

**Universidade de São Paulo  
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Abundância natural de  $^{15}\text{N}$  na Amazônia e Cerrado – implicações para a  
ciclagem de nitrogênio**

**Gabriela Bielefeld Nardoto**

**Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Ecologia de Agroecossistemas**

**Piracicaba  
2005**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**Gabriela Bielefeld Nardoto**  
**Bióloga**

**Abundância natural de  $^{15}\text{N}$  na Amazônia e Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio**

Orientador:

Prof. Dr. LUIZ ANTONIO MARTINELLI

**Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em  
Ecologia de Agroecossistemas**

**Piracicaba**  
**2005**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Nardoto, Gabriela Bielefeld

Abundância natural de  $^{15}\text{N}$  na Amazônia e Cerrado – implicações para ciclagem de nitrogênio / Gabriela Bielefeld Nardoto. - - Piracicaba, 2005.  
100 p. : il. + CD-ROM

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2005.  
Bibliografia.

1. Amazonas 2. Cerrado 3. Ecossistemas 4. Fósforo 5. Isótopos estáveis  
6. Nitrogênio I. Título

CDD 631.42

**“Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor”**

**Dedico este trabalho aos meus  
queridos pais, João e Elly,  
pelo apoio incondicional, sempre.**

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Luiz Antonio Martinelli pela orientação, confiança e grande apoio recebido. Sou muito grata por todos os ensinamentos e imprescindíveis incentivos ao longo desses anos. O meu muitíssimo obrigada;

Aos meus queridos irmãos, Jú, Fá e Cadão, e ao Max, Sá e Jorge por toda a ajuda no campo e o importante apoio na etapa inicial de execução deste trabalho;

Às amigas Daniela Mariano e Simone Vieira pela constante troca de experiências e pelas alegrias e dúvidas partilhadas nesses anos;

Ao Jean Pierre Ometto por tornar possível a coleta na remota São Gabriel da Cachoeira, pelas discussões científicas e principalmente, por estar sempre aberto a me ajudar;

À Rafaela Delfini que foi o meu “braço direito e esquerdo” nos trabalhos de campo e laboratório;

Aos “mateiros” Gilson, Mamá, Maguila, Eleiuton e Sr. Raimundo (Santarém), Everaldo, Pedro, Bico, Chicó e Vanderlei (Manaus) e “Seu Bené” (São Gabriel da Cachoeira), pois sem eles, esse trabalho não teria saído do papel;

À Vilany Carneiro e Everaldo Pereira (INPA, Manaus) e Mardocheu Rocha (UnB, Brasília) pela identificação das espécies de plantas coletadas nas áreas de Manaus, São Gabriel da Cachoeira e Brasília;

### ÀS PESSOAS e INSTITUIÇÕES:

Dr. Reynaldo Victoria, Dr. Plínio Camargo, Dr. Marcelo Moreira, Dr. Epaminondas Ferraz, Neusa, Maria Antônia e Fabiana, e a todos os “freqüentadores” do Laboratório de Ecologia Isotópica e Geo-Processamento - CENA  
 Programa de Pós-Graduação Interunidades – Ecologia de Ecossistemas - USP  
 Dr. Niro Higuchi e a todos do Manejo Florestal do INPA, Manaus  
 Dra. Mercedes Bustamante e a todos do Departamento de Ecologia da UnB  
 Bethany Reed e a todos do Projeto LBA-Ecologia em Santarém  
 Escritório do IBAMA de Santarém  
 Rodrigo e Fábio do IBAMA de São Gabriel da Cachoeira  
 Diretoria e funcionários da Reserva Ecológica do IBGE, Brasília  
 Dr. Takashi Muraoka do Laboratório - Fertilidade dos Solos - CENA  
 Dr. Peter Vitousek – Stanford University  
 Dr. Jim Ehleringer e a todos do SIRFER – University of Utah

À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela bolsa concedida;

Este trabalho teve suporte financeiro da FAPESP (Projeto 01/09984-6) e do Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (Projeto LBA – CD 02);

À família Martinelli por me acolher nos EUA, ao pessoal da ZF2 (Manaus) e do acampamento do LBA no km 83 (Santarém), e ao Jerônimo e Janice (São Gabriel da Cachoeira) pela acolhida e agradável convivência durante o período em que estive nesses lugares;

Sou muito grata a minha família, e aos AMIGOS e COLEGAS:

Michela, Andréa, Tomás, Rodrigo, Joba, Salomão, Adriane, Vanessa, Ivan, Laís, Yoko, Zé Mauro, Janaína, Sandra, Luciene, Marcelão, Jorginho, Edmar, Bruno, Débora, Nei, Vânia, Regina, Lydia, Gina, Edgard, Rosana e Tati, pelo apoio, carinho e paciência.....

