

LUCIANA BARROS PINTO

NITROGÊNIO E PRODUÇÃO PRIMÁRIA LÍQUIDA DA FLORESTA
AMAZÔNICA UTILIZANDO O MODELO IBIS

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Meteorologia Agrícola, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

P659n
2012

Pinto, Luciana Barros, 1981-

Nitrogênio e produção primária líquida da floresta
amazônica utilizando o modelo IBIS / Luciana Barros Pinto.

– Viçosa, MG, 2012.

xx, 70f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Marcos Heil Costa.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 57-70

1. Climatologia agrícola. 2. Ciclo do nitrogênio.
3. Amazônia - Clima - Modelos. 4. Matemáticos.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 630.2515


LUCIANA BARROS PINTO

NITROGÊNIO E PRODUÇÃO PRIMÁRIA LÍQUIDA DA FLORESTA
AMAZÔNICA UTILIZANDO O MODELO IBIS


Tese apresentada à Universidade Federal de
Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Meteorologia Agrícola, para obtenção do
título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 12 de março de 2012.


Francisca Zenaide de Lima


Paulo José Hamakawa


Santiago Viana Cuadra


João Paulo R. Alves Delfino Barbosa
(Coorientador)


Marcos Heil Costa
(Orientador)

À minha família.

*A alegria está na luta, na tentativa, no
sofrimento envolvido. Não na vitória
propriamente dita.*

Mahatma Gandhi

AGRADECIMENTOS

A Deus.

Aos meus pais Maria de Fátima Barros e José Raimundo Pinto Filho, por toda educação, amor, dedicação, confiança, amizade, companheirismo, sem eles não haveriam sonhos e objetivos.

Aos meus irmãos Felipe e Marcos Vinicius, pelo amor, carinho e amizade.

Ao meu amor, companheiro e amigo Luís Eduardo Panozzo, por todos os momentos, pelo carinho, paciência, ajuda, companheirismo, cumplicidade, dedicação e amor. Por ser um exemplo de caráter e trabalho.

Ao meu mais novo amor, meu sobrinho Arthur e a minha cunhadinha Débora por ter-nos presenteado com esse tesouro e por toda amizade.

Ao meu avô José Raimundo Pinto, pelo exemplo de vida e amor que sempre foram um porto seguro para mim.

À família Panozzo que de todas as formas sempre me acolheu com muito amor.

Ao meu orientador Marcos Heil Costa, por ser um exemplo de profissional e pessoa. Por toda confiança, que espero nunca desapontar. Pela amizade, que espero nunca perder. E pelo exemplo, que procurarei sempre seguir.

Ao meu co-orientador João Paulo R.A.D. Barbosa, pela orientação, pela amizade e atenção que sempre estiveram presente em todos os momentos deste trabalho.

Ao Santiago e Hewlley por toda ajuda com IBIS e AGRO-IBIS.

A minha amiga do coração e companheira do caminho trilhado ao longo do doutorado, Leydimere.

As amigas Francisca e Gabrielle pelo incentivo nas horas de desânimo, pelas risadas e esmaltes trocados, pela amizade de sempre.

As queridas Lívia, Letícia e Patrícia, por todo carinho, conversas e amizade.

Aos queridos Fabrício, Vitor e Matheus, pelas risadas e cafezinhos com biscoito.

A querida amiga e secretária da pós-graduação Graça, pelo exemplo de mulher.

Aos casais de amigos, com seus respectivos cachorros, que sempre nos ajudaram a relaxar a cabeça com muitos momentos de descontração, Ana e Richard (Malhadinha), Graciella e Leonardo (Pitu) e Rafaela e Fred (Zuca e Zaira).

Ao meu Guri, que enche de alegria nossa casa.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Departamento de Engenharia Agrícola pela oportunidade de concluir o Doutorado em Meteorologia Agrícola.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de estudos.

A todos os professores do programa de pós-graduação em Meteorologia Agrícola, pelos conhecimentos transmitidos.

A todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização desse trabalho.

BIOGRAFIA

LUCIANA BARROS PINTO, filha de Maria de Fátima Barros e José Raimundo Pinto Filho, nasceu no dia 19 de dezembro de 1981, na cidade de Jundiáí-SP.

Criada no Estado do Mato Grosso do Sul (MS), em março de 2000 mudou-se para Pelotas no Rio Grande do Sul (RS) para cursar a graduação na Faculdade de Meteorologia da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), vindo a se formar no segundo semestre de 2003.

Em março de 2004 ingressou no curso de pós-graduação, nível de mestrado, ainda na UFPel, concluindo-o em fevereiro de 2006.

Nos anos de 2006 e 2007 trabalhou como professora substituta na Universidade Federal do Rio Grande (FURG).

Em março de 2008 iniciou o curso de pós-graduação, nível de doutorado, na Universidade Federal de Viçosa (UFV).

ÍNDICE

| | |
|---|------|
| LISTA DE FIGURAS | ix |
| LISTA DE TABELAS | xi |
| LISTA DE SÍMBOLOS | xii |
| LISTA DE ABREVIATURAS | xv |
| RESUMO | xvii |
| ABSTRACT | xix |
| 1.INTRODUÇÃO | 1 |
| 2.REVISÃO BIBLIOGRÁFICA | 6 |
| 2.1.Ciclo do Nitrogênio..... | 6 |
| 2.2.Ciclagem de nutrientes na Amazônia..... | 8 |
| 2.3.Modelo generalizado de ciclagem de nutrientes | 12 |
| 2.4.Dinâmica bioclimática da floresta amazônica..... | 14 |
| 2.5.Evolução dos modelos de ecossistema terrestre | 21 |
| 3.MATERIAL E MÉTODOS | 26 |
| 3.1.Área de estudo..... | 26 |
| 3.2.Descrição do Modelo IBIS..... | 28 |
| 3.2.1.Estrutura do ciclo de N no IBIS | 30 |

| | |
|---|----|
| 3.2.2.Ciclo do N no modelo IBIS..... | 32 |
| 3.2.3.Implementação do N foliar no IBIS | 34 |
| 3.3.Simulação controle..... | 37 |
| 3.4.Balço de N | 37 |
| 3.5.Validação do modelo..... | 38 |
| 3.6.Análise de sensibilidade | 38 |
| 3.6.1.Efeito do estresse de N foliar na NPP | 38 |
| 3.6.2.Influência da interação entre N foliar e o aumento na concentração de CO ₂ na assimilação de C..... | 39 |
| 3.7.Recrescimento da floresta | 39 |
| 4.RESULTADOS E DISCUSSÃO | 41 |
| 4.1.Balço de N no solo | 41 |
| 4.2.Validação dos resultados..... | 42 |
| 4.3.Análise de sensibilidade | 48 |
| 4.3.1.Efeito do estresse de N foliar na NPP | 48 |
| 4.3.2.Influência da interação entre N foliar e o aumento da concentração de CO ₂ na assimilação de C..... | 49 |
| 4.3.3.Efeito da idade da floresta no acúmulo do N foliar | 52 |
| 5.CONCLUSÕES | 54 |
| 5.1. Pesquisas futuras | 55 |
| 6.REFERÊNCIAS | 57 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 2.1 - Modelo generalizado de ciclagem de nutrientes para floresta. | 13 |
| Figura 2.2 - Processos e interações no sistema acoplado atmosfera-biosfera na Amazônia. | 20 |
| Figura 3.1 - Localização dos sítios de estudo. | 27 |
| Figura 3.2 - Estrutura em módulos do modelo IBIS. | 29 |
| Figura 3.3 - Ciclo do N: Caixas azuis, entradas de N no sistema; caixas vermelhas, saídas; caixas cinza com conectores pretos ciclo do N apresentado por Kucharick et al (2000); caixas azuis com conectores laranja, novos componentes incluídos no ciclo. | 31 |
| Figura 4.1 - Balanço do ciclo de N. | 42 |
| Figura 4.2 - Relação entre a diminuição da fração de N foliar e a NPP. | 49 |
| Figura 4.3 - Relação entre a NPP e o aumento concentração de CO ₂ atmosférico em função dos níveis de redução da fração de N foliar: a) controle, b) 25%, c) 50% e d) 75%. | 51 |
| Figura 4.4 - Relação média entre a concentração de CO ₂ atmosférico e a NPP, em função dos níveis de redução da fração de N foliar para os 10 sítios estudados. | 52 |

Figura 4.5 - Efeito da idade da floresta, em escala logarítmica, no acúmulo de N foliar. Onde símbolos coloridos correspondem a valores simulados e em preto os observados, extraídos de Davidson et al. (2007). 53

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 3.1 - Descrição dos sítios experimentais utilizados para validação do modelo..... | 27 |
| Tabela 4.1 - Nitrogênio foliar (g-N kg^{-1}) simulado pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)..... | 43 |
| Tabela 4.2 - Produção primária líquida (NPP, kg-C m^{-2}) simulada pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)..... | 44 |
| Tabela 4.3 - Biomassa (kg-C m^{-2}) simulada pelo modelo IBIS e o observado (Malhi et al., 2006) e o erro médio padrão (%)..... | 44 |
| Tabela 4.4 - N no solo (%) simulado pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)..... | 45 |
| Tabela 4.5 - Índice de área foliar (LAI, m^2m^{-2}) simulado pelo modelo IBIS e o observado (projeto MOORE) e o erro médio padrão (%)..... | 45 |

LISTA DE SÍMBOLOS

| | |
|-------------|--|
| B_l | Biomassas de folhas |
| B_p - | Biomassas da planta |
| B_r - | Biomassas de raízes |
| B_s - | Biomassas de galhos |
| c - | Fração de carbono na massa da planta seca |
| C:N - | Relação entre carbono e nitrogênio |
| c_s - | Concentração de N na solução |
| DM - | Massa seca (Dry matter) |
| DM_l - | Massa de folhas secas |
| DM_r - | Massa de raízes secas |
| DM_s - | Massa de galhos secas |
| d_{out} - | Taxa de drenagem |
| e - | Erro |
| f_3 - | Relação entre a fração de N foliar (N_l) e o N considerado ótimo |
| LAI - | Índice de área foliar |
| Lat - | Latitude |

| | |
|--------------------------------|--|
| Lon - | Longitude |
| N ₂ - | Nitrogênio atmosférico |
| N ₂ O - | Óxido nitroso |
| N _d - | Taxas de deposição de N |
| N _f - | Fixação de N |
| N _{fup} - | Fração de N retirado do solo pela planta |
| NH ₄ ⁺ - | Amônia |
| N _{im} - | N inorgânico imóvel |
| N _{im} - | N inorgânico imobilização |
| N _{imv} - | Fluxo de N inorgânico móvel no solo |
| N _{imv} - | N inorgânico móvel no solo disponível para a planta |
| N _l - | Fração de N foliar (adimensional) |
| N _{folha} - | Nitrogênio foliar |
| N _{lt} - | Estoque de N na folha |
| N _{lx} - | Taxa de N lixiviado do solo |
| N _{min} - | Taxa de N mineralizado |
| N _{nmin} - | Taxa de mineralização líquida de N |
| n _o - | Fração mínima de nitrogênio na folha |
| NO ₃ ⁻ - | Nitrato |
| N _p - | Fração de N na planta |
| NPP - | Net Primary Production |
| NPP _{total} - | Net Primary Production total |
| N _{rel} - | Taxa de transferência de N de um reservatório para outro |
| N _{solo} - | N no solo |
| Obs - | Observado |

| | |
|---------------|--|
| r_r - | alocação de N nas folhas |
| Sim - | Simulado |
| s_{max} - | Fator máximo de estresse de nitrogênio |
| η - | Taxa de N necessário para satisfazer o crescimento da planta |
| V_{max} - | Capacidade máxima da enzima Rubisco a 15° C |
| V_m - | Capacidade da enzima Rubisco |
| $\omega(N)$ - | Função de estresse de N |
| $\omega(S)$ - | Função de estresse devido à umidade do solo |
| $\omega(T)$ - | Função de estresse devido à temperatura |

LISTA DE ABREVIATURAS

| | |
|-------------|---|
| 3PG - | Physiological Principles in Predicting Growth |
| ABRACOS - | Anglo-Brazilian Amazonian Climate Observation Study |
| AGP-01 - | Agua Pudre plot E |
| AGP-02 - | Agua Pudre plot U |
| BATS - | Biosphere Atmosphere Transfer Scheme |
| BEPS - | Boreal Ecosystem Productivity Simulator |
| BIOME3 - | Equilibrium terrestrial biosphere model |
| BIOME-BGC - | BIOMA BioGeochemical Cycles Model |
| CARAIB - | Carbon Assimilation In the Biosphere model |
| CASA - | Carnegie-Ames-Stanford Approach model |
| CAX-03 - | Caxiuanã plot controle |
| CAX-06 - | Caxiuanã |
| CAX-08 - | Caxiuanã |
| CCM3 - | Community Climate Model |
| CenW - | Forest Growth Simulation Program |

CLASS-CTEM^{N+} - Canadian Land Surface Scheme – Canadian Terrestrial

Ecosystem Model

CLM - Community Land Model

CLM4 - Community Land Model version 4

CP - Capitão Poço

CRU - Climatic Research Unit

DES - Duração da Estação Seca

FOREST-BGC -FOREST BioGeochemical Cycles Model

HYBRID - Terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics

IBIS - Integrated Biosphere Simulator

InTEC - Integrated Terrestrial Ecosystem C-budget model

IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change

MAN-05 - Manaus

MOORE - Gordon and Betty Moore Foundation

NCAR - National Center for Atmospheric Research

SFP - São Francisco do Pará

SiB - Simple Biosphere Model

TAM-05 - Tambopata plot 3

TAM-06 - Tambopata plot 4

TAP-04 - Tapajós

TREEDYN3 - Forest Simulation Model

UVic ESCM - University of Victoria Earth System Climate Model

ZAR-01 - Zafire

RESUMO

PINTO, Luciana Barros, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2012. **Nitrogênio e produção primária líquida da Floresta Amazônica utilizando o modelo IBIS.** Orientador: Marcos Heil Costa. Co-Orientadores: Britaldo Silveira Soares Filho, João Paulo R. A. Delfino Barbosa e Manoel Ferreira Cardoso.

A disponibilidade de nitrogênio (N) nos ecossistemas terrestres tem importante efeito sobre o ciclo de carbono. Variações na disponibilidade desse nutriente, no espaço e no tempo, podem afetar o crescimento e a produção das plantas, alterando a dinâmica dos ecossistemas e, conseqüentemente, as formas que a vegetação troca massa e energia com a atmosfera, causando uma retroalimentação no clima em nível regional ou global. Uma variedade de modelos de dinâmica de ecossistemas tem sido utilizada a fim de se obter um melhor entendimento da relação entre a disponibilidade de nutrientes, o ciclo do C e as possíveis mudanças climáticas, diferindo significativamente nas conceitualizações, formulações, parametrizações e dados de entrada. Neste trabalho foi implementada ao modelo de dinâmica de ecossistema IBIS, a influência do estresse de N na fotossíntese, permitindo estabelecer a ciclagem de N no solo e na planta, possibilitando inferir os valores dos estoques deste nutriente em cada um dos compartimentos da planta e assim avaliar a influência da deficiência de N no crescimento da mesma. Através da comparação entre os dados simulados pelo modelo e os observados em campo, verificou-se que o modelo apresentou bom

desempenho ao simular o comportamento da produção primária líquida (NPP), biomassa, N foliar e no solo. Quando a vegetação foi submetida a uma condição de estresse por deficiência de N, pela redução da fração de N foliar, o modelo respondeu com diminuição na NPP, indicando a relação entre a deficiência deste nutriente e a capacidade da planta em sequestrar C da atmosfera. Isso indica que ao se incluir a relação entre C e N nos modelos de superfície, é possível obter-se melhores respostas do comportamento do ecossistema frente a variações ambientais, o que auxilia na melhor compreensão das retroalimentações entre biosfera e atmosfera que são desencadeadas por variações na disponibilidade de nutrientes.

ABSTRACT

PINTO, Luciana Barros, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2012. **Nitrogen and net primary production of Amazon using the IBIS model.** Adviser: Marcos Heil Costa. Co-advisers: Britaldo Silveira Soares Filho, João Paulo R. A. Delfino Barbosa and Manoel Ferreira Cardoso.

Nitrogen availability in terrestrial ecosystem has an important effect on the global carbon cycle and may influence the accumulation of carbon in ecosystems, since these depend on the availability of nutrients such as nitrogen to support the growth of vegetation. A variety of dynamic ecosystem models have been used to gain a better understanding of the relationship between nutrient availability, the C cycle and possible climate change. These models differ significantly in their conceptualization, formulation, parameterization and input data. In this work we used the ecosystem dynamics model IBIS to investigate the influence of nitrogen stress on photosynthesis. The model simulates the cycling of N in soil and plants, allowing the estimation of the values of stocks of this nutrient in each of the compartments of the plant and the assessment of the influence of N deficiency in growth. A comparison of simulated and observed data confirms that IBIS robustly simulates the behavior of net primary production (NPP), biomass, foliar N and soil N. When the vegetation is exposed to nitrogen stress by a reduction of N-leaf fraction, NPP decreases. When

atmospheric carbon dioxide was increased, N stress limited the plant's capacity to respond by stimulating photosynthesis in response to the increased concentration of atmospheric CO₂. This indicates that inclusion of the relationship between C and N in surface models produces a better simulation of ecosystem behavior. We also observed that there is an increase in N leaf concentration with the age of the forest, which serves as an indicator of increased availability of N for the growth of secondary forest.

1.INTRODUÇÃO

A floresta Amazônica tem um importante papel no sistema climático regional e global, pois é considerada um grande reservatório de carbono (C) (Malhi et al., 2006; Soares-Filho et al., 2006; Ramankutty et al., 2007; Malhi et al., 2008, Davidson et al., 2012), e importante agente no balanço global de energia e água (Salati e Vose, 1984; Eltahir e Bras, 1994; IPCC, 2007; Nepstad et al., 2008). Por esse motivo, compreender os mecanismos envolvidos na dinâmica das trocas de energia e matéria entre essa floresta e a atmosfera é importante, ainda mais ao se considerar as respostas desses mecanismos a variações ambientais e a pressões antrópicas, como mudanças no uso da terra e desmatamento.

Os efeitos nocivos das mudanças no uso da terra na Amazônia vão além daqueles apresentados pelo desmatamento. Os processos de corte e limpeza de grandes áreas de floresta aumentam o efeito de bordadura, provocando danos às florestas circundantes em virtude dos processos de secagem do solo, aumentando a frequência de incêndios e diminuindo a produtividade dessas áreas, o que resulta em alterações nos fluxos de C, água e energia entre a floresta e a atmosfera (Foley et al., 2007).

Associados ao desmatamento, processos como fogo, erosão, emissão de gases-traço do solo, extração de madeira, lixiviação e escoamento superficial causam uma perda de nutrientes no ecossistema amazônico (McGrath et al., 2001; Davidson et al., 2007). Além disso, ocorrem perdas adicionais durante o crescimento das pastagens e culturas agrícolas, seu pastoreio e colheita, e pela utilização do fogo no preparo destas áreas. Após uma queimada, uma considerável perda de nutrientes para a atmosfera é verificada, principalmente de nitrogênio (N) e enxofre (S) por volatilização e de fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) associada ao movimento de partículas durante a queima. Os nutrientes presentes nas cinzas ficam sujeitos à perdas por lixiviação e escoamento superficial (Sampaio et al., 2003).

Essa cadeia de respostas afeta os serviços prestados pelo ecossistema, como armazenagem de C na biomassa e nos solos, a regulação do balanço hídrico e do escoamento dos rios e a modulação de padrões do clima regional (Foley et al., 2007). Todas essas alterações que a floresta amazônica vem sofrendo no decorrer dos anos são preocupações mundiais, e podem conduzir a uma mudança climática e um novo processo de retroalimentação no sistema (Malhi et al., 2008).

