis of leaves in stressed vegetation. *International Journal of Remote Sensing*, 20: 3663-3675.
- Ackerly, D.D. 1992. Light, leaf age, and leaf nitrogen concentration in a tropical vine. *Oecologia*, 89: 596-600.
- Anten, N.P.R.; Miyazawa, K.; Hikosaka, K.; Nagashima, H.; Hirose, T. 1998. Leaf nitrogen distribution in relation to leaf age and photon flux density in dominant and subordinate plants in dense stands of a dicotyledonous herb. *Oecologia*, 113: 314-324.
- Barth, C.; Krause, G.H.; Winter, K. 2001. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. *Plant, Cell and Environment*, 24: 163-176.
- Bjorkman, O.; Demmig-Adams, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- Bazzaz, F.A.; Carlson, R.W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the Light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 54: 313-316.
- Bazzaz, F.A.; Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 287-310.
- Davidson, E.A.; Carvalho, C.J.R.; Vieira, I.C.G.; Figueiredo, R.O.; Moutinho, P.; Ishida, F.Y.; Santos, M.T.P.; Guerrero, J.B.; Kalif, K.; Saba, R.T. 2004. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications*, 14: 150-163.
- Ellsworth, D.S.; Reich, P.B. 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology*, 77(2): 581-594.
- Evans, J.R.; Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24: 755-767.
- Feldpausch, T.R. 2002. *Carbon and nutrient accumulation, forest structure, and Leaf area in secondary forests regenerating from degraded pastures in central Amazonia, Brazil*. Tese de Doutorado. Cornell University, USA. 87p.

- Feldpausch, T.R.; Rondon, M.; Fernandes, E.C.M.; Riha, S.J.; Wandelli, E.V. 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications*, 14(4): S164-S176.
- Gonçalves, J.F.C.; Silva, C.E.M.; Guimarães, D.G. 2009. Características fotossintéticas e potencial hídrico foliar de plantas jovens de andiroba submetidas à deficiência hídrica e à reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 8-14.
- Gonçalves, J.F.C.; Santos Jr., U.M.; Nina Jr., A.R.; Chevreuil, L.R. 2007. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swetenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 19(3): 171-184.
- Holl, K.D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31(2): 229-242.
- Krall, J.P.; Edwards, G.E. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 86: 180-187.
- Lazár, D. 2006. The Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Functional Plant Biology*, 33: 9-30.
- 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.
- Miriti, M.N. 1998. Regeneração florestal em pastagens abandonadas na Amazônia Central: competição, predação e dispersão de sementes. In: Gascon, C.; Moutinho, P. (Eds.). *Floresta Amazônica: Dinâmica, regeneração e manejo*. INPA. Manaus-AM. p. 179-190.
- Morales, F.; Belkhdja, R.; Abadia, A.; Abadia, J. 2000. Photosystem II efficiency and mechanisms of energy dissipation in iron-deficient, field-grown pear trees (*Pyrus communis* L.). *Photosynthesis Research*, 63: 9-21.
- Netto, A.T.; Campostrini, E.; Oliveira, J.G.; Yamanishi, O.K. 2002. Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya* L. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 14(3): 203-210.
- Nogueira, A.; Martinez, C.A.; Ferreira, L.L.; Prado, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica*, 42: 351-356.
- Osmond, C.B.; Austin, M.P.; Berry, J.A.; Billings, W.D.; Boyer, J.S.; Dacey, J.W.H.; Nobel, P.S.; Smith, S.D.; Winner, W.E. 1987. Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience*, 37(1): 38-48.

- Oukarroum, A.; El Madidi, S.; Schansker, G.; Strasser, R.J. 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 438–446.
- PDBFF, 2008. Projeto Dinâmica de Biológica de Fragmentos Florestais, Manaus, Amazonas, Brasil. (<http://pdbff.inpa.gov.br>. Acesso em: 10/12/2008).
- Poorter, H.; Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143: 163-176.
- Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C.; Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80(6): 1955–1969.
- Richardson, A.D.; Berlyn, G.P. 2002. Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. *Tree Physiology*, 22:499–506.
- SAEG. 2003. *Software: Sistema para análises estatísticas*. Versão 8.X. Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.
- Santos Jr., U.M. 2008. Fisiologia e indicadores de estresse em árvores: estado nutricional, trocas gasosas e desempenho fotossintético em espécies arbóreas crescendo em ambientes alagados na Amazônia central. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. Manaus-AM. 161pp.
- 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 Amazonian. *Forest Ecology and Management*, 226: 299-309.
- SAS Institute, JMP Version 4.0, Cary, NC, USA: SAS Institute Inc., 2000.
- Scholander, P.F.; Hammel, H.T.; Bradstreet, E.D.; Hemmingsen, E.A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148: 39-46.
- Strasser, R.J.; Srivastava, A.; Govindjee, 1995. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistrre and Photobiology*, 61: 32-42.
- Thompson, W.A.; Kriedemann, P.E.; Craig, I.E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19: 1-18.
- Traw, M.B.; Ackerly, D.D. 1995. Leaf position, light levels and nitrogen allocation in five species of rain forest pioneer trees. *American Journal of Botany*, 82: 1137-1143.

- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58: 339-366.
- Uhl, C.; Buschbacher, R.; Serrão, E.A.S. 1988. Abandoned pasture in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 76: 663-681.
- Walters, R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56(411): 435-447.
- Witkowski, E.T.F.; Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88: 486-493.