..... e a muitas outras pessoas que, de algum modo, contribuíram para a realização deste trabalho.

À vida pela oportunidade de descobertas e aprendizagem.

Eu sei que não foram sempre com palavras, mas espero ter demonstrado meus agradecimentos na convivência que tive com todos durante esses anos:

*O MEU MUITO OBRIGADA !!!*

**“Uma árvore se faz de raízes e  
tronco do qual se estendem  
ramos com folhas que crescem  
para fora, para escapar da  
própria sombra”**

**“Mano”**



## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	9
LISTA DE TABELAS.....	11
RESUMO.....	12
ABSTRACT.....	13
1 INTRODUÇÃO.....	14
1.1 Objetivo.....	17
1.2 Hipóteses.....	18
2 DESENVOLVIMENTO.....	19
2.1 Revisão de Literatura.....	19
2.1.1 FBN, com ênfase na simbiose rizóbio-leguminosa.....	19
2.1.2 Uma visão geral do ciclo do N.....	21
2.1.3 Interações entre N e outros elementos.....	24
2.1.4 Interações entre queimadas e nitrogênio no Cerrado.....	26
2.1.5 A metodologia isotópica do nitrogênio e carbono.....	28
2.1.6 Relação entre N e área foliar específica (AFE).....	30
2.2 Áres de estudo.....	31
2.2.1 Ecossistemas amazônicos.....	31
2.2.2 Cerrado.....	34
2.3 Material e métodos.....	35
2.3.1 Coleta dos dados.....	35
2.3.1.1 Coleta de folhas.....	35
2.3.1.2 Coleta de serapilheira.....	36
2.3.1.3 Coleta de solo.....	36
2.3.1.4 Período de amostragem.....	37
2.3.2 Análises químicas e isotópicas.....	37
2.3.2.1 Determinação isotópica de N e C e determinação de N e C total.....	37
2.3.2.2 Determinação de fósforo e cálcio.....	38
2.3.2.3 Análise físico-química de solo.....	38
2.3.2.4 Medição da área e massa seca foliar.....	38

2.3.3 Análises estatísticas.....	39
2.4 Resultados.....	40
2.4.1 Caracterização dos solos estudados.....	40
2.4.2 Variação no $\delta^{15}\text{N}$ foliar de plantas leguminosas e não-leguminosas.....	47
2.4.3 Composição nutricional de plantas leguminosas e não-leguminosas.....	54
2.4.4 Variação no $\delta^{13}\text{C}$ foliar e área foliar específica (AFE).....	57
2.4.5 Relação do $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações foliares de N e P.....	60
2.4.6 Composição isotópica e nutricional da serapilheira.....	62
2.4.7 Diferenças no $\delta^{15}\text{N}$ entre solo, serapilheira e planta.....	63
2.5 Discussão.....	65
2.5.1 Leguminosas - aspectos ecológicos de uma grande demanda por N.....	65
2.5.2 Fatores controladores da composição isotópica do nitrogênio.....	69
2.5.3 Manaus – sob um mesmo regime de precipitação.....	70
2.5.4 Gradiente de precipitação ao longo da Bacia Amazônica brasileira.....	75
2.5.5 Comparações entre floresta de terra-firme amazônica e cerrado s.s. quanto à dinâmica do nitrogênio .....	77
2.5.6 Efeitos das queimadas na dinâmica do nitrogênio no cerrado s.s.....	79
3 CONCLUSÕES.....	81
REFERÊNCIAS.....	83
APÊNDICES.....	97
ANEXOS.....	99