A maioria dos modelos de ecossistemas terrestres têm como um dos principais objetivos estimar o balanço de C e suas tendências, principalmente sob diferentes cenários de mudanças climáticas (Bonan, 2008). Mas, ainda um dos fatores chave em relação à estimativa de sequestro de C regional e sua distribuição espacial é a disponibilidade de N no solo (Norby et al., 2010).

O sequestro de C pelos ecossistemas terrestres depende da disponibilidade de nutrientes minerais no solo, especialmente o N, para dar suporte ao processo fotossintético e ao crescimento da vegetação. Existem evidências que mostram que a

disponibilidade do N para os ecossistemas terrestres tem importante efeito sobre o ciclo global de C (Jain et al., 2009; Gerber et al., 2010; Zaehle et al., 2010; Bonan e Levis, 2010; Wania et al., 2012), podendo afetar o acúmulo de C na biosfera (Nadelhoffer et al., 1999; Hungate et al., 2003). Estudos de fertilização mostram que a disponibilidade do N mineral limita a produtividade primária líquida (NPP, do inglês Net Primary Production) tanto em vegetações naturais como em ecossistemas cultivados (Vitousek e Howarth, 1991; Elser et al., 2007; LeBauer e Treseder, 2008). Em escala anual, e considerando sistemas naturais, a maior parte do N absorvido por plantas em crescimento é derivada da decomposição da liteira e da matéria orgânica no solo (Vitousek e Howarth, 1991; Melillo et al., 2002).

Além disso, como o N é um dos nutrientes mais restritivos no crescimento das plantas, é provável que os efeitos benéficos da elevação do dióxido de C (CO_2) na NPP, pela saturação da Rubisco em plantas C3, sejam limitados pela baixa disponibilidade de N (Poorter e Pérez-Soba, 2001; Luo et al., 2004, 2006; Reich et al., 2009; Thornton et al., 2009; Norby et al., 2010). Alguns resultados apontam que a limitação de N pode suprimir a taxa fotossintética máxima, particularmente em florestas (Vitousek e Howarth, 1991; Aber et al., 1998; Nadelhoffer et al., 1999; Hungate et al., 2003; IPCC, 2007; Bonan, 2008; Reich et al., 2008; Schulze et al., 2010). O controle fotossintético pelo N foliar pode também afetar a condutância estomática, afetando assim a evapotranspiração e o balanço de energia (Dickinson et al., 2002). Por outro lado, aquecimento do solo associado ao aquecimento global pode aumentar a disponibilidade de N mineral para plantas e tem o potencial de estimular o estoque do C nas mesmas (Melillo et al., 2002).

Enquanto uma futura mudança climática e aumento da concentração de CO_2 atmosférica podem estimular a produtividade das plantas e a assimilação de CO_2 via

aumento das taxas fotossintéticas, os modelos climáticos utilizados pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC – *Intergovernmental Panel on Climate Change*, 2007) mostram que a assimilação líquida de C pela vegetação pode ser reduzida devido ao aumento da respiração das plantas e do solo e pela limitação dos nutrientes. Entretanto, a maioria dos modelos utilizados pelo IPCC (2007) não inclui explicitamente a dinâmica dos nutrientes (como o N, por exemplo) e a interações desses com o ciclo do C no ecossistema terrestre (Cox et al., 2000; Dufresne et al., 2002; Friedlingstein et al., 2006; IPCC, 2007; Huang et al., 2011).

Para obter um melhor entendimento das relações entre as disponibilidades dos nutrientes com o ciclo do C e as possíveis mudanças climáticas, várias estratégias têm sido propostas, diferindo significativamente em suas conceitualizações, formulações, parametrizações e dados de entrada (Liu et al., 2005).

Modelos como o CLM (Thornton et al., 2007 e 2009; Bonan e Levis, 2010; Lawrence et al., 2010); CASA (Wang et al., 2009), CLASS-CTEM^{N+} (Huang et al., 2011) e UVic ESCM (Wania et al., 2012), acoplados aos modelos climáticos, relacionam o N disponível e o estocado pela planta com a taxa fotossintética a fim de se obter uma melhor resposta dos modelos, principalmente em relação ao seqüestro de C.

Embora exista uma variedade de formulações e parametrizações sendo aplicada globalmente, ou para vegetações específicas, como no caso do CLASS-CTEM^{N+} para florestas de coníferas (Huang et al., 2011), persiste a necessidade de um modelo que possa ser utilizado com ênfase para a ecossistema amazônico devido a seu importante papel no sistema terrestre.

Assim, o objetivo deste trabalho é implementar em um modelo de dinâmica de ecossistema a influência do estresse de N na fotossíntese a fim de se obter a variação da NPP para o ecossistema amazônico.

2.REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Ciclo do Nitrogênio

O N constitui a maior fração da atmosfera, com cerca de 78% do seu volume, seguido do oxigênio com 21% e demais gases-traço, que somam 1% no total. A atmosfera é a fonte e o reservatório de N para qualquer forma de produção orgânica. Embora seja um dos elementos mais difundidos na natureza, praticamente não existe nas rochas que dão origem aos solos. Assim, pode-se considerar que o reservatório primário deste elemento, importante para o crescimento dos vegetais, é o ar (Odum, 1983). Na atmosfera, o N encontra-se na forma molecular altamente estável de N_2 , não sendo diretamente aproveitável pelos vegetais superiores

Na natureza, o N encontra-se em equilíbrio dinâmico entre formas livres e fixadas. A passagem de uma forma para outra pode ocorrer por vários processos que constituem o que se denomina ciclo do nitrogênio no solo. O N é incorporado ao solo por diversos processos e pode ser classificado como inorgânico ou orgânico. Do N existente no solo, cerca de 95 a 98%, encontra-se na forma orgânica, que, para ser aproveitada pelas plantas, necessita ser transformada para as formas inorgânicas

(NH_4^+ e NO_3^-) pelo processo de mineralização. A mineralização de compostos orgânicos nitrogenados ocorre essencialmente por três reações: aminação, amonificação e nitrificação, sendo as duas primeiras promovidas por microrganismos heterotróficos e a terceira por microrganismos autotróficos (Taiz e Zeiger, 1998). Descargas elétricas na atmosfera incorporam N ao solo pela transformação do nitrogênio elementar (N_2) em óxidos que são convertidos em ácido nítrico. Esse acaba no solo dissolvido na água das chuvas, resultando em nitratos aproveitáveis pelas plantas (Odum, 1983; Matson et al., 1999). Outro método de incorporação é a fixação direta de N do ar pelos microrganismos do solo e dos que encontram-se nas raízes de plantas em um processo simbiótico. O processo de fixação biológica de N ocorre através dos microrganismos livres, como bactérias e fungos. Todo N acumulado na planta somente é incorporado ao solo à medida em que os resíduos de raízes mortas, folhas, galhos, cascas e troncos forem decompostos (Odum, 1983; Cleveland et al., 1999). Uma vez fixado, o N é muito susceptível a remoção pela lixiviação e volatilização (LeBrauer e Treseder, 2008).

Peculiaridades das espécies, disponibilidade de N e clima, são os três fatores que controlam e determinam a concentração de N na copa e causam a formação de um conjunto de variações na concentração de N foliar em larga escala espacial. A concentração de N foliar está relacionada com muitas variáveis, incluindo mineralização e nitrificação do nitrogênio do solo, razão carbono:nitrogênio (C:N) do solo, espécies, temperatura e irradiância. Além disso, o N é o principal constituinte da clorofila e está envolvido na carboxilação de enzimas e nas reações fotossintéticas (Pan et al., 2004). Para a efetivação do processo de conversão fotoquímica em energia de fixação bioquímica, requerida pelas plantas, é necessária certa quantidade de N e nutrientes incorporados nos componentes estruturais, enzimas e outros

componentes metabólicos. A concentração de N nas folhas das plantas é alta, particularmente em folhas jovens, refletindo o gasto de N da fotossíntese. Isso inclui o N requerido na absorção de luz e fixação de CO₂ (Loustau et al., 2001) e plantas adaptadas a altas luminosidades investem relativamente mais na Rubisco, ou seja, fixação de CO₂ (Seemann et al., 1987).

A concentração de N é fortemente relacionada com a taxa de fotossíntese líquida e conseqüentemente com a absorção de C, variando entre as espécies de plantas e os grupos funcionais (Smith et al., 2003). Uma forte correlação positiva tem sido observada entre a taxa de saturação de luz da fotossíntese de uma folha e seu conteúdo de N (Reich e Walters, 1994). Geralmente, elevado conteúdo de N está associado com altas taxas máximas de fotossíntese.

Em resposta ao aumento no estoque de N, a produção de área foliar aumenta mais que a taxa fotossintética por unidade de folha. A produção de novas folhas cria uma nova demanda por N; novas folhas tendem a maximizar o crescimento, porque estão produzindo novo tecido fotossintético (Loustau et al., 2001).

Com o aumento no estoque de N e a concentração interna de N da planta, a massa das folhas, a área foliar e a taxa de assimilação líquida aumentam, resultando em maior taxa de crescimento. A concentração de N interno da planta torna-se um eficaz preditor da taxa de crescimento da planta e da produtividade primária (Vitousek e Howarth, 1991; Loustau et al., 2001).

2.2. Ciclagem de nutrientes na Amazônia

O entendimento do ciclo do N nos vastos biomas de florestas tem sido bastante preocupante. Embora as florestas tropicais sejam bastante diversificadas na

composição biótica e propriedades funcionais, muitas vezes é assumido que as florestas úmidas de planícies tropicais geralmente são ricas em N quando comparado a outros nutrientes, como fósforo (P) ou cálcio (Ca). Esta hipótese é corroborada por dados indicando que pelo menos algumas florestas tropicais possuem a capacidade de construir, reciclar e exportar (via lixiviação e desnitrificação) grandes quantidades de N (Jenny, 1950; Vitousek, 1984; Vitousek e Sanford, 1986; Hall e Matson, 1999; Martinelli et al., 1999; Hedin et al., 2003; Houlton et al., 2006; Davidson et al., 2007; Hedin et al., 2009).

A maioria dos solos amazônicos são antigos, encharcados, e relativamente pobres em nutrientes, principalmente apresenta limitação do macronutriente P (Davidson et al., 2007). Resultados de nutrientes da água de escoamento superficial, que corresponde ao fluxo de saída ou perdas do sistema, revelam a pobreza dos solos de floresta. Eles mostram que a água que sai da bacia tem uma concentração de nutrientes mais baixa do que a água da precipitação interna (Bruijnzeel, 1991). Isto confirma que boa parte dos nutrientes que entraram no ecossistema são retidos pelo mesmo.

O P disponível é consistentemente baixo nos solos altamente intemperizados da floresta Amazônica, e os índices de disponibilidade de N declinam com o desmatamento (McGrath et al., 2001). O P é considerado o nutriente mais limitante para a produção de florestas tropicais maduras em solos altamente intemperizados. Muitas vezes, porém, é assumido que a limitação de P aplica-se também às florestas tropicais jovens. No entanto, as perdas de N durante as mudanças no uso do solo podem alterar o equilíbrio nos processos de ciclagem de nutrientes. Ambos, N e P, podem ser perdidos durante as queimadas, mas, ao contrário do P, o N é volatilizado como um gás. Sabe-se também que o nitrato dos solos é mais facilmente lixiviado do

que o fosfato. Como consequência dessas perdas de N, a mineralização líquida de N, a nitrificação líquida, a lixiviação de N e o efluxo de N₂O do solo frequentemente declinam em pastos envelhecidos (Keller et al., 1993; Verchot et al., 1999; Davidson et al., 2007). Resultados experimentais apresentaram significativo efeito positivo sobre a biomassa total das plantas e sobre o crescimento de várias espécies arbóreas sucessionais após adição de N e P, numa área de pastagem abandonada, onde incêndios eram frequentes (Davidson et al., 2004).

A utilização das terras na Amazônia vai muito além de limpar grandes áreas da floresta, corte seletivo de madeira e outros danos à copa são muito mais intensos do que o esperado (Nepstad et al., 2001; Foley et al., 2007). O desmatamento provoca danos colaterais à floresta circundante, graças a um reforço da secagem do solo da floresta, aumento da frequência de incêndios, e baixa produtividade. A perda de florestas saudáveis pode degradar serviços fundamentais do ecossistema, tais como armazenagem de C na biomassa e nos solos, a regulação do balanço hídrico e do escoamento dos rios e a modulação de padrões do clima regional (Foley et al., 2007).

O desmatamento da floresta por causas como fogo causa perdas de nutrientes no ecossistema amazônico (McGrath et al., 2001; Davidson et al., 2007). Pastagens, culturas agrícolas e utilização do fogo no preparo destas áreas também causam uma diminuição de nutrientes no sistema. Após uma queimada, ocorre uma considerável perda de nutrientes para a atmosfera causada pela volatilização do N e S e de P, K, Ca e Mg associada ao movimento de partículas durante a queima. Os nutrientes presentes no restante das cinzas estão sujeitos a lixiviação e escoamento superficial (Sampaio et al., 2003).

Considerando que a ciclagem de nutrientes, praticamente fechada, assegura a manutenção da floresta de terra firme, a remoção de árvores e a substituição da floresta por pastagens ou outras culturas agrícolas leva à diminuição dos nutrientes do compartimento biomassa, transferindo-os temporariamente ao solo. Na Amazônia central, uma comparação de parcelas de floresta intacta com outras submetidas ao desmatamento e queimada, revelou que as concentrações da maioria dos íons que foram analisados, durante período chuvoso, na camada superficial do solo (0-20 cm), foram maiores sob floresta queimada do que sob floresta natural; porém, durante e após a estação seca seguinte e o posterior período chuvoso, foram maiores, para todos os íons estudados, na floresta natural (Picollo et al., 1994). Esse comportamento foi atribuído à deterioração da estrutura do solo da floresta que sofreu queima e à entrada contínua da liteira para o solo da floresta intacta (Ferreira et al., 2006).

Segundo Feuldpausch et al. (2005) áreas de floresta secundária regenerada de pastagens estão crescendo na Amazônia. O autor mostra que, quando bem manejadas, as pastagens na Amazônia podem permanecer produtivas por mais de 20 anos. Nestas pastagens, a produtividade das forrageiras é mantida por meio de taxas adequadas de lotação e o rodízio do gado, sem que seja necessária a utilização do fogo. Em muitos casos, porém, o manejo inadequado resulta na perda de nutrientes e rápida degradação da pastagem, seguida do seu abandono. O manejo típico das pastagens nestes casos inclui a capina manual e a queima, para manter a produtividade das gramíneas e evitar a rebrota das espécies arbóreas. Por causa das limitações nutricionais, os pastos degradados podem ser abandonados, e deixados indefinidamente ao desenvolvimento de vegetação secundária. Contudo, o

surgimento de plantas lenhosas pode demorar muitos anos em regiões de pastagens abandonadas na Amazônia (Feuldpausch et al., 2005).

Resultados de Senna et al. (2008) mostram que a redução da precipitação após um desmatamento não é suficiente para impedir o recrescimento da floresta. No entanto, quando a redução da precipitação é associada a um estresse de nutrientes do solo, um processo de savanização pode começar no norte do estado de Mato Grosso, não importando o quanto é desmatado.

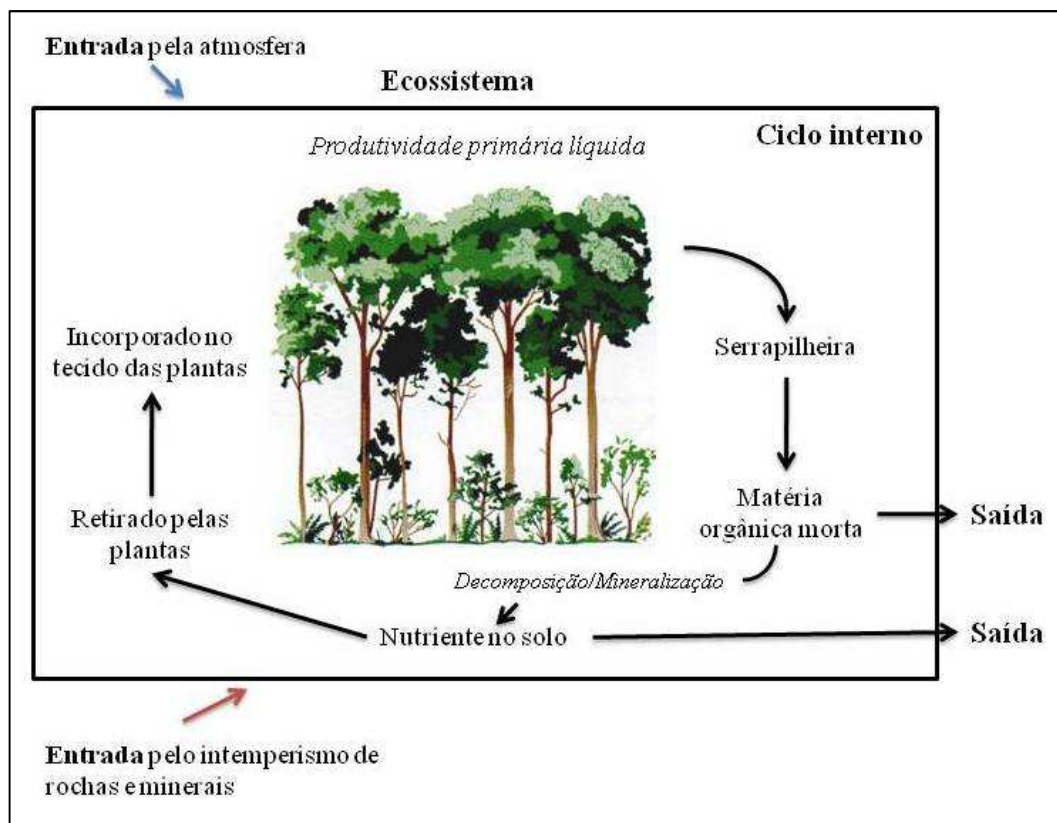
2.3. Modelo generalizado de ciclagem de nutrientes

A entrada de nutrientes no ecossistema depende do seu tipo de ciclo biogeoquímico. Nutrientes como C e N entram no ecossistema via atmosfera. Em contraste, nutrientes como Ca e P têm ciclos sedimentares, dependentes do desgaste de rochas e minerais (Smith e Smith, 2001).

A Figura 2.1 apresenta um modelo generalizado da ciclagem dos nutrientes. No ciclo interno, a NPP depende da retirada pelas plantas dos nutrientes minerais (inorgânicos) essenciais e sua incorporação em seu tecido vivo. Nutrientes na forma orgânica, estocados nos tecidos vivos, representam uma proporção significativa do estoque total de nutrientes na maioria dos ecossistemas. A matéria viva ao senescer, libera os nutrientes que voltam ao solo na forma de matéria orgânica morta. Vários decompositores microbianos transformam os nutrientes orgânicos para a forma mineral, por um processo chamado de mineralização, deixando-os mais uma vez disponíveis para serem captados e incorporá-los em seus novos tecidos. Esse processo é conhecido como ciclagem interna e é uma característica de todos os

ecossistemas, que nada mais é, que a reciclagem de nutrientes no ecossistema (Smith e Smith, 2001).

Apenas uma pequena porção do estoque de nutrientes é envolvido a curto prazo no ciclo anual de nutrientes no ecossistema florestal. Nutrientes retirados pelas árvores retornam para o substrato da floresta via liteira (folhas, galhos e raízes). Uma significativa porção dos nutrientes retirados pelas plantas fica estocada em folhas, troncos e raízes como biomassa acumulada (Smith e Smith, 2001).



Fonte: Smith e Smith (2001) – adaptado

Figura 2.1 - Modelo generalizado de ciclagem de nutrientes para floresta.