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Mapa do Brasil com a localização das áreas estudadas.....	31
Figura 2 -	Variação sazonal na precipitação mensal (média $\pm$ DP) em Santarém, PA (o), Manaus, AM ( $\square$ ) e Brasília, DF ( $\blacktriangle$ ). Os dados de Santarém representam o período entre os anos de 1968–2003, de Manaus representam entre 1961–1990 e de Brasília entre 1990-2002.....	32
Figura 3 -	Variação na concentração de N total ( $\text{g kg}^{-1}$ ) (média $\pm$ EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô ( $\blacksquare$ ), Manaus-baixio ( $\square$ ) e Manaus-campinarana ( $\Delta$ ); B. Santarém ( $\bullet$ ), Manaus-platô ( $\blacksquare$ ) e São Gabriel ( $\blacklozenge$ ); C. Santarém ( $\bullet$ ), Brasília-sem queima (o) e Brasília-queimada ( $\blacktriangle$ ).....	43
Figura 4 -	Variação na razão C/N (média $\pm$ EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô ( $\blacksquare$ ), Manaus-baixio ( $\square$ ) e Manaus-campinarana ( $\Delta$ ); B. Santarém ( $\bullet$ ), Manaus-platô ( $\blacksquare$ ) e São Gabriel ( $\blacklozenge$ ); C. Santarém ( $\bullet$ ), Brasília-sem queima (o) e Brasília-queimada ( $\blacktriangle$ ).....	44
Figura 5 -	Variação do $\delta^{15}\text{N}$ (média $\pm$ EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô ( $\blacksquare$ ), Manaus-baixio ( $\square$ ) e Manaus-campinarana ( $\Delta$ ); B. Santarém ( $\bullet$ ), Manaus-platô ( $\blacksquare$ ) e São Gabriel ( $\blacklozenge$ ); C. Santarém ( $\bullet$ ), Brasília-sem queima (o) e Brasília-queimada ( $\blacktriangle$ ).....	45
Figura 6 -	Variação do $\delta^{13}\text{C}$ (média $\pm$ EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô ( $\blacksquare$ ), Manaus-baixio ( $\square$ ) e Manaus-campinarana ( $\Delta$ ); B. Santarém ( $\bullet$ ), Manaus-platô ( $\blacksquare$ ) e São Gabriel ( $\blacklozenge$ ); C. Santarém ( $\bullet$ ), Brasília-sem queima (o) e Brasília-queimada ( $\blacktriangle$ ).....	46
Figura 7 -	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) (média $\pm$ EP) das espécies de leguminosas (em cinza) e não-leguminosas (em rajado) das áreas estudadas.....	47
Figura 8 -	Valores (média $\pm$ EP) de $\delta^{15}\text{N}$ foliar para quatro espécies de leguminosas (A) e não-leguminosas (B) ocorrendo nas áreas Manaus-platô, Manaus-baixio e Manaus-campinarana.....	49
Figura 9 -	Relação entre o valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) e duração da estação seca (número de meses consecutivos com precipitação mensal $< 100$ mm) nas áreas de floresta de terra-firme: Santarém (5 meses), Manaus-platô (3 meses) e São Gabriel (2 meses). As barras verticais mostram o desvio padrão e os retângulos mostram o erro padrão.....	51

- Figura 10 - Distribuição do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar das espécies coletadas nas áreas de cerrado *s.s.*. A. leguminosas em Brasília-sem queima; B. leguminosas em Brasília-queimada; C. não-leguminosas em Brasília-sem queima; D. não-leguminosas em Brasília-queimada..... 53
- Figura 11 - Relação entre a área foliar específica (AFE) e o  $\delta^{13}\text{C}$  foliar para: A. espécies de leguminosas (o) e B. espécies de não-leguminosas (●) e entre a AFE e a concentração de N foliar para: C. espécies de leguminosas (o) e D. espécies de não-leguminosas (●)..... 59
- Figura 12 - Relação entre a concentração de N foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (A), concentração de P foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (B) e entre as concentrações de N e P foliares (C)..... 61
- Figura 13 - Diferenças entre os valores (média e EP) de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (▲),  $\delta^{15}\text{N}$  da serapilheira (Δ) e do solo (0-5 cm de profundidade) (□)..... 64

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Caracterização geral das áreas de estudo.....	33
Tabela 2 -	Caracterização físico-química dos solos superficiais (0-5 cm de profundidade) das áreas estudadas.....	40
Tabela 3 -	Concentrações de N, P e Ca, e razões C/N, N/P e C/P (média e EP) de espécies de plantas leguminosas (L) e não-leguminosas (NL) para cada área de estudo. Letras superescritas diferentes significam diferenças significativas entre L e NL (Teste T; $P < 0,05$ ).....	56
Tabela 4 -	Área foliar específica (AFE), $N_{\text{massa}}/\text{área}$ e $\delta^{13}\text{C}$ foliar (média e EP) de espécies de plantas leguminosas (L) e não-leguminosas (NL) para cada área estudada. Letras superescritas diferentes significam diferenças significativas entre L e NL (Teste T; $P < 0,05$ ).....	58
Tabela 5 -	Valores (média e EP) de $\delta^{15}\text{N}$ , $\delta^{13}\text{C}$ , concentrações de N, P e Ca e razões C/N e N/P para serapilheira coletada na época chuvosa nas áreas de estudo.....	63
Tabela 6 -	Processos e fluxos de nitrogênio, N inorgânico no solo e eficiência no uso do nutriente (EUN) para cada área de estudo.....	73
Tabela 7 -	Valores (média e EP) de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) e concentração de N ( $\text{g kg}^{-1}$ ) de leguminosas (leg) e não-leguminosas (não-leg) de outros trabalhos realizados na Bacia Amazônica e savanas brasileiras.....	74

## RESUMO

### Abundância natural de $^{15}\text{N}$ na Amazônia e Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio

A floresta de terra-firme amazônica e o Cerrado ocorrem em regiões caracterizadas pela baixa fertilidade do solo. Apesar de diferenças evolutivas, estratégias de economia de água e ciclagem de nutrientes, ambos são conhecidos pela elevada presença de espécies de plantas leguminosas. O objetivo do presente trabalho foi investigar a dinâmica do nitrogênio, com ênfase na fixação biológica desse elemento, em alguns tipos de vegetação natural do Brasil. Foram investigadas áreas de floresta de terra-firme em platô, floresta de terra-firme no baixio e campinarana, situadas na região Amazônica brasileira e áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a diferentes regimes de queima, situadas na região central do Brasil. A concentração de N total no solo variou de 0,12 a 0,41 % na superfície (0-5 cm) chegando a 0,05 % a 50 cm profundidade. Em todos os perfis de solos estudados ocorreu um progressivo enriquecimento em  $^{15}\text{N}$  com a profundidade, independente do tipo de vegetação. Os valores mais elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  ocorreram ao longo dos perfis de solo em Santarém e Manaus-platô. As florestas de terra-firme apresentaram as maiores concentrações de N, P e Ca na serapilheira produzida e um maior enriquecimento em  $^{15}\text{N}$  assim como razões C/N e N/P mais baixas. Dentro de uma mesma área, o  $\delta^{15}\text{N}$  não diferiu entre as leguminosas e não-leguminosas, mas as leguminosas apresentaram concentrações foliares de N maiores que as não-leguminosas. Em Manaus, as espécies lenhosas das áreas de campinarana e floresta no baixio apresentaram valores menores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar quando comparado aos das árvores da área de floresta no platô. Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre as florestas de terra-firme em áreas de platô diminuíram sistematicamente com o aumento da precipitação anual e diminuição na duração da estação seca. Para as áreas de cerrado *s.s.*, uma variação de ~10 ‰ foi observada entre as espécies de leguminosas e não-leguminosas. Como consequência desta grande variabilidade nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar, fatores como sazonalidade, frequência de queimadas e habilidade de fixar  $\text{N}_2$  (leguminosas x não-leguminosas) não causaram entre as áreas de cerrado *s.s.* diferenças significativas tanto para espécies de leguminosas como não-leguminosas. Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  encontrados confirmam que as florestas de terra-firme apresentam uma maior disponibilidade de N. No entanto, quanto maior a duração da estação seca na região amazônica mais alta é a disponibilidade de N nessas florestas (ciclo do N mais aberto). Por outro lado, os valores obtidos nas áreas de cerrado *s.s.* estariam refletindo a baixa disponibilidade de N nesse ecossistema. Diferenças na abertura relativa do ciclo do N (magnitude das entradas e saídas versus a quantidade de N dentro do sistema) contribuíram para a variação do  $\delta^{15}\text{N}$  relacionada à fertilidade do solo, enquanto as diferenças no fracionamento isotópico durante as perdas de N contribuíram mais significativamente na variação do  $\delta^{15}\text{N}$  associada à distribuição das chuvas.