2.4. Dinâmica bioclimática da floresta amazônica

A Floresta Amazônica possui uma área estimada de 6,3 milhões de quilômetros quadrados, sendo quatro milhões aproximadamente em território brasileiro e o restante dividido entre a Bolívia, Colômbia, Equador e Peru. A região é limitada a oeste pela cordilheira dos Andes (com elevação de até 6000 m), ao norte pelo Planalto das Guianas (com picos montanhosos de até 3000 m), ao sul pelo Planalto Central (altitudes típicas de 1200 m) e a leste pelo Oceano Atlântico, onde toda a água captada pela bacia deságua. No Brasil, a Amazônia legal é compreendida pelos estados do Pará, Amazonas, Rondônia, Roraima, Acre e Amapá e parte dos estados do Maranhão, Tocantins e Mato Grosso (Souza Filho et al., 2005).

A vegetação da floresta amazônica contém sozinha, cerca de 10 a 15% da biomassa global (Houghton et al., 2001). A densidade do bioma amazônico é pobremente quantificada devido à escassez de sítios de coleta de dados para estudos (Houghton et al., 2001; Keller et al., 2001). A região de floresta é caracterizada, em geral, como perene e de alta produtividade. Raízes profundas permitem que a floresta mantenha sua produtividade mesmo nos períodos de seca que podem se estender de 5 a 6 meses (Nepstad et al., 2004). A produtividade da floresta é mantida apesar da infertilidade e alto intemperismo comum nos solos da região (Irion, 1978; Keller et al., 2004).

A dinâmica do C na floresta é dominada pela assimilação de CO₂ através da fotossíntese, a liberação de CO₂ através da respiração autotrófica, a transferência de C para o solo sob a forma de liteira (folhas, galhos e raiz), da exsudação de compostos orgânicos na rizosfera e da liberação desse C ao solo pela decomposição e respiração microbiana e de outros heterótrofos (Malhi e Grace, 2000).

A quantidade de C absorvida pela biosfera é a diferença entre quanto de C as plantas absorvem pela fotossíntese e quanto é liberado para a atmosfera pela respiração das plantas e respiração microbiana (Friedlingstein et al., 2006). Assim, distúrbios antropogênicos como o fogo e mudanças no uso da terra, podem alterar drasticamente o estoque de C terrestre (Foley et al., 2003).

A floresta tem importante papel no sistema climático regional e global. Por isso, sua remoção pelo desmatamento pode, por si só, conduzir a uma mudança climática e um processo de retroalimentação positivo na forçante externa das mudanças climáticas (Malhi et al., 2008). Suas árvores contêm cerca de 90-140 Pg-C (Malhi et al., 2006; Soares-Filho et al., 2006) dos quais 0,5 Pg-C ano⁻¹ (0,3-1,1) foram liberados somente na década de 90 (Ramankutty et al., 2007). Uma quantidade similar ou maior de carbono pode estar armazenada no solo, mas é pouco vulnerável a perda por desmatamento (Malhi et al., 2008).

A quantidade de CO₂ na atmosfera é determinada não só pela atividade humana, mas também pela biosfera e oceano. O aquecimento global poderia acelerar substancialmente o aquecimento do planeta com mais CO₂, se a biosfera terrestre não puder absorver muito mais CO₂, ou se os ecossistemas começarem a liberar C pela morte da vegetação (Foley et al., 2003). Os ecossistemas podem afetar o clima pela mudança na quantidade de CO₂ na atmosfera. Este processo é conhecido como retroalimentação biogeoquímica, que ocorre como um resultado das interações entre o clima e o ecossistema terrestre. O aquecimento global pode afetar a habilidade do ecossistema terrestre para processar C através da fotossíntese e respiração, e armazená-lo na biomassa e matéria orgânica no solo. Cada mudança induzida pelo clima no estoque de C terrestre pode afetar a quantidade de CO₂ na atmosfera e, como resultado, criar um efeito de retroalimentação no clima (Foley et al., 2003).

O aumento antropogênico da concentração do CO₂ e outros gases de efeito estufa é apresentado como causa do aquecimento global, pela modificação da forçante radiativa. O aumento na concentração do CO₂ pode ter uma contribuição futura ao aquecimento global por indução de uma resposta fisiológica na vegetação, uma redução na condutância estomatal, que reduziria a taxa de transpiração (Sellers et al., 1996). Além disso, uma atmosfera enriquecida com CO₂ e as correspondentes mudanças no clima podem também alterar a densidade da cobertura da vegetação, por estimular a fotossíntese líquida, aumentar a eficiência do uso da água na maioria das plantas (Polley et al., 1993; Field et al., 1995; Curtis, 1996; Sellers et al., 1997). Deste modo, modificaria as características físicas da cobertura da superfície, provendo outra retroalimentação no clima (Betts et al., 1997).

Além do C, a floresta tem um papel importante no balanço global de energia e água, sendo um dos maiores condicionadores de ar do mundo, por transformar metade de toda a energia solar incidente em calor latente, através da evaporação de uma enorme quantidade de água vinda das folhas e de outras superfícies (Salati e Vose, 1984).). Aproximadamente oito trilhões de toneladas de água evaporam da floresta Amazônica a cada ano, com importante influência na circulação atmosférica global (IPCC, 2007). Em escala de bacia hidrográfica, 25 a 50% da precipitação é reciclada pela transpiração, mas esse efeito é mais importante em regiões onde a maior parte da precipitação é derivada da convecção local (Salati e Vose, 1984; Eltahir, 1994). O restante da precipitação escoar para o oceano Atlântico, referente, aproximadamente, a uma parcela de 15-20% da água doce continental mundial escoada para o oceano (Nepstad et al., 2008).

Os efeitos climáticos do desmatamento tropical vêm sendo bastante estudados nas últimas décadas (Dickinson e Henderson-Sellers, 1988; Lean e Warrilow, 1989;

Costa e Foley, 2000) através da utilização de modelos climáticos globais (GCM) acoplados a modelos de biofísica da superfície terrestre que representam explicitamente as características nas mudanças da cobertura vegetal, como mudanças na altura do dossel, densidade foliar e/ou comprimento de raízes (Foley et al., 2003). Diversas simulações (Dickinson e Henderson-Sellers, 1988; Lean e Warrilow, 1989; Shukla et al., 1990; Nobre et al., 1991; Henderson-Sellers et al., 1993; Costa e Foley, 2000; Werth e Avissar, 2002) revelam que o desmatamento, em larga escala, da Amazônia pode alterar significativamente o clima regional.

De acordo com a maioria dos estudos baseado em modelos, padrões de grande escala de desmatamento tropical poderiam provavelmente causar aumento na temperatura do superfície e decréscimo na precipitação e evapotranspiração anual (Eltahir, 1996; Costa e Foley, 2000; Bonan, 2002; Costa et al., 2007). Estas mudanças ocorreriam em função das alterações dos balanços de energia, água e momentum, provocados pelo desmatamento.

Em geral, a substituição da floresta tropical por gramíneas aumenta o albedo e reduz a rugosidade da superfície, o índice de área foliar verde, a profundidade do sistema radicular da vegetação (Lean et al., 1996; Costa e Foley, 2000), reduzindo também a disponibilidade da água no solo, que seria transformada em vapor, principalmente porque plantas de pastagem normalmente têm raízes menos profundas que árvores de florestas (Gash e Nobre, 1997). Ao reduzir a evapotranspiração, o desmatamento resulta em menos água liberada para a atmosfera, contribuindo assim para a diminuição das precipitações. Mudanças no albedo, na rugosidade da superfície, e a razão entre perda de calor sensível e calor latente podem afetar o balanço de energia em superfície e, como resultado, modificar

o clima (Eltahir, 1996; Hahmann e Dickinson, 1997; Foley et al., 2003; Costa et al., 2007).

As mudanças no clima, devido ao aquecimento, podem também levar a mudanças na cobertura vegetal da Amazônia, especialmente se isso implicar em uma significativa redução na precipitação nesta região (Betts et al., 2008). A relação entre o aumento da temperatura média global e mudanças no padrão de precipitação é ainda incerto. Mas, um grande número de modelos climáticos sugere que o aquecimento global poderia levar a padrões particulares de aumento na temperatura da superfície do mar (TSM), do norte do oceano Atlântico e Pacífico leste tropical. Essas alterações da TSM causariam mudanças na circulação atmosférica que reduziriam a precipitação em grande parte da floresta Amazônica (Laurence e Williamson, 2001; Barsugli et al., 2006; Betts et al., 2008; Malhi et al., 2008; Good et al., 2008; Harris et al., 2008).

Essa seca seria agravada pelos mecanismos de retroalimentação do ecossistema, tais como: a mortalidade da floresta e redução da transpiração nas florestas remanescentes (Betts et al., 2004). As áreas com maior risco de secas (sudeste e leste) são também as áreas onde o desmatamento é mais intenso. Mudanças na precipitação impulsionadas pelo desmatamento podem ser mais fortes no corredor seco oriental, onde correntes de vento oriundas do oceano passam pela região durante a noite e não têm condições para ocasionar muita chuva (Garstang et al., 1994), deixando uma maior fração de precipitação local. Esta área inclui importante fronteira agrícola que está experimentando níveis elevados de desmatamento. Em contrapartida, a região noroeste do Amazonas seria menos propensa a secas severas. A alta precipitação nesta região é controlada pela convergência úmida forçada pela Cordilheira dos Andes, embora ela possa estar

vulnerável à reduzida reciclagem de precipitação da parte oriental da Amazônia. Esta região hospeda a maior biodiversidade e tem sido menos afetada pela variabilidade climática e histórico de uso do solo (Malhi et al., 2008).

A variabilidade climática também é muito importante sobre a Amazônia. Grandes porções da bacia têm a estação seca agravadas pelo fenômeno El Niño, que aumentam a vulnerabilidade da floresta ao fogo (Nepstad et al., 1999; Laurance e Williamson, 2001). Os eventos El Niño aumentaram em frequência desde 1976, indicando mudanças no sistema climatológico global (Fearnside, 2006). Esse fenômeno, provoca secas na Amazônia, que por sua vez, predispõe condições para grandes incêndios destrutivos, como os que ocorreram em Roraima em 1997-1998 (Barbosa e Fearnside, 1999). Eles também conduzem à perda de carbono de ecossistemas de floresta em pé, mesmo na ausência de fogo (Tian et al., 1998).

A mudança continuada no equilíbrio entre anos de El Niño, quando a floresta perde C, e os anos considerados como normais e de La Niña, quando a floresta pode ganhar C, implica em uma perda a longo prazo de grandes quantias de C. Vários estudos apontam para o efeito estufa como a causa subjacente do aumento de El Niño (Timmerman et al., 1999). O aumento contínuo do efeito estufa, como projetado por todos os modelos climáticos na ausência de mudanças significantes nas emissões antropogênicas mundiais, implica em eventos de El Niño que são mais frequentes e, provavelmente, mais severos.

Devido às alterações que essa vem sofrendo ao longo dos anos (exploração madeireira, queimadas, desflorestamento, construção de estradas ou aumento da população) esse complexo sistema que é a floresta amazônica é uma preocupação mundial. Cada alteração pode gerar um novo processo de retroalimentação positivo

no sistema. E a interação entre esses processos pode, em tese, levar a floresta a um nível de degradação irreversível.

A Figura 2.2 mostra, de maneira resumida, alguns dos processos de retroalimentação que ocorrem na dinâmica do sistema acoplado atmosfera-biosfera.

Para se compreender a influência da acoplagem do ciclo de C e N e suas possíveis alterações devido a mudanças no clima, primeiro precisa-se entender o funcionamento da ciclagem de nutrientes, em específico do N, na floresta amazônica.

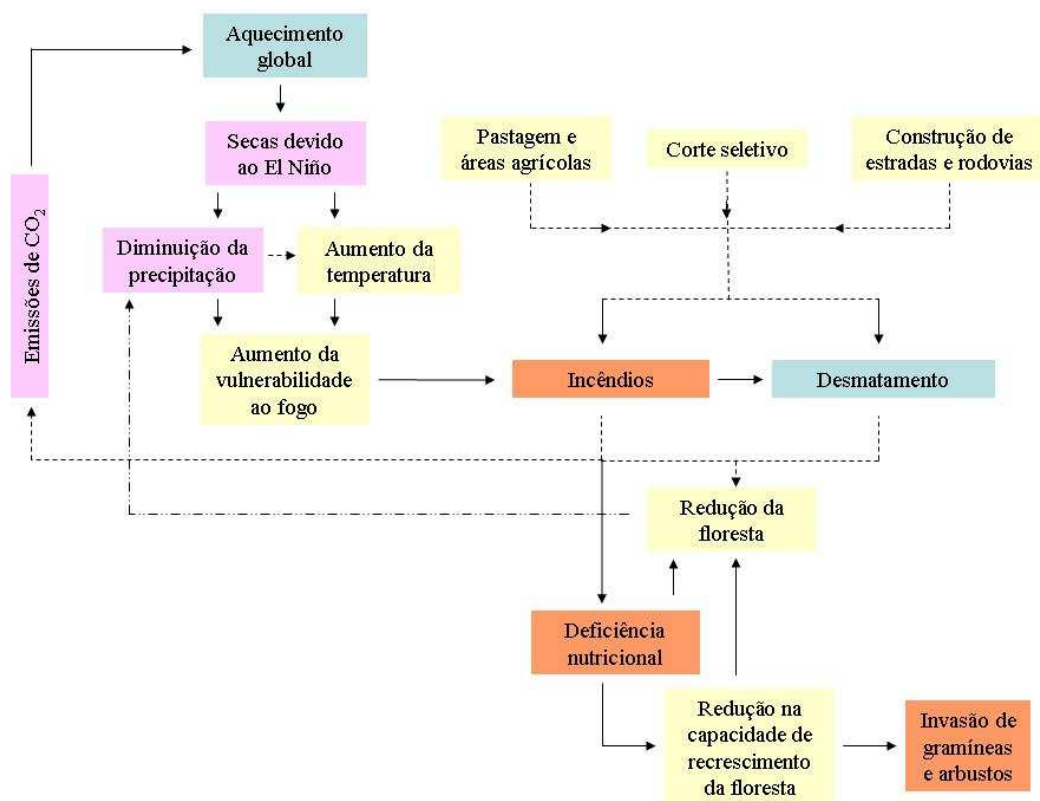


Figura 2.2 - Processos e interações no sistema acoplado atmosfera-biosfera na Amazônia. As caixas em azul representam as forças externas ao sistema. Em laranja estão os componentes principais dos processos de retroalimentação ecológicos. Os blocos cor-de-rosa representam os processos de retroalimentação climáticos. Nas caixas em amarelo estão as forças que influenciam, ou são influenciadas, pelos processos de retroalimentação.

2.5. Evolução dos modelos de ecossistema terrestre

Apesar da reconhecida importância dos ciclos biogeoquímicos para ecossistema florestal, bem como a diversidade biológica, as incertezas fundamentais permanecem quanto a compreensão dos ciclos de nutrientes que estão na base da produtividade e da dinâmica dessas florestas em todo o planeta (Hedin et al., 2009).

Devido à influência da floresta sobre o clima, em grande escala, ser de difícil estabelecimento através dos dados observados, o entendimento dessa interação é feito frequentemente através modelos atmosféricos e parametrizações da superfície terrestre (Bonan, 2002). Segundo Costa e Yanagi (2006), modelos de superfície terrestre são componentes de modelos climáticos, cuja função principal é fornecer uma condição de contorno inferior (fluxos de calor latente, calor sensível e momentum) para os modelos atmosféricos.

Os modelos de superfície têm evoluído continuamente ao longo dos últimos quarenta anos. A primeira geração de modelos de superfície terrestre apareceu nos modelos de circulação geral atmosférica (AGCMs) na década de 1960. Neles foram incluídos representações básicas do albedo da superfície, balanço de radiação no infravermelho à superfície, evapotranspiração e uma parametrização física do solo análoga a um balde. Nesta abordagem, a precipitação enche a coluna do solo até uma determinada capacidade de água, acima da qual a água precipitada transborda (Costa e Yanagi, 2006; Bonan, 2008), razão pela qual estes modelos são geralmente referidos como modelos de balde. Esses modelos usavam grande número de formulações aerodinâmicas de troca de energia sem representar explicitamente a vegetação.

Em meados da década de 1980, uma segunda geração de modelos da superfície terrestre foi proposta, evoluída das equações desenvolvidas como exigências dos modelos da década de 70, incluindo o ciclo hidrológico e os efeitos da vegetação no fluxo de energia e água (Costa e Yanagi, 2006; Bonan, 2008). Os modelos dessa geração foram o BATS – Biosphere Atmosphere Transfer Scheme (Dickinson et al., 1986) e o SiB - Simple Biosphere Model (Sellers et al., 1986). Estes modelos representam explicitamente o dossel da planta, incluindo a transferência radiativa, processos turbulentos acima e dentro do dossel, além dos controles físicos e biológicos da evapotranspiração. Cobertura de neve, influência da vegetação no ciclo hidrológico e processos físicos do solo como infiltração e circulação de água no solo, bem como os fluxos de calor solo estão também incluídos (Bonan, 2008). Um dos maiores problemas dessa geração de modelos é que a partição correta da radiação líquida entre os fluxos de calor latente e calor sensível, principalmente por condutância do dossel, que foi muito mal representada (Costa e Yanagi, 2006).

Em meados dos anos 90, a implementação da fisiologia das plantas foi aprimorada, incorporando o controle biológico e da evapotranspiração na terceira geração de modelos. A nova rotina dos modelos une a representação da bioquímica da fotossíntese com a da biofísica da condutância estomática. A fotossíntese e a condutância das folhas são escalonadas para o dossel das plantas baseado na alocação ótima do N e a capacidade fotossintética em relação à disponibilidade de luz. Simulações com estes modelos têm demonstrado a regulação biofísica do clima pela vegetação através do albedo, fluxos turbulentos e ciclo hidrológico (Bonan, 2008).

Nos modelos atuais, além de terem a capacidade citada acima, simulam o ciclo do carbono e a dinâmica de vegetação. Nestes modelos, a atmosfera e a biosfera formam um sistema acoplado no qual o clima influencia as funções do ecossistema e da biogeografia, que retroalimentam, influenciando o clima. Alguns modelos também incluem as mudanças no uso do solo, visto que há uma grande necessidade da avaliação do impacto dessas mudanças no clima (Bonan, 2008).

Devido a crescentes evidências da importância do N no ciclo de C terrestre, torna-se necessário o desenvolvimento de modelos numéricos que consigam representar essa relação entre C e N (Wania et al., 2012).

Várias estratégias têm sido propostas para modelar a interação entre os ciclos de C e N, diferindo significativamente em suas conceitualizações, formulações, parametrizações e dados de entrada (Clein et al., 2000). Liu et al. (2005), classificou os modelos até então existentes em três categorias distintas:

(i) *Nível de nutriente no solo ou concentração de N foliar estáticos*: esses modelos geralmente utilizam um índice de fertilidade do solo para um local específico ou valor constante de N foliar para calcular a NPP. O cálculo da NPP neste caso é representado com algum detalhe, mas sem apresentar o balanço de N no ecossistema. Esses modelos conseguem estimar bem a NPP em locais onde a fertilidade do solo e o conteúdo de N foliar são conhecidos. Os modelos 3PG (Landsberg e Waring, 1997), SIB2 (Sellers et al., 1996), CARAIB (Warnant et al., 1994) e BIOME3 (Haxeltine e Prentice, 1996) são alguns exemplos destes modelos;

(ii) *Limitação dinâmica de N no solo*: esses modelos “geralmente” necessitam de uma NPP potencial (sem limitação de N) e um fator de limitação de N que é baseado no N requerido pela planta e sua disponibilidade no solo. O fator de limitação é utilizado para ajustar a NPP potencial à NPP atual, que impulsiona a produção de biomassa

com uma nova biomassa especificada pela relação C:N. Tais modelos podem manter o balanço de N estável, permitindo simular variações na NPP com a disponibilidade de N no solo. Neste caso o N foliar é considerado constante, ou sua regulação é feita de forma simplificada. Os modelos CENTURY (Parton et al., 1987; Schimel et al., 1996), TREEDYN3 (Bossel, 1996) e AGRO-IBIS (Kucharick, 2003) são exemplos destes modelos, e;

(iii)*Limitação de N foliar*: esses modelos são semelhantes aos com limitação dinâmica de N no solo, mas apresentam uma maior regulação da NPP em função do N foliar. Eles usam a concentração de N foliar para regular a NPP tanto da folha como do dossel ou a capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco (ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase), geralmente nomeada por V_m , seguindo a proposta de Farquhar et al. (1980). Alguns exemplos desses modelos são HYBRID (Friend et al., 1997), FOREST-BGC e BIOME-BGC (Running e Coughlan, 1988; Running e Gower, 1991), InTEC (Chen et al., 2000a, 2000b), CenW (Kirschbaum, 1999), BEPS (Liu et al., 2002), e CLASS (Verseghy et al., 1993) modificado por Wang et al. (2001). Em geral, esses modelos fornecem respostas mais realistas da fotossíntese da folha e do dossel para fatores ambientais, e são assim favoráveis a estudos de impactos das mudanças climáticas. Uma falha comum nestes modelos é que eles não adicionam o papel do N no controle da conversão do carboidrato em biomassa. O modelo HYBRID, por exemplo, permite que a respiração das folhas e das raízes finas dependa da concentração de N, mas o N não influencia na construção biomassa em função do C assimilado.

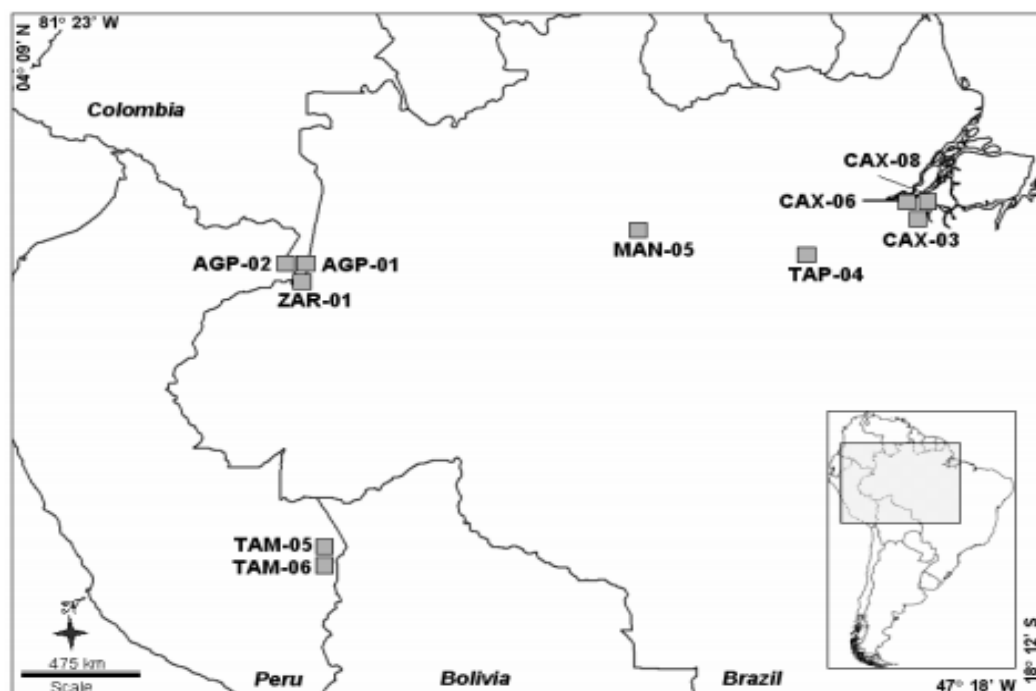
Resultados mais recentes trazem modelos como CLM-CCSM (Thornton et al., 2009), CLM4 (Bonan e Levis, 2010; Lawrence et al., 2010); CASA (Wang et al., 2009), CLASS-CTEM^{N+} (Huang et al., 2011) e UVic ESCM (Wania et al., 2012).

Nestes a quantidade de N disponível para a planta é implementada a fim de se obter uma melhor resposta do modelo principalmente em relação ao seqüestro de C. Esses modelos apresentam a distribuição do N de forma mais dinâmica. Além do nutriente afetar o crescimento das plantas, como nos modelos de *Limitação de N foliar*, ele é redistribuído na senescência das folhas, ou seja, antes das folhas caírem, o N é redistribuído para outros estoques dentro da planta.

3.MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

A fim de se obter uma boa representação do ecossistema amazônico, foram utilizados valores dos componentes do balanço de carbono medidos em dez sítios experimentais na Amazônia, disponibilizados por Aragão et al. (2009) e por Malhi et al. (2004 e 2006). A Figura 3.1 ilustra a localização geográfica dos sítios utilizados nesta pesquisa e a Tabela 3.1 informa os nomes, códigos, país onde estão localizados, as coordenadas geográficas e a climatologia dos sítios. Os dados climáticos utilizados na Tabela 3.1 correspondem às médias dos valores de 1960-1998 derivados do University of East Anglia Observational Climatology (New et al., 1999) e publicado em Malhi et al (2004). Na Tabela 3.1, a média da duração da estação seca (DES) correspondente a soma de meses consecutivos com precipitação inferior a 100 mm mês⁻¹.



Fonte: Aragão et al. (2009)

Figura 3.1 - Localização dos sítios de estudo.

Tabela 3.1 - Descrição dos sítios experimentais utilizados para validação do modelo

| Códigos dos sítios | Sítios de estudo | | | Clima | | | |
|--------------------|------------------------|----------|-------------|--------|---|-----------------|---------------------|
| | Nome | País | Coordenadas | | Precipitação (mm ano ⁻¹) | DES* (Meses) | Temperatura (°C) |
| | | | Lat | Lon | | | |
| AGP-01 | Agua Pudre plot E | Colômbia | -3,72 | -70,30 | 2723 | 0,0 | 25,5 |
| AGP-02 | Agua Pudre plot U | Colômbia | -3,73 | -70,40 | 2723 | 0,0 | 25,5 |
| CAX-03 | Caxiuana plot controle | Brasil | -1,72 | -51,50 | 2314 | 4,0 | 26,9 |
| CAX-06 | Caxiuana | Brasil | -1,72 | -51,50 | 2314 | 4,0 | 26,9 |
| CAX-08 | Caxiuana | Brasil | -1,72 | -51,50 | 2314 | 4,0 | 26,9 |
| MAN-05 | Manaus | Brasil | -2,50 | -60,00 | 2272 | 3,0 | 27,1 |
| TAM-05 | Tambopata plot 3 | Peru | -12,80 | -69,70 | 2417 | 3,5 | 25,2 |
| TAM-06 | Tambopata plot 4 | Peru | -12,90 | -69,80 | 2417 | 3,5 | 25,2 |
| TAP-04 | Tapajós | Brasil | -2,50 | -55,00 | 1968 | 4,5 | 26,1 |
| ZAR-01 | Zafire, Varillal | Colômbia | -4,00 | -69,90 | 2723 | 0,0 | 25,5 |

Fonte: Aragão et al. (2009).

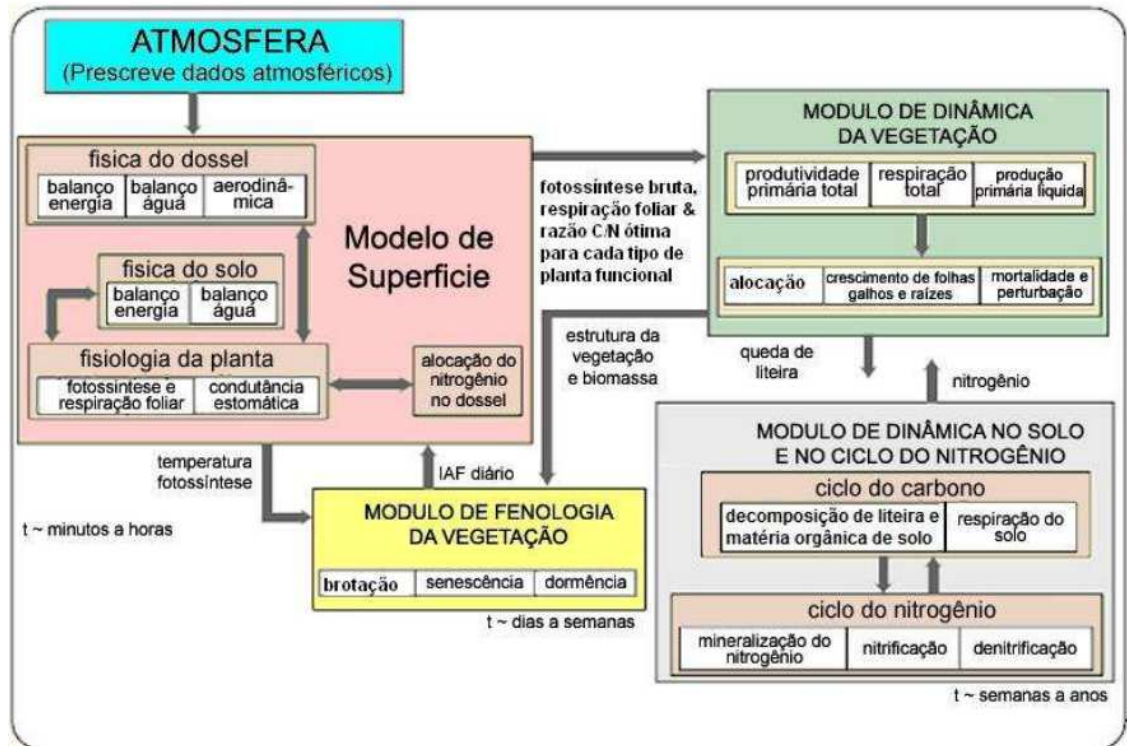
*DES: média duração da Estação Seca.

3.2. Descrição do Modelo IBIS

O IBIS (*Integrated Biosphere Simulator*) faz parte da mais recente geração de modelos de biosfera global, classificado como um modelo dinâmico da vegetação global, que considera as mudanças ocorridas na composição e estrutura da vegetação em resposta às condições ambientais. Este modelo compreende diversos processos, incluindo as interações entre a superfície e a atmosfera, ciclo de C e nutrientes, e dinâmica da vegetação (Foley et al., 1996; Kucharik et al., 2000). É um dos poucos modelos a incorporar uma variedade de processos do ecossistema em uma única estrutura, incluindo: troca de energia, água e de C entre solo, plantas e atmosfera; processos fisiológicos das plantas e organismos do solo, incluindo assimilação de CO₂ e respiração; crescimento e competição entre plantas; ciclo de nutrientes (C e N - embora o ciclo de N esteja incompleto) e processos físicos do solo.

O modelo IBIS segue uma hierarquia conceitual (Figura 3.2) e inclui submodelos (ou módulos) organizados de acordo com a escala temporal dos processos modelados: de superfície (transferência de energia, água, CO₂ e momentum), biogeoquímica do solo (ciclo do N e do CO₂), dinâmica da vegetação (competição das plantas por luz, água e nutrientes) e fenologia (baseada no crescimento medido em função do tempo térmico).

O trabalho inicial de calibração, em cinco regiões do globo, para a versão 2.0 do IBIS foi desenvolvido por Delire e Foley (1999) e Kucharik et al. (2000) usando diversas medidas biofísicas, dentre as quais destacam-se as medições de fluxos obtidos no sítio da Reserva Biológica do Jaru (Rebio Jaru), durante a campanha do Anglo-Brazilian Amazonian Climate Observation Study (ABRACOS).



Fonte: Kucharick et al. (2000) – adaptado

Figura 3.2 - Estrutura em módulos do modelo IBIS.

Embora o módulo de biogeoquímica do solo da versão do IBIS modificada por Kucharick et al. (2000) já incorporasse o ciclo do N em sua estrutura, este apresentava-se incompleto por estar restrito a alguns componentes deste ciclo no solo, como mineralização/imobilização, fixação, deposição e lixiviação de N, faltando assim a relação entre o N e o crescimento da planta.

Assim, para implementar a influência do N na fotossíntese, a fim de se obter a variação da NPP com a disponibilidade de N, foi realizado um estudo entre os modelos que apresentavam a ciclagem de N incluída em seus códigos, com a intenção de encontrar uma metodologia que fosse simplificada e de fácil parametrização para ser incorporada ao IBIS e utilizada para a floresta amazônica. Desta maneira, entre as metodologias já existentes, optou-se por utilizar a apresentada por Kucharick (2003) que é uma versão modificada do IBIS para

culturas agrícolas, nomeada por Agro-IBIS. Deste modelo foram utilizadas algumas subrotinas para calcular os componentes que completam o ciclo do N do solo e da vegetação.

3.2.1. Estrutura do ciclo de N no IBIS

Na versão do modelo IBIS apresentado por Kuckarick et al. (2000) a ciclagem do N restringia-se apenas ao solo. Em Kucharick et al. (2003) foi implementada a quantidade de N retirada pela planta, embora ainda não particionada em seus componentes folhas, galhos e raízes, tampouco influenciando o crescimento da mesma (Figura 3.3). Com as implementações feitas no IBIS, representadas pelas equações que serão descritas na seção 3.2.3, pretende-se estabelecer a ciclagem de N não só no solo como também na planta, pois em função da biomassa de folhas, galhos e raízes e da quantidade de N retirada pela planta, será possível inferir quais são os valores dos estoques deste nutriente em cada um dos compartimentos da planta, assim como avaliar qual a influência da deficiência de N no desenvolvimento da mesma.

As implementações feitas no modelo estão ilustradas na Figura 3.3. Nela pode-se observar o estresse de N como um fator limitante da capacidade fotossintética, dado pela inclusão deste no cálculo da V_m (que será apresentada na seção 3.2.3), o que fisiologicamente indica uma limitação também na produção da biomassa da planta. Modelos como o CLM-CN (Thornton e Zimmerman, 2007; Thornton et al., 2007), CLASS-CTEM^{N+} (Huang et al., 2011) e UVic ESCM (Wania et al., 2012), também utilizam uma relação entre a concentração de N na folha com a capacidade máxima de carboxilação da enzima Rubisco, embora com equações diferentes. Como exemplo das semelhanças e diferenças encontradas entre esses

modelos, podemos comparar o IBIS com o modelo CLASS (Wang et al., 2001). Em ambos, o cálculo da V_m recebe um novo fator limitante que é a concentração de N foliar. A diferença é que a relação adotada por Wang et al. (2001) é linear entre o máximo e o mínimo de N que afeta a fotossíntese da planta e a razão C:N na folha, enquanto no IBIS o N é inserido como um fator de stress em função de um valor limite, a partir do qual a planta sofrerá estresse pela deficiência do nutriente, em função do N foliar.

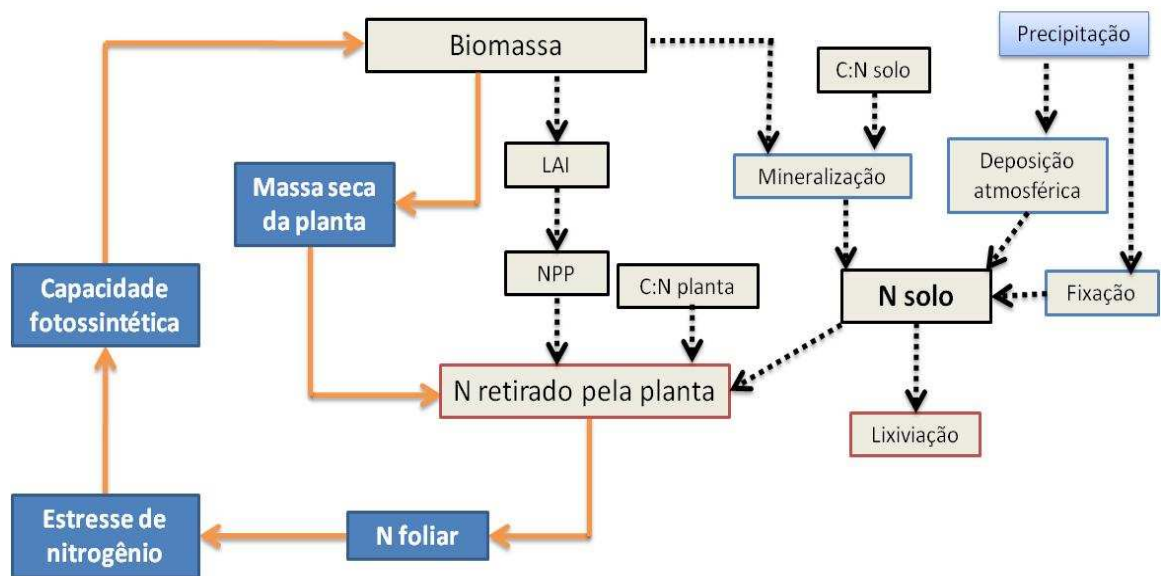


Figura 3.3 - Ciclo do N: Caixas azuis, entradas de N no sistema; caixas vermelhas, saídas; caixas cinza com conectores pretos ciclo do N apresentado por Kucharick et al (2000); caixas azuis com conectores laranja, novos componentes incluídos no ciclo.

A seguir serão apresentadas as principais equações do ciclo do N já existentes em Kucharick et al. (2003) e, em seqüência, as que foram incorporadas (seção 3.2.3), por nossa pesquisa, ao modelo.

3.2.2. Ciclo do N no modelo IBIS

Na versão do IBIS apresentada por Kucharick e Brye (2003) a ciclagem do N para vegetação natural é abordada de forma simplificada, onde as fontes de N inorgânico disponível para a vegetação natural são mineralização, fixação e deposição, que são balanceadas pelas perdas por lixiviação e pela fração retirada pela mesma. A capacidade fotossintética não é influenciada pelo conteúdo de N foliar.

O balanço do N é contabilizado pelo somatório de suas entradas e saídas no solo. As entradas são representadas pelas taxas de mineralização, deposição e fixação, e como saída, tem-se a retirada de N pela planta e a lixiviação de N. As equações utilizadas baseam-se na metodologia apresentada no modelo CENTURY (Parton et al., 1987).

A taxa de mineralização líquida de N (N_{nmin} , em kg-N m⁻² dia⁻¹) é representada pela soma dos valores diários de três taxas, ou seja, mineralização (N_{min}), imobilização (N_{im}) e a transferência de N entre eles (N_{rel}), dada por:

$$N_{nmin} = N_{min} + N_{im} + N_{rel} \quad \text{Eq. 3.1}$$

em que a N_{min} é dada pela soma do N mineralizado pela decomposição dos estoques de C (estrutural, metabólica) e de matéria orgânica do solo (protegida, não protegida e estabilizada) de folhas, galhos e raízes. N_{im} é a taxa de N utilizado para a decomposição dos estoques de C na forma estrutural, metabólica e de matéria orgânica (protegida, não protegida e estabilizada) de folhas, galhos e raízes. N_{rel} é a taxa de transferência de N de um reservatório para outro.

As taxas de deposição (N_d) e fixação (N_f), assumem uma relação linear com a precipitação diária (P , mm dia⁻¹) seguindo as relações apresentadas por Parton et al. (1987), sendo dadas em kg-N m⁻² dia⁻¹, pelas seguintes equações:

$$N_d = (0,0005753 + 0,0028 \cdot 0,1 \cdot P) \cdot 10^{-3} \quad \text{Eq. 3.2}$$

$$N_f = (-0,0004932 + 0,14 \cdot 0,1 \cdot P) \cdot 10^{-3} \quad \text{Eq. 3.3}$$

Em relação aos fluxos de saída de N do solo, o N retirado pela planta (N_{up} em kg -N m⁻² h⁻¹) é função da quantidade de N inorgânico disponível para a planta ou da taxa de N que é retirado pela planta (em função da água retirada do solo devido à transpiração) e o N necessário para o seu crescimento.

$$N_{up} = \min(N_{iim} + N_{imv}, N_{fup} \cdot \eta) \quad \text{Eq. 3.4}$$

em que, N_{iim} e N_{imv} são, respectivamente, N inorgânico imóvel e móvel no solo disponível para a planta (kg-N m⁻² h⁻¹), N_{fup} é a fração de N retirado do solo pela planta (adimensional) e η é a taxa de N necessário para satisfazer o crescimento da planta (kg-Nm⁻² h⁻¹).

Já a taxa de N lixiviado do solo (N_{lx} em kg-N m⁻² h⁻¹) é uma relação dada pela quantidade de N móvel disponível no solo ou drenagem de N de cada camada em função da concentração deste no solo, sendo dada pela seguinte equação:

$$N_{lx} = \min(N_{imv}, c_s \cdot d_{out} \cdot 10^{-6}) \quad \text{Eq. 3.5}$$

em que, N_{inv} é o fluxo de N inorgânico móvel no solo ($\text{kg-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$); c_s a concentração de N na solução (mg-N l^{-1}) e, d_{out} a taxa de drenagem para fora da camada (mm h^{-1}).

3.2.3. Implementação do N foliar no IBIS

Neste trabalho o estresse de N foi incluído como um limitante ao crescimento da planta com base no conteúdo de N nas folhas, afetando a capacidade fotossintética da enzima Rubisco (V_m). Essa adaptação foi feita apenas para o ecossistema amazônico, utilizando o mesmo conjunto de equações testadas e aplicadas por Kucharick e Brye (2003), Donner e Kucharik (2003) e Kucharick (2003).

Para isto, foi adicionada ao modelo uma subrotina onde foram calculados os componentes requeridos para se obter o estresse de N foliar, que é necessário para se estimar como a disponibilidade de N pode influenciar o estresse de N e assim influenciar o calculado da capacidade V_m .

O primeiro componente acrescentado foi a fração de N foliar (N_l , adimensional) dada pela relação entre fração de N na planta como um todo (N_p) e a soma da fração da matéria seca (DM – *dry matter*) de folhas (DM_l), galhos (DM_s) e raízes (DM_r), sendo essas duas últimas multiplicadas pela razão entre galhos e folhas (r_s) e raízes e folhas (r_r) na alocação de N, respectivamente. Assim, a fração de N foliar é dada por:

$$N_l = \frac{N_p}{(DM_l + r_s \cdot DM_s + r_r \cdot DM_r)} \quad \text{Eq. 3.6}$$

em que, N_p é a fração de N na planta, dada pela relação entre o N total retirado pela planta (N_{up}) e sua matéria seca (DM_p).

$$N_p = \max \left(0, \frac{N_{up}}{DM_p} \right) \quad \text{Eq. 3.7}$$

A matéria seca da planta e seus componentes de folhas, galhos e raízes são dados, respectivamente (em kg m^{-2}) por:

$$DM_p = B_p \cdot c^{-1} \quad \text{Eq. 3.8}$$

$$DM_l = \frac{B_l \cdot c^{-1}}{DM_p} \quad \text{Eq. 3.9}$$

$$DM_s = \frac{B_s \cdot c^{-1}}{DM_p} \quad \text{Eq. 3.10}$$

$$DM_r = \frac{B_r \cdot c^{-1}}{DM_p} \quad \text{Eq. 3.11}$$

sendo: $c = 0,95$, fração de carbono na matéria seca da planta, em kg-C kg^{-1} , e B_p , B_l , B_s e B_r são as biomassas da planta, folhas, galhos e raízes (kg-C m^{-2}), respectivamente.

Assim pode-se calcular o estoque de N na folha (N_{lt} em kg-N m^{-2}) em função da fração de N na folha, a fração de matéria de folhas seca e a matéria da planta seca, dado por:

$$N_{lt} = N_l \cdot DM_l \cdot DM_p \quad \text{Eq. 3.12}$$

A partir da fração do N nas folhas foi possível calcular o estresse de N na planta. Para isso foi calculada a razão f_3 que é a relação entre a fração de N foliar (N_l) e a quantidade de N considerada mínima para o crescimento da planta:

$$f_3 = 2 \left(\frac{N_l}{n_o} \right) \quad \text{Eq. 3.13}$$

em que: $n_o = 0,03$ (fração mínima de N na folha, adimensional).

Assim, pode-se calcular o estresse de N, $\omega(N)$, adimensional, pela seguinte equação:

$$\omega(N) = \min \left(s_{max}, \left(\frac{f_3}{f_3 + \exp(0,4 - 0,4 \cdot f_3)} \right) \right) \quad \text{Eq. 3.14}$$

em que, $s_{max} = 2,05$ (adimensional) é o fator máximo de estresse de N permitido no cálculo da V_m .

Uma vez estipulado o estresse de N na folha $\omega(N)$, esse foi introduzido ao cálculo da V_m , pela seguinte relação:

$$V_m = V_{max} \omega(T) \min(\omega(S), \omega(N)) \quad \text{Eq. 3.15}$$

onde, V_{max} é a capacidade máxima da enzima Rubisco a 15° C para a floresta tropical ($\text{mol-CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); $\omega(T)$ é a função de estresse devido a temperatura

(adimensional); $\omega(S)$ é a função de estresse devido à umidade do solo (adimensional) e, $\omega(N)$ é a função de estresse de N (adimensional). Desta maneira, no momento em que o efeito de estresse de N for maior que o estresse de umidade, o crescimento da planta será afetado em função da fração de N presente nas folhas.

3.3. Simulação controle

Como controle foram feitas simulações para um período de 200 anos (1900 a 2099) para cada sítio. Destes, foram descartados os primeiros 50 anos que correspondem ao “spin-up”, que se refere ao período de tempo necessário para que as variáveis estudadas neste trabalho atinjam o equilíbrio. O modelo foi inicializado com dados climáticos do banco de dados CRU (Climate Research Unit, New et al., 1999), que conta com as médias climatológicas de 1961 a 1990, onde foram utilizadas as variáveis de temperatura, umidade relativa, precipitação, radiação solar incidente, radiação de onda longa incidente, e velocidade horizontal do vento. A concentração de CO₂ na atmosfera foi mantida constante em 380 ppmv. Nestas simulações o modelo não foi forçado a um estresse de N a fim de se avaliar em condições de ausência de estresse qual é a resposta da floresta com respeito a disponibilidade desse nutriente.

3.4. Balanço de N

Com o objetivo de se verificar o balanço de massa de N no solo, foram contabilizadas as entradas e saídas de N no solo para oito dos dez sítios estudados, isso porque os sítios experimentais de Caxiuanã (CAX-03, CAX-06 e CAX-08)

possuem mesmos valores de latitude e longitude (Tabela 3.1). Foram analisadas as taxas anuais de mineralização líquida, deposição, fixação, lixiviação e retirada de N pela planta para cada um dos sítios e da média entre eles.

3.5. Validação do modelo

Para avaliar a capacidade do modelo em simular a dinâmica de vegetação para a Floresta Amazônica, os valores das médias das variáveis de NPP, LAI, biomassa, N foliar e no solo, para cada um dos sítios, dentro do período de 150 anos de simulação, foram comparadas aos dados observados disponíveis na literatura.

Os dados de NPP, N no solo e foliar foram extraídos de Aragão et al. (2009), para todos os sítios apresentados na Tabela 3.1. Os valores de biomassa total são oriundos da pesquisa apresentada por Malhi et al. (2006), e os valores de LAI (*Leaf Area Index*) foram fornecidos por Reto Stöckli (Projeto MOORE) segundo a metodologia de Stöckli et al (2008).

3.6. Análise de sensibilidade

3.6.1. Efeito do estresse de N foliar na NPP

A influência do estresse de N na NPP da floresta foi avaliada por meio de uma análise de sensibilidade entre esses dois componentes do modelo (N, NPP). Para isso, foram feitas simulações em que se diminuiu a fração de N na folha até que essa gerasse uma resposta no valor da NPP. Além da simulação controle foram testadas as reduções de 10, 20, 30, 40 e 50%, do N_l (Eq. 3.6), para cada um dos 10 sítios de

estudos, para se observar o comportamento da NPP média dos 150 anos de simulação.

3.6.2. Influência da interação entre N foliar e o aumento na concentração de CO₂ na assimilação de C

A fim de avaliar como a assimilação de C do modelo responde a interação entre a disponibilidade de N e diferentes níveis de CO₂, foram feitas simulações onde para cada nível de redução da fração de N foliar (25%, 50% e 75%), aumentou-se o nível de CO₂ na atmosfera de 100 a 900 ppmv, variando de 100 em 100 ppmv, para cada um dos sítios de estudo. Isso, pois, a retirada de C pelos ecossistemas terrestres depende da disponibilidade de nutrientes como o N para dar suporte ao crescimento da planta (LeBauer e Treseder, 2008). Como o N é um dos nutrientes mais limitantes no crescimento de árvores, espera-se que os efeitos benéficos da elevação do CO₂ na NPP sejam limitadas pela disponibilidade de N foliar (Poorter e Pérez-Soba, 2001; Luo et al., 2004, 2006; Reich et al., 2009; Thornton et al., 2009; Norby et al., 2010).

3.7. Recrescimento da floresta

O comportamento do estoque de N foliar durante o recrescimento da floresta foi avaliado conforme apresentado em Davidson et al. (2007). Neste trabalho os autores apresentaram três cronosequências de idades da floresta, variando de 3 a 70 anos e de floresta madura (200 anos), localizadas no leste da Amazônia, onde a vegetação dominante era de floresta primária madura, mas devido ao desmatamento tornou-se um mosaico de floresta secundária. Para gerar um cenário semelhante ao de desmatamento, a vegetação inicial foi considerada nula, em seguida, seu

crescimento foi estabelecido em função das condições de contorno de solo e clima fornecidas ao modelo, gerando uma vegetação típica dessas condições. As simulações foram feitas para um período de 200 anos, onde foram avaliados os valores de N foliar para idade da floresta de 3, 6, 20, 40, 70 e 200 anos, para os sítios de AGP-01, CAX-06, MAN-05, TAM-06, TAP-04 e ZAR-01. Os dados simulados foram comparados com os observados em campo, apresentados em Davidson et al. (2007), para as localidades de Capitão Poço (CP) e São Francisco do Pará (SFP), localizadas no leste da Amazônia.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Balanço de N no solo

Contabilizando as entradas (deposição, mineralização e fixação) e saídas (lixiviação e assimilação) de N no solo, para oito sítios localizados ao longo da floresta amazônica, assim como para a média entre eles, observa-se que o balanço de N no solo é mantido em equilíbrio (Figura 4.1). Ao compararmos esses resultados com os da simulação controle não são encontradas diferenças no balanço de N entre elas (não apresentados). Isso ocorre, pois, como mostrado na Figura 3.2, embora o modelo apresente a influência do N no crescimento da planta, isso se dá apenas na situação de estresse, o que indica que o N estocado nas folhas, galhos e raízes, não voltam para a liteira com a senescência destes. A relação entre o N da liteira e aquele que torna-se disponível para as plantas é considerado função da razão C:N para diferentes formas de C que constituem a liteira.

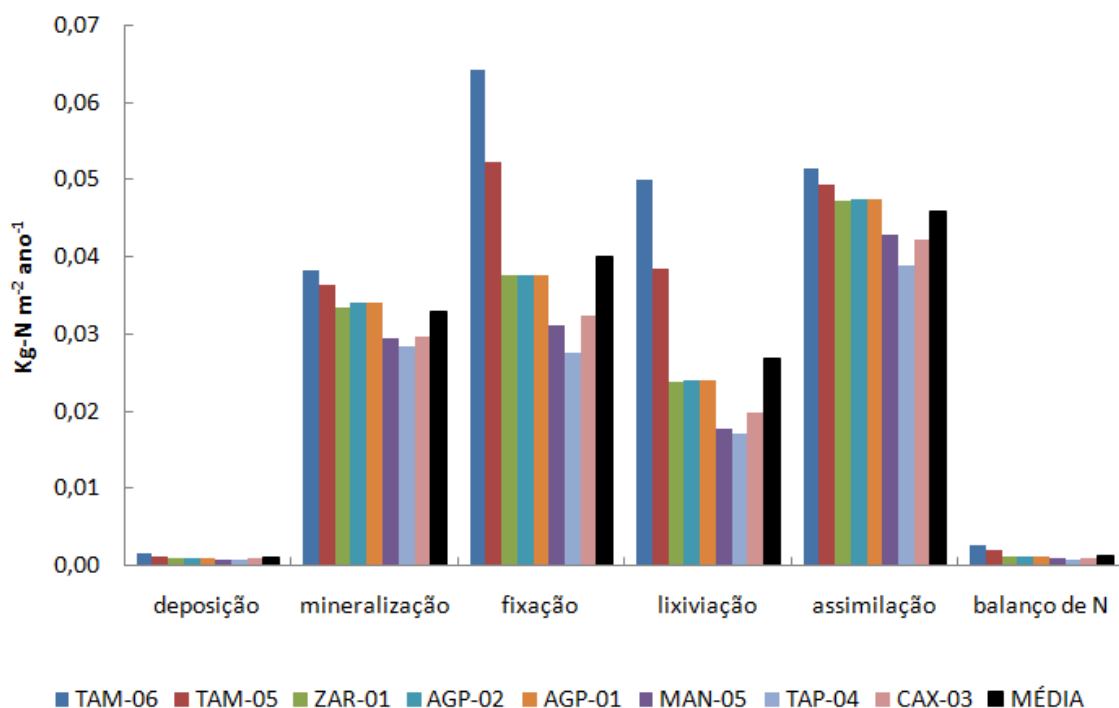


Figura 4.1 - Balanço do ciclo de N no solo simulado pelo modelo IBIS.

4.2. Validação dos resultados

A Tabela 4.1 apresenta os valores do conteúdo de N na folha observados e simulados pelo modelo IBIS. Nesta tabela pode-se observar que, em todos os sítios, os valores do conteúdo de N na folha simulados superestimam os valores observados, em média 29,5%. Pode-se observar também que o conjunto de dados simulados apresenta pouca variação entre os sítios, enquanto os dados observados mostram uma maior variação, com extremos de 19,13 g-N kg⁻¹ em CAX-06, e 24,80 g-N kg⁻¹ em TAM-06 (Tabela 4.1).

Nas implementações feitas no modelo, o estresse de N é acionado apenas quando a fração de N na folha é reduzida, e só irá influenciar o cálculo da V_m (Eq. 3.15) se o valor da função de estresse de N ($\omega(N)$) for menor que o estresse por umidade no solo ($\omega(S)$). Como nas condições de contorno do modelo os valores de N

foliar apresentaram-se maiores que os observados em campo (Tabela 4.1), pode-se definir que a vegetação, em condições normais, não se apresenta sob estresse de N.

Tabela 4.1 - Nitrogênio foliar (g-N kg^{-1}) simulado pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)

| Sítios | N_{folha} (Obs) | N_{folha} (Sim) | e(%) |
|---------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------|
| TAM-06 | 24,80 | 26,39 | 6,42 |
| TAM-05 | 23,99 | 26,50 | 10,48 |
| AGP-02 | 19,17 | 26,32 | 37,28 |
| AGP-01 | 20,87 | 26,32 | 26,10 |
| MAN-05 | 19,89 | 26,41 | 32,80 |
| TAP-04 | 22,58 | 26,45 | 17,12 |
| CAX-03 | 20,63 | 26,42 | 28,06 |
| CAX-06 | 19,13 | 26,32 | 37,58 |
| média | 20,38 | 26,39 | 29,50 |

Pelo fato dos sítios não apresentarem estresse de N, ao comparar as simulações controle com os resultados do modelo modificado, não foram observados diferença em relação aos valores de $\text{NPP}_{\text{total}}$ (Tabela 4.2), biomassa (Tabela 4.3), N_{solo} (Tabela 4.4) e LAI (Tabela 4.5) observados e modelados. Sendo assim, as análises realizadas nesse estudo limitam-se a apresentar uma comparação entre o valor simulado pelo modelo e o observado em campo, com o propósito de verificar a capacidade do modelo em representar essas variáveis.

Tabela 4.2 - Produção primária líquida (NPP, kg-C m⁻²) simulada pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)

| Sítios | NPP (Obs) | NPP (Sim) | e(%) |
|---------------|------------------|------------------|---------------|
| TAM-06 | 1,38 | 1,76 | 27,61 |
| TAM-05 | 1,69 | 1,65 | -2,23 |
| ZAR-01 | 0,93 | 1,55 | 66,52 |
| AGP-02 | 1,17 | 1,57 | 34,55 |
| AGP-01 | 1,13 | 1,57 | 39,31 |
| MAN-05 | 1,14 | 1,33 | 17,04 |
| TAP-04 | 1,44 | 1,28 | -10,82 |
| CAX-03 | 1,16 | 1,35 | 16,79 |
| CAX-06 | 1,09 | 1,58 | 44,98 |
| CAX-08 | 1,70 | 1,54 | -9,26 |
| média | 1,283 | 1,520 | 18,520 |

Tabela 4.3 - Biomassa (kg-C m⁻²) simulada pelo modelo IBIS e o observado (Malhi et al., 2006) e o erro médio padrão (%)

| Sítios | Biomassa (Obs) | Biomassa (Sim) | e(%) |
|---------------|-----------------------|-----------------------|---------------|
| TAM-06 | 19,60 | 18,02 | -8,06 |
| TAM-05 | 19,60 | 16,93 | -13,63 |
| ZAR-01 | 20,70 | 15,88 | -23,30 |
| AGP-02 | 23,20 | 16,13 | -30,45 |
| AGP-01 | 23,20 | 16,13 | -30,45 |
| MAN-05 | 26,50 | 13,69 | -48,33 |
| TAP-04 | 23,80 | 13,17 | -44,65 |
| CAX-03 | 25,06 | 13,89 | -44,58 |
| CAX-06 | 25,06 | 16,21 | -35,33 |
| CAX-08 | 25,06 | 15,81 | -36,91 |
| média | 23,18 | 15,59 | -32,75 |

Tabela 4.4 - N no solo (%) simulado pelo modelo IBIS e o observado (Aragão et al., 2009) e o erro médio padrão (%)

| Sítios | N_{solo} (Obs) | N_{solo} (Sim) | e(%) |
|---------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------|
| TAM-06 | 0,17 | 0,25 | 46,19 |
| TAM-05 | 0,16 | 0,22 | 35,49 |
| ZAR-01 | 0,11 | 0,18 | 67,46 |
| AGP-02 | 0,16 | 0,19 | 16,95 |
| AGP-01 | 0,16 | 0,19 | 16,95 |
| MAN-05 | 0,16 | 0,14 | -11,68 |
| TAP-04 | 0,14 | 0,16 | 11,43 |
| CAX-03 | 0,07 | 0,16 | 135,08 |
| CAX-06 | 0,13 | 0,22 | 67,62 |
| CAX-08 | 0,17 | 0,21 | 23,88 |
| média | 0,14 | 0,19 | 33,86 |

Tabela 4.5 - Índice de área foliar (LAI, m²m⁻²) simulado pelo modelo IBIS e o observado (projeto MOORE) e o erro médio padrão (%)

| Sítios | LAI (Obs) | LAI (Sim) | e(%) |
|---------------|------------------|------------------|-------------|
| TAM-06 | 5 | 13,12 | 162,50 |
| TAM-05 | 5 | 12,31 | 146,28 |
| ZAR-01 | 5 | 11,54 | 130,83 |
| AGP-02 | 5,5 | 11,73 | 113,31 |
| AGP-01 | 5,5 | 11,73 | 113,31 |
| MAN-05 | 5,15 | 9,94 | 93,09 |
| TAP-04 | 5,15 | 9,57 | 85,85 |
| CAX-03 | 5,25 | 10,09 | 92,28 |
| CAX-06 | 5,25 | 11,78 | 124,34 |
| CAX-08 | 5,25 | 11,50 | 118,97 |
| média | 5,21 | 11,33 | 117,73 |

As estimativas de NPP para os 10 sítios analisados variam entre 1,28 kg-C m⁻², em TAP-04, a 1,76 kg-C m⁻² em TAM-06 (Tabela 4.2). Quando comparados com os dados observados em campo, a NPP do modelo é superestimado na maioria dos sítios, sendo subestimado apenas em três deles, TAM-05, TAP-04 e CAX-08 (Tabela 4.2). O valor médio da NPP simulado pelo IBIS (1,52 kg-C m⁻²) apresentou-se acima dos observados por Aragão et al. (2009), de 1,28 kg-C m⁻² e Luysaert et al. (2007), de 8,64 Kg-C m⁻², respectivamente. O fato do sítio em Tapajós ter apresentado o menor valor simulado de NPP pode estar associado à baixa precipitação e maior duração da estação seca desta localidade, como mostrado anteriormente na Tabela 3.1, sendo que essa mesma relação entre a precipitação e a NPP foi mostrada por Aragão et al. (2009). Ao compararmos os sítios em que ocorrem os maiores valores de NPP, podemos notar que houve uma diferença entre os valores observados e simulados, sendo que os maiores valores observados são os CAX-08 e TAM-05, e os simulados, TAM-06 e TAM-05, o que pode estar relacionado à fertilidade do solo. Ainda segundo Aragão et al. (2009), a NPP_{total} está relacionado a fertilidade do solo amazônico, com maior correlação à quantidade de fósforo disponível.

Em relação aos dados de biomassa, pode-se notar que ao analisarmos os resultados de biomassa, podemos notar que os valores simulados subestimam os valores observados, em média 32,75% (Tabela 4.3). Observa-se que, diferentemente do observado em campo, os valores gerados pelo modelo estão diretamente relacionados com os padrões de distribuição da NPP, ou seja, os maiores valores de biomassa correspondem aos maiores valores de NPP. Isso deve-se as equações utilizadas no modelo, onde a biomassa é função da NPP do ecossistema, do coeficiente de alocação de C e ao período de retorno em folhas, galhos e raízes. No campo, a vegetação sofre influência de outros elementos, como o P, peculiares de

cada local, assim, tem a capacidade de se adaptar melhor a cada condição de modo a preservar sua NPP.

Na Tabela 4.4 observa-se que a variação da fração de N_{solo} simulada pelo modelo, 0,14 a 0,25 %, não difere muito do observado em campo, 0,07 a 0,17 %, mas superestimando-o em 33,86%. Neste caso, ao relacionar a quantidade de N no solo com a fertilidade do mesmo, nota-se que há uma tendência dos maiores valores de N_{solo} serem em regiões onde a fertilidade do solo é maior, o que pode explicar a variação NPP observada (Aragão et al., 2009).

Pela Tabela 4.5 pode-se observar os valores simulados e os observados para o LAI. Os valores observados para a floresta amazônica variam de $5 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ a $5,25 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$, enquanto os melhores resultados simulados pelo modelo estão entre 9,57 e $13,12 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$. A estimativa de LAI em todos os sítios é muito alta, indicando uma alocação excessiva de C nas folhas no modelo. Essa mesma superestimativa foi encontrada por Senna (2008) ao utilizar o modelo acoplado CCM3-IBIS, quando a autora sugere que esses valores elevados de LAI podem estar sendo causada por um viés do modelo IBIS, o que deve ser alvo de estudo em pesquisas futuras, pois, mesmo os valores de LAI sendo mais de 100% maiores que o observado, variáveis que dependem desse resultado, como a NPP, tem seus valores bem ajustados com os observados em campo.

4.3. Análise de sensibilidade

4.3.1. Efeito do estresse de N foliar na NPP

Ao reduzir a fração de N na folha observa-se que há uma queda na NPP dos sítios em estudo devido à redução na capacidade fotossintética da planta (Figura 4.2). O ponto de inflexão obtido pela simulação foi em torno de 16 g-N kg^{-1} , ou seja, se a disponibilidade de N para planta cair a ponto de reduzir a concentração dele nas folhas em cerca de 40%, a produtividade decresceria, o que poderia gerar uma modificação nos recursos oferecidos pelo ecossistema. Esses resultados reproduzem a hipótese de que a NPP do ecossistema depende da disponibilidade de N para dar suporte ao crescimento da planta (Vitousek e Howarth, 1991; Elser et al., 2007; LeBauer e Treseder, 2008). Entretanto, outros nutrientes estimulam a NPP, e associados a deficiência de N podem potencializar os efeitos da deficiência nutricional nociva ao ecossistema (Davidson et al., 2004; Elser et al., 2007). Um exemplo da influência do N no crescimento da planta é mostrado em Davidson et al (2004), onde em um experimento de fertilização, mostra que embora o P seja também um fator limitante no crescimento das plantas, o crescimento da floresta secundária tropical responde melhor ao incremento de N, indicando que repetidas queimadas e outras perdas de N de pastagem degradada podem gerar uma limitação no crescimento das plantas da vegetação amazônica.

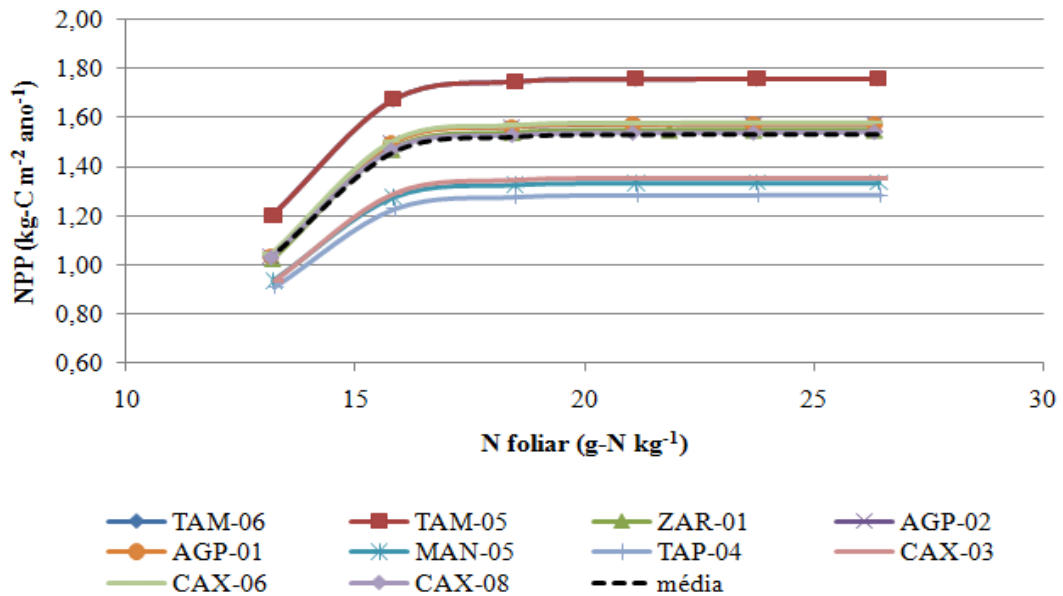


Figura 4.2 - Relação entre a diminuição da fração de N foliar e a NPP.

4.3.2. Influência da interação entre N foliar e o aumento da concentração de CO₂ na assimilação de C

Ao avaliar o comportamento da NPP em relação a uma alteração na concentração atmosférica de CO₂, em função do estresse de N induzido nas folhas, observa-se que existe uma variação na assimilação de C, indicando a influência da limitação de N na capacidade da planta em responder ao estímulo da fotossíntese líquida devido ao aumento da concentração do CO₂ atmosférico. No experimento controle, onde manteve-se o N foliar (N_{li}) estimado pelo modelo, em torno de 26 g-N kg⁻¹, observou-se um aumento da NPP em função do aumento da CO₂ na atmosfera (Figura 4.3a). O mesmo comportamento é observado ao se diminuir em 25% a fração do N foliar (Figura 4.3b), aproximadamente 19 g-N kg⁻¹. Isso reflete o padrão mostrado por outros autores, que comentam como positivo o acréscimo da concentração desse gás na atmosfera, uma vez que pode estimular a fotossíntese líquida e aumentar a eficiência do uso da água na maioria das plantas (Field et al.,

1995; Curtis, 1996; Sellers et al., 1996), chamado de efeito fisiológico do CO₂. Curtis (1996), através de uma revisão de literatura e uma meta-análise de dados disponíveis sobre a elevação de CO₂, mostrou que a elevação da concentração desse gás na atmosfera causa um aumento na assimilação líquida de CO₂ e, as plantas sob estresse de outros nutrientes apresentem uma menor assimilação de CO₂.

Após uma redução de 50% na fração de N foliar (Figura 4.3c), com valores de N_{lt} em torno de 13 g-N kg⁻¹, observa-se que mesmo elevando a concentração de CO₂ na atmosfera, existe uma redução na assimilação de C pela vegetação, comportamento esse bem mais intensificado ao diminuir a fração de N foliar em 75% (Figura 4.3d). A Figura 4.4, apresenta a média dos resultados simulados para os sítios em estudo, pode-se observar a influência da redução da NPP em função do estresse de N foliar, sob cenários de elevação CO₂. Muitos estudos de crescimento da floresta em ambientes enriquecidos em CO₂ sugerem que a capacidade potencial de crescimento da planta estimulada pelo aumento de CO₂ pode ser limitada pela falta de nutrientes disponíveis para o crescimento (Luo et al., 2004; Graaf et al., 2006; Korner, 2006, Leakey et al., 2012).

O crescimento da vegetação devido à elevação da concentração de CO₂ na atmosfera, como mostrada na Figura 4.3a-c, aumenta a demanda da planta por nutrientes incluindo o N mineral, aumentando também a deposição de matéria orgânica no solo, o que gera um aumento da imobilização potencial devido a maior quantidade de biomassa microbiana no solo. Estes efeitos podem potencializar, em tese, a limitação por N sob condições de CO₂ elevado, produzindo um declínio ao longo do tempo na intensidade da interação negativa entre o ecossistema terrestre e o CO₂ atmosférico, como ilustrado nas Figura 4.3c-d, conforme apresentado pelos autores Miller (1986), Luo et al. (2004) e Reich et al. (2006).

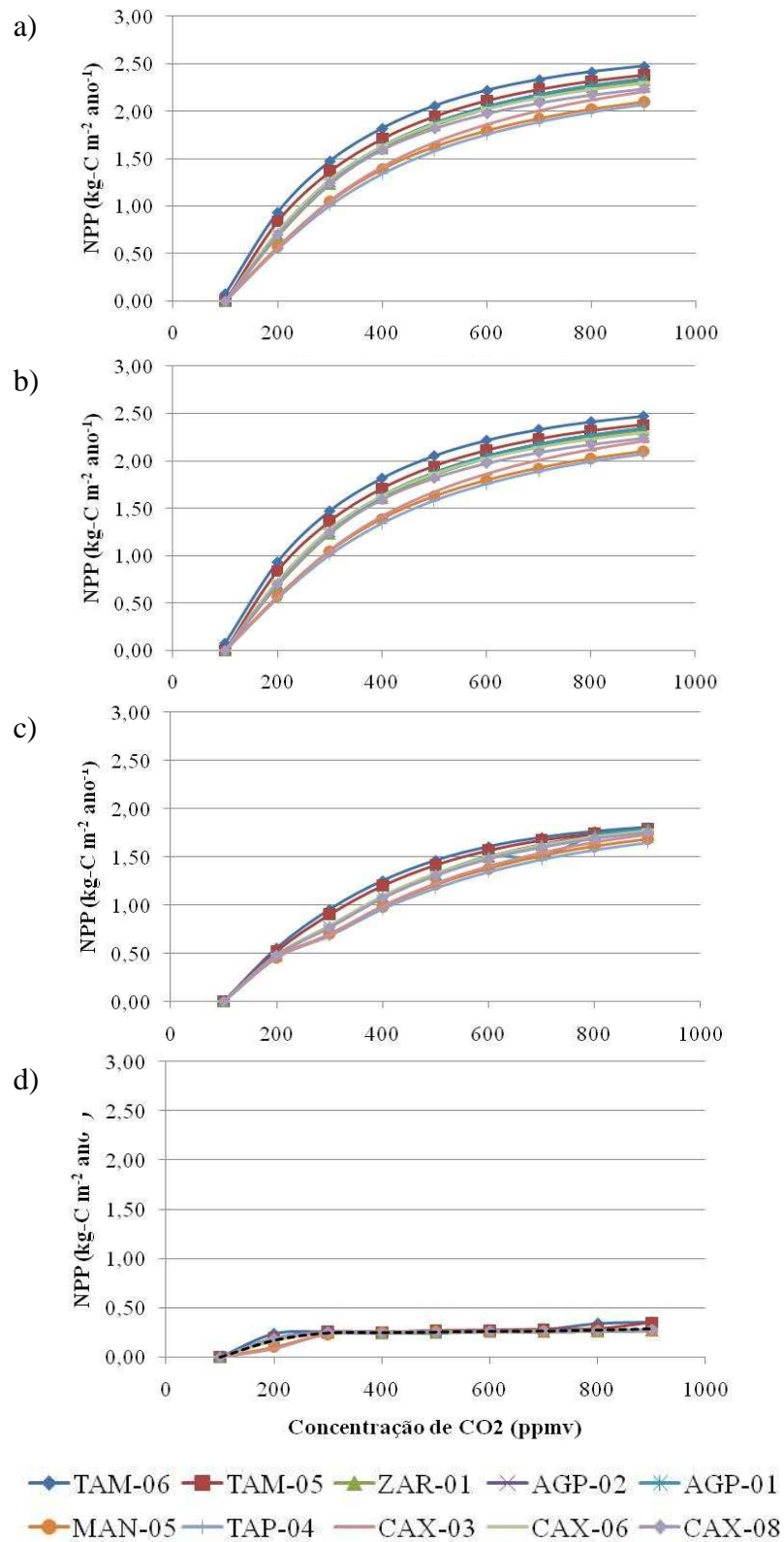


Figura 4.3 - Relação entre a NPP e o aumento concentração de CO₂ atmosférico em função dos níveis de redução da fração de N foliar: a) controle, b) 25%, c) 50% e d) 75%.

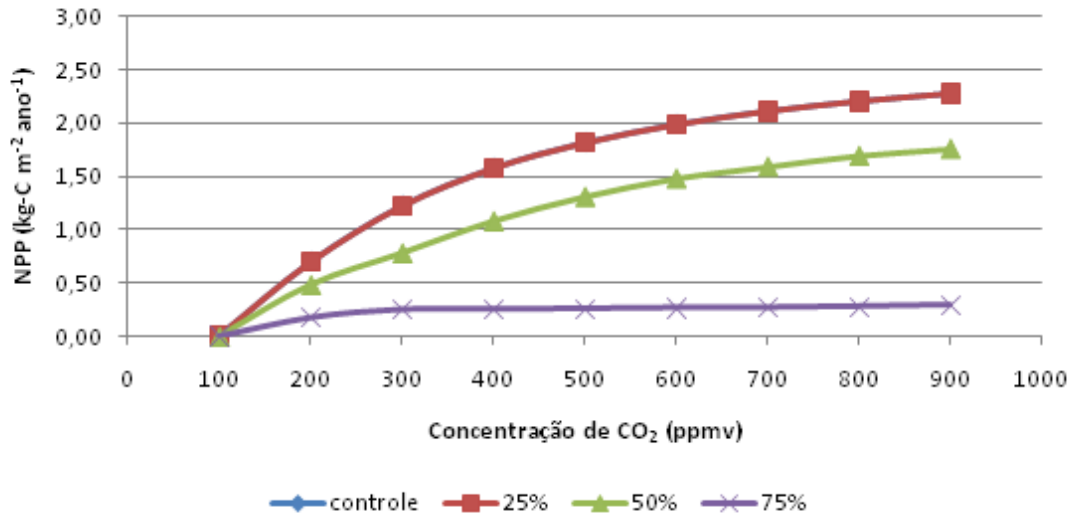


Figura 4.4 - Relação média entre a concentração de CO₂ atmosférico e a NPP, em função dos níveis de redução da fração de N foliar para os 10 sítios estudados.

4.3.3. Efeito da idade da floresta no acúmulo do N foliar

Ao se comparar o acúmulo de N foliar ao longo do período de recrescimento da floresta simulado pelo modelo com o observado em campo, apresentado em Davidson et al. (2007), pode-se observar um comportamento similar em ambos os casos, onde há aumento em escala logarítmica de tempo, no estoque de N foliar (Figura 4.5). Nos resultados gerados pelo modelo, a floresta com 3 anos de idade apresenta valores de N_{fl} em torno de 19 g-N kg⁻¹, porém, com 6 anos o valor desse estoque de N já corresponde a valores próximos àqueles observados para floresta madura, em torno de 25 g-N kg⁻¹. O mesmo comportamento foi apresentado por Davidson et al. (2007) para recuperação da ciclagem do N na florestas da Amazônia com recrescimento em áreas agrícolas abandonadas, onde foi mostrado que existe um aumento da concentração de N foliar com a idade da floresta, servindo como indicador da maior disponibilidade do N com o crescimento da floresta secundária.

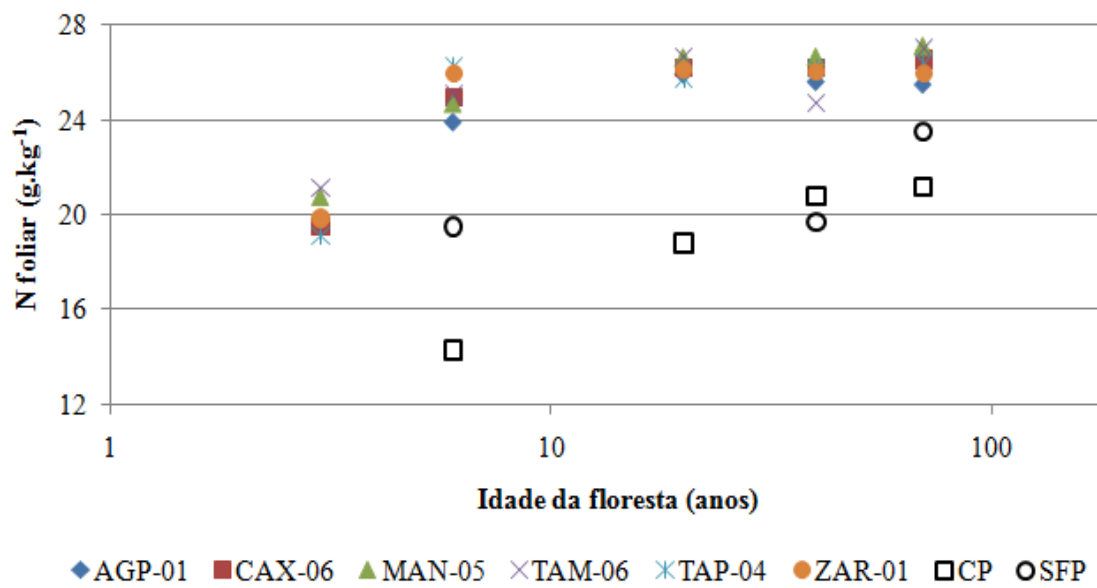


Figura 4.5 - Efeito da idade da floresta no acúmulo de N foliar. Símbolos coloridos correspondem a valores simulados e em preto, a valores observados, extraídos de Davidson et al. (2007).

5.CONCLUSÕES

Com a implementação da nova subrotina ao modelo IBIS foi possível quantificar os estoques de N na planta, bem como a interação entre a quantidade de N foliar e a capacidade fotossintética do ecossistema. Essa nova versão do modelo conseguiu representar adequadamente o comportamento da NPP, biomassa, N foliar e N no solo. Os valores simulados para a variável LAI foram altos em relação ao observado, mostrando que ainda cabe uma melhor investigação de ajuste no modelo.

Ao induzirmos a vegetação a um estresse de N, pela redução da fração de N foliar, o modelo respondeu com uma diminuição na NPP, indicando ser capaz de responder a relação entre a deficiência deste nutriente e a capacidade da planta em seqüestrar C da atmosfera.

Com o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera, associado a um decréscimo do N foliar, houve uma diminuição no valor da NPP em comparação a uma situação onde a planta pudesse crescer sem limitação de N, tornando evidente que a limitação do efeito fertilizante do aumento do CO₂ devido a deficiência nutricional da planta pode ser reproduzida pelo modelo.

Além disso, o modelo mostrou-se coerente com as informações disponíveis na literatura em relação ao comportamento do restabelecimento da ciclagem do N em um cenário de floresta secundária em estado de recrescimento.

5.1. Pesquisas futuras

Pela complexidade apresentada em se incluir a ciclagem de nitrogênio no modelo, assim como pela dificuldade em encontrar dados para calibração e validação do mesmo, chegamos ao fim desta etapa deixando em aberto novas questões que ainda deverão ser pesquisadas:

- 1) Para se obter melhores resultados, será necessária uma parametrização mais detalhada do ciclo do N. Para isso deverá ser feita uma revisão de literatura minuciosa a fim de se obter valores que poderão ser testados no modelo;
- 2) Avaliar a resposta da floresta Amazônica sobre diferentes condições de estresse de N, que poderão ser acrescentados ao modelo alterando-se os valores de N disponível do solo, ou pela remoção da floresta devido a diferentes cenários de desmatamento. Pode-se, também, adicionar um distúrbio referente ao fogo, que irá influenciar na diminuição de N tanto na vegetação como na liteira;
- 3) Testar as equações implementadas numa simulação regional, a fim de se reproduzir o padrão de N em toda a região da floresta. Isso ampliaria numa gama de estudos em relação a disponibilidade de nutrientes no solo amazônico e sua interação com possíveis distúrbios, como desmatamento e incêndios;

- 4) Incluir a diferenciação entre as idades das folhas dentro do dossel, o que tornaria a distribuição de N na planta mais realística, uma vez que folhas jovens possuem uma maior quantidade de N em seus tecidos comparadas a folhas antigas;
- 5) Tornar o modelo mais dinâmico, ou seja, além da limitação por falta de nutriente, deverá ser implementada a influência do conteúdo de N no crescimento da planta em condições normais, onde o crescimento da planta responda também a uma fertilização nitrogenada e a diferentes padrões de fertilidade do solo ao longo da área estudada, e
- 6) Acoplar o modelo IBIS com N ao modelo atmosférico CCM3, com o objetivo de se prever possíveis interações entre as mudanças climáticas e a ciclagem de N na floresta amazônica. Assim, poderão ser testados cenários futuros de aquecimento global, e a influência entre diferentes padrões de temperatura da superfície do mar em conjunto com a disponibilidade de N para a planta.

6.REFERÊNCIAS

ABER, J.; MCDOWELL, W.; NADELHOFFER, K.; ALISON, M.; BERNTSON, G.; KAMAKEA, M.; MCNULTY, S.; CURRIE, W.; RUSTAD, L.; FERNANDEZ, I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. **BioScience**, v.48, p.921-934, 1998.

ARAGÃO, L.E.O.C.; MALHI, Y.; METCALFE, D.B.; SILVA-ESPEJO, J.E.; JIMENEZ, E.; NAVARRETE, D.; ALMEIDA, S.; COSTA, A.C.L.; SALINAS, N.; PHILLIPS, O.L.; ANDERSON, L.O.; ALVAREZ, E.; BAKER, T.R.; GONCALVEZ, P.H.; HUAMAN-OVALLE, J.; MAMANI-SOLORZANO, M.; P. MEIR, P.; MONTEAGUDO, A.; PATINO, S.; PENUELA, M.C.; PRIETO, A.; QUESADA, C.A.; ROZAS-D'AVILA, A.; RUDAS, A.; SILVA JR., J.A.; VASQUEZ, R. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. **Biogeosciences**, v.6, p.2759-2778, 2009.

BARBOSA, R.I.; FEARNSIDE, P.M. Incêndios na Amazônia brasileira: estimativa da emissão de gases do efeito estufa pela queima de diferentes ecossistemas de Roraima na passagem do evento “El Niño” (1997/98). **Acta Amazônica**, v.29, p.513-534, 1999.

BARSUGLI, J.J.; SHIN, S.; SARDESHMUKH, P.D. Sensitivity of global warming to the pattern of tropical ocean warming. **Climate Dynamics**, v.27, p.483-492, 2006.

BATTLE-AGUILAR, J.; BROVELLI, A.; PORPORATO, A.; BARRY, D.A. Modelling soil carbon and nitrogen cycles during land use change, A review, **Agronomy for Sustainable Development**, v.31, p.251-274, 2011.

BETTS R.A.; COX, P.M.; HARRIS, C.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C.D. The role of ecosystem atmosphere interactions in simulated Amazon forest dieback under global climate warming. **Theoretical and Applied Climatology**, v.78, p.157-175, 2004.

BETTS, R.; SANDERSON, M.; WOODWARD, S. Effects of large-scale Amazon forest degradation on climate and air quality through fluxes of carbon dioxide, water, energy, mineral dust and isoprene. **Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences**. 363. 2008.

BETTS, R.A.; COX, P.M.; LEE, S.E.; WOODWARD, F.I. Contrasting physiological and structural vegetation feedbacks in climate change simulations. **Nature**, v.387, p.796-799, 1997.

BONAN, G.B. **Ecological Climatology: Concepts and Applications**, 678pp., Cambridge University Press, Cambridge. 2002.

BONAN, G.B. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks and the Climate Benefits of Forests. **Science**, v.320, p.1444, 2008.

BONAN, G.B.; LEVIS, S. Quantifying carbon-nitrogen feedbacks in the Community Land Model (CLM4), **Geophysical Research Letters**, v.37, p.2261-2282, 2010.

BOSSEL, H. TREEDYN3 forest simulation model. **Ecological Modelling**, v.90, p.187-227, 1996.

Bruijnzeel L.A. Nutrient input–output budgets of tropical forest ecosystems: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v.7, p.1-24, 1991.

CHEN, J.M.; CHEN, W.; LUJ, J.; CIHLAR, J. Annual carbon balance of Canada's forests during 1895–1996. **Global Biogeochemical Cycles**, v.14, p.839-849, 2000a.

CHEN, W.; CHEN, J.M.; CIHLAR, J. An integrated terrestrial ecosystem carbon-budget model based on changes in disturbance, climate, and atmospheric chemistry. **Ecological Modelling**, v.135, p.55-79, 2000b.

CLEIN, J.S.; KWIATKOOWSKI, B.L.; MCGUIRE, A.D.; HOBBIIE, J.E.; RASTETTER, E.B.; MELILLO, J.M.; KICKLIGHTER, D.W. Modelling carbon responses of tundra ecosystems to historical and projected climate: a comparison of a plot- and global-scale ecosystem model to identify process-based uncertainties. **Global Change Biology**, v.6, p.127-140, 2000.

CLEVEND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; SCHIMEL, D.S.; FISHER, H.; HOWARTH, R.W.; HEDIN, L.O.; PERAKINS, S.S.; LATTY, E.F.; VON FISHER, J.C.; ELSEROD, A.; WASSON, M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. **Global Biogeochemical Cycles**, v.13, p.623-645, 1999.

COSTA, M.H.; FOLEY, J.A. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentration on the climate of Amazonia. **Journal of Climate**, v.13, p.18-34, 2000.

COSTA, M.H.; YANAGI, S.N.M. Effects of Amazon deforestation on the regional climate – Historical perspective, current and future research. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.21, p.200-211, 2006.

COSTA, M.H.; YANAGI, S.N.M.; SOUZA, P.J.O.P.; RIBEIRO, A.; ROCHA, E.J.P. Climate change in Amazonia caused by soybean cropland expansion, as compared to caused pastureland expansion. **Geophysical Research Letters**, v. 34, p.L07706, 2007.

COX, P.M.; BETTS, R.A.; JONES, C.D.; SPALL, S.A.; TOTTERDELL, I.J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. **Nature**, v.408, p.184-187, 2000.

CURTIS, P.S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. **Plant, Cell and Environment**, v.19, p.127-137, 1996.

DAVIDSON, E.A.; DE ARAUJO, A.C.; ARTAXO, P.; BALCH, J.K.; BROWN, I. F.; C. BUSTAMANTE, M.M.; COE, M.T.; DEFRIES, R.S.; KELLER, M.; LONGO, M.; MUNGER, J.W.; SCHROEDER, W.; SOARES-FILHO, B.S.; SOUZA, C.M.; WOFSEY, S.C. The Amazon basin in transition. **Nature**, v.481, p.321-328, 2012.

DAVIDSON, E.A.; CARVALHO, C.J.R.; FIGUEIRA, A.M.; ISHIDA, F.Y.; OMETTO, J.P.H.B.; NARDOTO, G.B.; SABÁ, R.T.; HAYASHI, S.N.; LEAL, E. C.; VIEIRA, I.C.G.; MARTINELLI, L.A. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. **Nature**, v.447, p.995-999, 2007.

DAVIDSON, E.A.; CARVALHO, C.J.R.; VIEIRA, I.C.G.; FIGUEIREDO, R.O.; MOUTINHO, P.; ISHIDA, F.Y.; SANTOS, M.T.; GUERRERO, J.B.; KALIF, K.; SABA, R.T. Nutrient limitation of biomass growth in a tropical secondary forest: early results of a nitrogen and phosphorus amendment experiment. **Journal of Applied Ecology**, v.14, p.150-163, 2004.

DELIRE, C.; FOLEY, J. Evaluating the performance of a land surface/ecosystem model with biophysical measurements from contrasting environments. **Journal of Geophysical Research**, v.104, p.16895-16909, 1999.

DICKINSON, R.; HENDERSON-SELLERS, P.; KENNEDY, J.; WILSON, M. Biosphere –Atmosphere Transphere Scheme (BATS) for the NCAR-CCM. **Boulder: National Center for Atmospheric Research**, NCAR/TN-275-STR. 72p, 1986.

DICKINSON, R.E.; BERRY, J.A.; BONAN, G.B.; COLLATZ, G.J.; FIELD, C.B.; FUNG, I.Y.; GOULDEN, M.; HOFFMANN, W.A.; JACKSON, R.B.; MYNENI, R.; SELLERS, P.J.; SHAIKH, M. Nitrogen controls on climate model evapotranspiration. **Journal of Climate**, v.15, p.278-295, 2002.

DICKINSON, R.E.; HENDERSON-SELLERS, A. Modeling tropical deforestation: a study of GCM land-surface parameterizations. **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society**, v.114, p.439-462, 1988.

DONNER, S.D.; KUCHARIK, C.J. Evaluating the impacts of land management and climate variability on crop production and nitrate export across the Upper Mississippi Basin. **Global Biogeochemical Cycles**, v.17, p.1085-1098, 2003.

DUFRESNE, J.L.; FAIRHEAD, L.; LE TREUT, H.; BERTHELOT, M.; BOPP, L.; CIAIS, P.; FRIEDLINGSTEIN, P.; MONFRAY, P. On the magnitude of positive feedback between future climate change and the carbon cycle. **Geophysical Research Letters**, v.29, p.1405-1408, 2002.

ELSER, J.J.; BRACKEN, M.E.S.; CLELAND, E.E.; GRUNER, D.S.; HARPOLE, W.S.; HILLEBRAND, H.; NGAI, J.T.; SEABLOOM, E.W.; SHURIN, J.B.; SMITH, J.E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. **Ecology Letters**, v.10, p.1135-1142, 2007.

ELTAHIR, E.A.B. Role of vegetation in sustaining large-scale atmospheric circulations in the tropics. **Journal of Geophysical Research**, v.101, p.4255-4268, 1996.

ELTAHIR, E.A.B.; BRAS, R.L. Precipitation recycling in the Amazon basin. **Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society**, n.120, p.861-80, 1994.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v.149, p.78-90, 1980.

FEARNSIDE, P.M. Desmatamento na Amazônia: dinâmica, impactos e controle. **Acta Amazônica**, v.36, n.3, p.395-400, 2006.

FELDPAUSCH, T.R.; RIHA, S.J.; FERNANDES, E.C.M.; WANDELLI, E.V. Development of Forest Structure and Leaf Area in Secondary Forests Regenerating on Abandoned Pastures in Central Amazônia. **Earth Interactions**, v.9, p.1-22, 2005.

FERREIRA, S.J.F.; LUIZÃO, F.J.; MIRANDA, S.A.F.; SILVA, M.S.R.; VITAL, A. N.T. Nutrientes na solução do solo em floresta de terra firme na Amazônia Central submetida à extração seletiva de madeira. **Acta Amazônica**, v.36, p.59-68, 2006.

FIELD, C.B.; JACKSON, R.B.; MOONEY, H.A. Stomatal responses to increased CO₂: Implications from the plant to the global scale. **Plant, Cell and Environment**, v.18, p.1214-1225, 1995.

FOLEY, J.A.; ASNER, G.P.; COSTA, M.H.; COE, M.T.; DEFRIES, R.; GIBBS, H.K.; HOWARD, E.A.; OLSON, S.; PATZ, J.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. Amazonia revealed: forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v.5, p.25-32, 2007.

FOLEY, J.A.; COSTA, M.H.; DELIRE, C.; RAMANKUTTY, N.; SNYDER, P. Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect Earth's climate. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v.1, p.38-44, 2003.

FOLEY, J.A.; PRENTICE, I.C.; RAMANKUTTY, N.; LEVIS, S.; POLLARD, D.; SITCH, S.; HAXELTINE, A. An integrated biosphere model of land surface processes. terrestrial carbon balance and vegetation dynamics. **Global Biogeochemical Cycles**, v.10, p.603-628, 1996.

FRIEDLINGSTEIN, P.; COX, P.; BETTS, R.; BOPP, L.; VON BLOH, W.V.; CADULE, P.; DONEY, S.; EBY, M.; FUNG, I.; BALA, G.; JOHN, J.; JONES, C.; JOOS, F.; KATO, T.; KAWAMIYA, M.; KNORR, W.; LINDSAY, K.; MATTHEWS, H.D.; RADDATZ, T.; RAYNER, P.; REICK, C.; ROECKNER, E.; SCHNITZLER, K.G.; SCHNUR, R.; STRASSMANN, K.; WEAVER, A.J.; YOSHIKAWA, C.; ZENG, N. Climate-carbon cycle feedback analysis: results from the C4MIP model intercomparison. **Journal of Climate**, v.19, p.3337-3353, 2006.

FRIEND, A.D.; STEVENS, A.K.; KNOX, R.G.; CANNELL, M.G.R. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0). **Ecological Modelling**, v.95, p.249-287, 1997.

GARSTANG, M.; MASSIE, JR., H.L.; HALVERSON, J.; GRECO, S.; SCALA, J. Amazon coastal squall lines, part I: Structure and kinematics. **Monthly Weather Review**, v.112, p.608-622, 1994.

GASH, J.H.C.; NOBRE, C.A. Climatic effects of Amazonian deforestation: Some results from ABRACOS, **Bulletin American Meteorological Society**, v.78, p.823-830, 1997.

GERBER, S.; HEDIN, L.O.; OPPENHEIMER, M.; PACALA, S.W.; SHEVLIAKOVA, E. Nitrogen cycling and feedbacks in a global dynamic land model, **Global Biogeochemical Cycles**, v.24, p.121-149, 2010.

GOOD, P.; LOWE, J.; COLLINS, M.; MOUFOUMA-OKIA, W. An objective tropical Atlantic sea surface temperature gradient index for studies of South Amazon dry-season climate variability and change. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.363, p.1761-1766, 2008.

GRAAFF, M.A., VAN GROENIGEN, K.J., SIX, J., HUNGATE, B., VAN KESSEL, C. Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated CO₂: a meta-analysis. **Global Change Biology**, v.12, p.2077-2091, 2006.

HAHMANN, A.N.; DICKINSON, R.E. RCM2-BATS model over tropical South America: applications to tropical deforestation. **Journal of Climate**, v.10, p.1944-1964, 1997.

HALL, S.J.; MATSON, P.A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests. **Nature**, v.400, p.152-55, 1999.

HARRIS, P.P.; HUNTINGFORD, C.; COX, M.P. Amazon Basin climate under global warming: the role of the sea surface temperature. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 363B. 2008.

HAXELTINE, A.; PRENTICE, I.C. BIOME3: an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability and competition among plant functional types. **Global Biogeochemical Cycles**, v.10, p.693-709, 1996.

HEDIN, L.O.; BROOKSHIRE, E.N.J.; MENGE, D.N.L.; BARRON, A.R. The nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.40, p.613-635, 2009.

HEDIN, L.O.; VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. Nutrient losses over four million years of tropical forest development. **Ecology**, v.84, p.2231-55, 2003.

HENDERSON-SELLERS, A.; DICKINSON, R.E.; DURBIDGE, T.B.; KENNEDY, P. J.; MCGUFFIE, K.; PITMAN, A.J. Tropical deforestation modeling local to regional scale climate change. **Journal of Geophysical Research**, v.98, p.7289-7315, 1993.

HOUGHTON, R.A.; LAWRENCE, K.T.; HACKLER, J.L.; BROWN, S. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. **Global Change Biology**, v.7, p.731-746, 2001.

HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; HEDIN, L.O. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.103, p.8745-50, 2006.

HUANG, S.; ARAIN, M.A.; ARORA, V.K.; YUAN, F.; BRODEUR, J.; PEICHL, M. Analysis of nitrogen controls on carbon and water exchanges in a conifer forest using the CLASS-CTEMN+ model. **Ecological Modelling**, v.222, p.3743-3760, 2011.

HUNGATE, B.A.; DUKES, J.S.; SHAW, M.R.; LUO, Y.; FIELD, C.B. Atmospheric science: nitrogen and climate change. **Science**, v.302, p.1512-1513, 2003.

IPCC. 2007. Climate Change 2007: Synthesis Report. Summary for Policymakers. Cambridge University Press. Cambridge. UK. 1-22.

IRION, G. Soil infertility in the Amazonian rain forest. **Naturwissenschaften**, v.65, p.515-519, 1978.

JAIN, A.; YANG, X.J.; KHESHGI, H.; MCGUIRE, A.D.; POST, W.; KICKLIGHTER, D.: Nitrogen attenuation of terrestrial carbon cycle response to global environmental factors. **Global Biogeochemical Cycles**, v.23, p.121-149, 2009.

JENNY, H. Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. **Soil Science**, v.69, p.63-69, 1950.

KELLER, M.; ALENCAR, A.; ASNER, G.P.; BRASWELL, B.; BUSTAMANTE, M.; DAVIDSON, E.; FELDPAUSCH, T.; FERNANDES, E.; GOULDEN, M.; KABAT, P.; KRUIJT, B.; LUIZAO, F.; MILLER, S.; MARKEWITZ, D.; NOBRE, A.D.; NOBRE, C.A.; FILHO, N.P.; ROCHA, H.; DIAS, P.S.; RANDOW, C.V.; VOURLITIS, G.L. Ecological research in the large-scale biosphere – atmosphere experiment in amazonia: early results. **Ecological Applications**, v.14, n.4, pp.S3-S16, 2004.

KELLER, M.; PALACE, M.; HURTT, G. Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil. Estimation of sampling and allometric uncertainties. **Forest Ecology Management**, v.154, p.371-382, 2001.

KELLER, M.; VELDKAMP, E.; WEITZ, A.M.; REINERS, W.A. Effect of pasture age on soil trace-gas emissions from a deforested area of Costa Rica. **Nature**, v.365, p.244-246, 1993.

KIRSCHBAUM, M.U.F. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. **Ecological Modelling**, v.118, p.17-59, 1999.

KORNER, C. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. **New Phytologist**, v.172, p.393-411, 2006.

KUCHARIK, C.J. Evaluation of a Process-Based Agro-Ecosystem Model (Agro-IBIS) across the U.S. Corn Belt: Simulations of the Interannual Variability in Maize Yield. **Earth Interactions**, v.7, p.1-33, 2003.

KUCHARIK, C.J. Evaluation of a process-based agro-ecosystem model (Agro-IBIS) across the U.S. cornbelt: simulations of the inter-annual variability in maize yield. **Earth Interactions Journal**, v.7, p.1-33, 2003.

KUCHARIK, C.J.; BRYE, K.R. Integrated biosphere simulator (IBIS) yield and nitrate loss predictions for Wisconsin maize receiving varied amounts of Nitrogen fertilizer. **Journal of Environmental Quality**, v.32, p.247-268, 2003.

KUCHARIK, C.J.; FOLEY, J.A.; DELIRE, C.; FISHER, V.A.; COE, M.T.; LENTERS, J.D.; YOUNG-MOLLING, C.; RAMANKUTTY, N. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon, balance and vegetation structure. **Global Biogeochemical Cycles**, v.14, p.795-825, 2000.

LANDSBERG, J.J.; WARING, R.H. A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. **Ecological Modelling**, v.95, p.209-228, 1997.

LAURANCE, W.F.; WILLIAMSON, B. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. **Conservation Biology**, v.15, p.1529-1535, 2001.

LAWRENCE, D.M.; OLESON, K.W.; FLANNER, M.G.; THORNTON, P.E.; SWENSON, S.C. LAWRENCE, P.J.; ZENG, X.; YANG, Z-L.; LEVIS, S.; SAKAGUCHI, K.; BONAN, G.B.; SLATER, A.G. Parameterization Improvements and Functional and Structural Advances in Version 4 of the Community Land Model. **Journal of Advances in Modeling Earth Systems – Discussion**, p.1-29, 2010.

LEAKEY, A.D.B.; BISHOP, K.A.; AINSWORTH, E.A. A multi-biome gap in understanding of crop and ecosystem responses to elevated CO₂. **Plant Biology**, v. 15, p.1-9, 2012.

LEAN, J.; BUNTON, C.B.; NOBRE, C.A.; ROWNTREE, P.R. The simulated impact of Amazonian deforestation on climate using measured ABRACOS vegetation characteristics. In: GASH, J.H.C.; NOBRE, C.A.; ROBERTS, J.M.; VICTORIA, R.L. (eds.). **Amazonian Deforestation and Climate**. pp.549-576, 1996.

LEAN, J.; WARRILOW, D.A. Simulation of the regional climatic impact of Amazon deforestation. **Nature**, v.342, p.411-413, 1989.

LEBAUER, D.S.; TRESEDER, K.K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. **Ecology**, v.89, p.371-79, 2008.

LIU, J.; CHEN, J.M.; CIHLAR, J.; CHEN, W. Net primary productivity mapped for Canada at 1 km resolution. **Global Ecology Biogeography**, v.11, p.115-129, 2002.

LIU, J.; PRICE, D.T.; CHEN, J.M. Nitrogen controls on ecosystem carbon sequestration: a model implementation and application to Saskatchewan, Canada, **Ecological Modelling**, v.186, p.178-195, 2005.

LOUSTAU, D.; HUNGATE, B.; DRAKE, B.G. Water, Nitrogen, Rising Atmospheric CO₂ and terrestrial productivity. In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A (Eds). **Terrestrial Global Productivity**, p.123-167, 2001.

LUO, Y.; HUI, D.; ZHANG, D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. **Ecology**, v.87, p.53-63, 2006.

LUO, Y.; SU, B.; CURRIE, W.S. et al. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. **Bioscience**, v.54, p.731-739, 2004.

LUYSSAERT, S.; INGLIMA, I.; JUNG, M.; RICHARDSON, A.D.; REICHSTEIN, M.; PAPALE, D.; PIAO, S.L.; SCHULZE, E.D.; WINGATE, L.; MATTEUCCI, G.; ARAGAO, L.; AUBINET, M.; BEER, C.; BERNHOFER, C.; BLACK, K.G.; BONAL, D.; BONNEFOND, J.M.; CHAMBERS, J.; CIAIS, P.; COOK, B.; DAVIS, K.J.; DOLMAN, A.J.; GIELEN, B.; GOULDEN, M.; GRACE, J.; GRANIER, A.; GRELLE, A.; GRIFFIS, T.; GRÜNWARD, T.; GUIDOLOTI, G.; HANSON, P.J.; HARDING, R.; HOLLINGER, D.Y.; HUTYRA, L.R.; KOLARI, P.; KRUIJT, B.; KUTSCH, W.; LAGERGREN, F.; LAURILA, T.; LAW, B.E.; LE MAIRE, G.; LINDROTH, A.; LOUSTAU, D.; MALHI, Y.; MATEUS, J.; MIGLIAVACCA, M.; MISSON, L.; MONTAGNANI, L.; MONCRIEFF, J.; MOORS, E.; MUNGER, J.W.; NIKINMAA, E.; OLLINGER, S.V.; PITA, G.; REBMANN, C.; ROUPSARD, O.; SAIGUSA, N.; SANZ, M.J.; SEUFERT, G.; SIERRA, C.; SMITH, M.L.; TANG, J.; VALENTINI, R.; VESALA, T.; JANSSENS, I.A. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database, **Global Change Biology**, 13, 2509-2537, 2007.

MALHI, Y.; BAKER, T.; PHILLIPS, O.L.; ALMEIDA, S.; ALVARES, E.; ARROYO, L.; CHAVE, J.; CZIMCZIK, C.; DI FIORE, A.; HIGUCHI, N.; KILLEEN, T.; LAURANCE, S.G.; LAURANCE, W.F.; LEWIS, S.; MON-TOYA, L.M.M.; MONTEAGUDO, A.; NEILL, D.; NUNES VARGAS, P.; PANFIL, S.N.; PATINO,

S.; PITMAN, N.; QUESADA, C.A.; SALOMAO, R.; SILVA, N.; LEZAMA, A.T.; VASQUEZ MARTINEZ, R.; TERBORGH, J.; VINCETI, B.; LLOYD, J. The above-ground coarse wood productivity of 104 neotropical forest plot. **Global Change Biology**, v.10, p.1-29, 2004.

MALHI, Y.; GRACE, J. Tropical forest and atmospheric carbon dioxide. **Trends Ecology e Evolution**, v.15, p.332-337, 2000.

MALHI, Y.; ROBERTS, J.T.; BETTS, R.A.; KILEEN, T.J.; LI, W.; NOBRE, C.A. Climate Change. Deforestation and the Fate of the Amazon. **Science**, v.319, p.169-172, 2008.

MALHI, Y. et al. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. **Global Change Biology**, v.12, p.1107-1138, 2006.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, v.46, p.45-65, 1999.

MATSON, P.A.; DOWELL, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. **Biogeochemistry**, v.46, p.67-83, 1999.

MCGRATH, D.A.; SMITH, C.K.; GHOLZ, H.L.; OLIVEIRA, F.A. Effects of land-use change on soil nutrient dynamics in Amazonia. **Ecosystems**, v.4, p.625-645, 2001.

MELILLO, J.M.; STEUDLER, P.A.; ABER, J.D.; NEWKIRK, K.; LUX, H.; BOWLES, F.P.; CATRICALA, C.; MAGILL, A.; AHRENS, T.; MORRISSEAU, S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. **Science**, v.298, p.2173-2176, 2002.

MILLER, H.G. Carbon x nutrient interactions: The limitations to productivity, **Tree Physiology**, v.2, p.373-385, 1986.

NADELHOFFER, K.J.; EMMETT, B.A.; GUNDERSEN, P.; KJØNAAS, O.J.; KOOPMANS, C.J.; SCHLEPPI, P.; TIETEMA, A.; WRIGHT, R.F. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. **Nature**, v.398, p.145-148, 1999.

NEPSTAD, D.C.; LEFEBRE, P.; SILVA, U.L.; TOMASELLA, J.; SCHLESINGER, P.; SOLÓRZANO, L.; MOUTINHO, P.; RAY, D.; BENITO, J.G. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: a basin-wide analysis. **Global Change Biology**, v.10, p.704-717, 2004.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, G.; BARROS, A.C.; ALENCAR, A.; CAPOBIANCO, J.; BISHOP, J.; MOUTINHO, P.; LEFEBVRE, P.; SILVA, U. Road Paving, Fire Regime Feedbacks, and the Future of Amazon Forests. **Forest Ecology and Management**, v.5524, p.1-13, 2001.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFEBVRE P.A.; NEGREIROS, G.H.; SILVA, E.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S. E.; VIEIRA, S. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, v.372, p.666-669, 1994.

NEPSTAD, D.C.; STICKLER, M.C.; SOARES-FILHO, B.; MERRY, F. Interactions Among land use, forests and climate: prospects for a near-term forest tipping point. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.363, p.1737-1746, 2008.

NEPSTAD, D.C.; VERÍSSIMO, A.; ALENCAR, A.; NOBRE, C.; LIMA, E.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P.; POTTER, C.; MOUTINHO, P.; MENDOZA, P.; COCHRANE, M.; BROOKS, V. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. **Nature**, v.398, p.505-508, 1999.

NEW, M.; HULME, M.; JONES, P.D. Representing twentieth century space–time climate variability. Part 2. Development of 96 monthly grids of terrestrial surface climate 1901–96. **Journal of Climate**, v.13, p.2217-2238, 1999.

NOBRE, C.A.; SELLERS, P.J.; SHUKLA, J. Amazonian deforestation and regional climate change. **Journal of Climate**, v.4, p.957-988, 1991.

NORBAY, R.J.; WARREN, J.M.; IVERSEN, C.M.; MEDLYN, B.E.; MCMURTRIE, R. E.: CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability, **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.107, p.19368-19373, 2010.

ODUM, E.P. *Ecologia*. Editora Guanabara Koogan S.A. 434p. 1983.

PAN, Y.; HOM, J.; JENKINS, J.; BIRDESEY, R. Importance of foliar nitrogen concentration to predict forest productivity in the mid-atlantic region. **Forest Science**, v.50, p.279-289, 2004.

PARTON, W.J.; SCHIMEL, D.S.; COLE, C.V.; OJIMA, D.S. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. **Soil Science Society of America Journal**, v.51, p.1173-1179, 1987.

PICCOLO, M.C.; ANDREUX, F.; CERRI, C.C. Hydrochemistry of soil solution collected with tension-free lysimeters in native and cut-and-burned tropical rain forest in Central Amazonia. **Geochimica Brasiliensis**, v.8, p.51-63, 1994.

POLLEY, H.W.; JOHNSON, H.B.; MARINO, B.D.; MAYEUX, H.S. Increase in C3 plant water-use efficiency and biomass over glacial to present CO₂ concentrations. **Nature**, v.361, p.61-64, 1993.

POORTER, H.; PEREZ-SOBA, M. The growth response of plants to elevated CO₂ under non-optimal environmental conditions. **Oecologia**, v.129, p.1-20, 2001.

RAMANKUTTY, N.; GIBBS, H.K.; ACHARD, F.; DEFRIES, R.; FOLEY, J.A.; HOUGHTON, R.A. Challenges to estimating carbon emissions from tropical deforestation. **Global Change Biology**, v.13, p.51-66, 2007.

REICH, P. B.; OLEKSYN, J.; WRIGHT, I. J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Oecologia**, v.160, p.207–212, 2009.

REICH, P.B.; HOBBIE, S.E.; LEE, T.; ELLSWORTH, D.S.; WEST, J.B.; TILMAN, D.; KNOPS, J.M.H.; NAEEM, S.; TROST, J. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. **Nature**, v.440, p.922-925, 2006.

REICH, P.B.; TJOELKER, M.G.; PREGNITZER, K.S.; WRIGHT, I.J.; OLEKSYN, J.; MACHADO, J.L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher plants. **Ecology Letters**, v.11, p.793-801, 2008.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf-area influences mass-based and area-based expressions. **Oecologia**, v.97, n.1, p.73-81, 1994.

RUNNING, S.W.; COUGHLAN, J.C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance canopy gas exchange and primary production processes. **Ecological Modelling**, v.42, p.125-154, 1988.

RUNNING, S.W.; GOWER, S.T. FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. **Tree Physiology**, v.9, p.147-160, 1991.

SALATI, E.; VOSE, R. Amazon basin: A system in equilibrium. **Science**, v.225, p.129-138, 1984.

SAMPAIO, F.A.R.; FONTES, L.E.F.; COSTA, L.M.; JUCKSCH. I. Balanço de nutrientes e da fitomassa em um argissolo amarelo sob floresta tropical amazônica após a queima e cultivo com arroz. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.27, n.6, p. 1161-1170, 2003.

SCHIMEL, D.S.; BRASWELL, B.H.; MCKEOWN, R.; OJIMA, D.S.; PARTON, W.J.; PULLIAM, W. Climate and nitrogen controls on the geography and timescales of terrestrial biogeochemical cycling. **Global Biogeochemical Cycles**, v.10, n.4, p.677-692, 1996.

SCHULZE, E.D.; CIAIS, P.; LUYSSAERT, S.; SCHRUMPF, M.; JANSSENS, I.A.; THIRUCHITTAMPALAM, B.; THELOKE, J.; SAURAT, M.; BRINGEZU, S.; LELIEVELD, J.; LOHILA, A.; REBMANN, C.; JUNG, M.; BASTVIKEN, D.; ABRIL, G.; GRASSI, G.; LEIP, A.; FREIBAUER, A.; KUTSCH, W.; DON, A.; NIESCHULZE, J.; BÖRNER, A.; GASH, J.H.; DOLMAN, A.J. The European carbon balance. Part 4: integration of carbon and other trace-gas fluxes. **Global Change Biology**, v.16, p.2399, 2010.

SEEMANN, J.R.; SHARKEY, T.D.; WANG, J.L.; OSMOND, C.B. Environmental-effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. **Plant Physiology**, v.84, n.3, p.796-802, 1987.

SELLERS, P.J.; DICKINSON, R.E.; RANDALL, D.A.; BETTS, A.K.; HALL, F.G.; BERRY, J.A.; COLLATZ, G.J.; DENNING, A.; MOONEY, S.H.A.; NOBRE, C.A.; SATO, N.; FIELD, C.B.; HENDERSON-SELLERS, A. Modeling the Exchanges of Energy, Water, and Carbon Between Continents and the Atmosphere. **Science**, v.275, p.502-509, 1997.

SELLERS, P.J.; SUD, Y.C.; DALCHER, A. A Simple Biosphere Model (SiB) for Use within General Circulation Models. **Journal of the Atmospheric Sciences**, v.43, p.505-531, 1986.

SELLERS, P.J.; BOUNOUA, L.; COLLATZ, G.J.; RANDALL, D.A.; DAZLICH, D. A.; LOS, S.O.; BERRY, J.A.; FUNG, I.; TUCKER, C.J.; FIELD, C.B.; JENSEN, T.G. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate. **Science**, v.271, n.5254, p.1402-1406, 1996.

SENNA, M.C.A. **Capacidade de regeneração da floresta tropical amazônica sob deficiência nutricional: resultados de um estudo numérico da interação biosfera-atmosfera**. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2008. Tese (doutorado). 139p.

SHUKLA, J.; NOBRE, C.A.; SELLERS, P.J. Amazon deforestation and climate change. **Science**, v.247, p.1322-1325, 1990.

SMITH, M.L.; MARTIN, M.E.; PLOUNDER, L.; OLLINGER, S.V. Analyses of hyperspectral data estimation of temperature forest canopy nitrogen concentration: comparison between an airborne (AVIRIS) and a spaceborne (hiperion) sensor. **IEEE Transaction on Geoscience and Remoting Sensing**, v.41, n.6, p.1-7, 2003.

SMITH, R.L.; SMITH, T.M. **Ecology and field biology**. Sexta edição, Benjamin Cummings. ISBN 0-321-04290-5. 850p. 2001.

SOARES-FILHO, B.S.; NEPSTAD, D.C.; CURRAN, L.M.; CERQUEIRA, G.C.; GARCIA, R.A.; RAMOS, C.A.; VOLL, E.; MCDONALD, A.; LEFEBVRE, P.; SCHLESINGER, P. Modelling conservation in the Amazon basin. **Nature**, v.440, p.520-523, 2006.

SOUZA FILHO, J.D.C.; RIBEIRO, A.; COSTA, M.H.; COHEN, J.C.P. Mecanismos de controle da variação sazonal da transpiração de uma floresta tropical no nordeste da Amazônia. **Acta Amazonica**, v.35, n.2, p.223-229, 2005.

STÖCKLI, R.; RUTISHAUSER, T.; DRAGONI, D.; O'KEEFE, J.; THORNTON, P.E.; JOLLY, M.; LU, L.; DENNING, A.S. Remote sensing data assimilation for a prognostic phenology model. **Journal of Geophysical Research**. v.113, p.G04021, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. 1998. **Plant physiology**. Sunderland: Sinauer Associates, 792p.

THORNTON, P.E.; ZIMMERMANN, N.E. An improved canopy integration scheme for a land surface model with prognostic canopy structure, 2007. **Journal of Climate**, v.20, p.3902-3923, 2007.

THORNTON, P.E.; LAMARQUE, J.F.; ROSENBLOOM, N.A.; MAHOWALD, N.M. Influence of carbon-nitrogen cycle coupling on land model response to CO₂ fertilization and climate variability, **Global Biogeochemical Cycles**, v.21: GB4018, 2007.

THORNTON, P.E.; DONEY, S.C.; LINDSAY, K.; MOORE, J.K.; MAHOWALD, N.; RANDERSON, J.T.; FUNG, I.; LAMARQUE, J.F.; FEDDEMA, J.J.; LEE, Y.H. Carbon-nitrogen interactions regulate climate-carbon cycle feedbacks: results from an atmosphere-ocean general circulation model. **Biogeosciences**, v.6, p.2099-2120, 2009.

TIAN, H.Q.; MELILLO, J.M.; KICKLIGHTER, D.W. "Effect of Interannual Climate Variability on Carbon Storage in Amazonian Ecosystems". **Nature**, v.396, p.664-667, 1998.

TIMMERMANN, A.; OBERHUBER, J.; BACHER, A.; ESCH, M.; LATIF, M.; ROECKNER, E. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. **Nature**, v.398, p.694-697, 1999.

VERCHOT, L.V.; DAVIDSON, E.A.; CATTANIO, H.; ACKERMAN, I.L.; ERICKSON, H.E.; KELLER, M. Land Use Change and Biogeochemical Controls of Nitrogen Oxide Emissions From Soils in Eastern Amazonia. **Global Biogeochemical Cycles**, v.13, n.1, p.31-46, 1999.

VERSEGHY, D.L.; MCFARLANE, N.A.; LAZARE, M. CLASS - a Canadian land surface scheme for GCMs. II. Vegetation model and coupled runs. **International Journal of Climatology**, v.13, p.347-370, 1993.

VITOUSEK, P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, v.65, p.285-98, 1984.

VITOUSEK, P.M.; HOWARTH, R.W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? **Biogeochemistry** v.13, p.87-115, 1991.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.17, p.137-167, 1986.

WANG, S.; GRANT, R.F.; VERSEGHY, D.L.; BLACK, T.A. Modelling plant carbon and nitrogen dynamics of a boreal aspen forest in CLASS - the Canadian land surface scheme. **Ecological Modelling**, v.142, p.135-154, 2001.

WANG, Y.P.; LAW, R.M.; PAK, B. A global model of carbon, nitrogen and phosphorus cycles for the terrestrial biosphere. **Biogeosciences**, v.7, p.2261-2282, 2009.

WANIA, R.; MEISSNER, K.J.; EBY, M.; ARORA, V.; ROSS, I.; WEAVER, A.J.; Carbon-nitrogen feedbacks in the UVic ESCM. **Geoscientific Model**, v.5, p.67-118, 2012.

WARNANT, P.; FRANCOIS, L.; STRIVAY, D.; GERARD, J.C. CARAIB: a global model of terrestrial biological productivity. **Global Biogeochemical Cycles**, v.8, p.255-270, 1994.

WERTH, D.; AVISSAR, R. The local and global effects of Amazon deforestation. **Journal of Geophysical Research**, v.107, p.8087, 2002.

ZAEHLE, S.; FRIEND, A.D.; FRIEDLINGSTEIN, P.; DENTENER, F.; PEYLIN, P.; SCHULZ, M.: Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 2. Role of the nitrogen cycle in the historical terrestrial carbon balance. **Global Biogeochemical Cycles**, v.24, GB1006, 2010.