Palavras-chave: Amazônia; Cerrado; Ecossistemas; Fósforo; Isótopos Estáveis; Nitrogênio

## ABSTRACT

### **N-15 natural abundance in the Amazon forest and Cerrado - implications for nitrogen cycling**

The Amazon terra-firme forest and Cerrado occur in the Brazilian tropical region characterized by low soil fertility and a quite diverse climatological condition, mainly related to extend and intensity of the dry and wet seasons. Despite the differences in evolutionary character, water economy and strategies in nutrient cycling, these systems are known for a high number of woody legumes. The objective of this study was to investigate the nitrogen dynamics, with emphasis on the biological nitrogen fixation, on some types of natural vegetation from Brazil. Areas of terra-firme forest on plateau, terra-firme forest on baixio and campinarana, situated in the Brazilian Amazon region and areas of cerrado *sensu stricto* submitted to different fire regimes, situated in Central region of Brazil, were investigated. Total N concentration varied from 1.2 to 4.1 g kg<sup>-1</sup> at the surface (0-5 cm) to ~ 0.5 g kg<sup>-1</sup> at 50 cm depth. Regardless of the site, a large increase in  $\delta^{15}\text{N}$  was observed in the first 50 cm of the soil, although the soil profiles from terra-firme forest in Manaus and Santarém were more enriched in <sup>15</sup>N than the other profiles. All terra-firme forests showed higher N, P and Ca concentrations, and  $\delta^{15}\text{N}$ , in the litter, as well as lower C:N ratio compared to the other studied sites. Within-site, foliar  $\delta^{15}\text{N}$  (~ 10 ‰) did not differ between legumes and non-legumes, but legumes had higher foliar N concentrations. Forests on fertile soils were enriched in <sup>15</sup>N relative to those on poorer soils. Foliar  $\delta^{15}\text{N}$  was positively correlated with the length of the dry season in terra-firme forests along the Amazon while foliar N did not decrease as precipitation increases. Terra-firme forests are N-rich ecosystems (open N-cycle) compared to the Cerrado where the large range of  $\delta^{15}\text{N}$  reflects mechanisms to sustain such diversity in this nutrient-poor and water-stressed environment. Precipitation seasonality (dry versus wet season), fire frequency and ability to fix atmospheric N (legumes vs non-legumes), did not reflect significant differences in the  $\delta^{15}\text{N}$  values of Cerrado leaves. Both terra-firme forest and cerrado *s.s.* are limited more by P than by N, although N limitation is higher in the latter. Three aspects ought to be concerned describing the patterns found in this work. First, differences in plant versus soil  $\delta^{15}\text{N}$ ; second, differences in the characteristic of the N cycle (the magnitude of inputs and outputs versus the quantity of N within systems); and third, variations on isotopic fractionation during N loss. Therefore, differences in the relative openness of the N cycle seems to contribute most strongly to fertility-related variation in N-15, while differences in fractionation during output contribute more strongly to rainfall-associated variation.

Keywords: Amazon; Cerrado; Ecosystems; Nitrogen; Phosphorus; Stable Isotopes

## 1 INTRODUÇÃO

Na chegada dos primeiros portugueses ao Brasil, Pero Vaz Caminha descreveu: "mataria que é tanta, e tão grande, tão densa e de tão variada folhagem, que ninguém pode imaginar." Diante da exuberância encontrada pelos portugueses, estes descobriram a existência de uma riqueza para eles inesgotável - a árvore de pau-brasil (*Caesalpinia echinata*)- um marco histórico do país, que logo se tornou uma importante fonte de renda para Portugal. O pau-brasil podia ser encontrado facilmente entre o Rio Grande do Norte e o Rio de Janeiro, na planície costeira em meio à exuberância da Mata Atlântica (BUENO, 1998). No entanto, entre os séculos XVI e XVIII foram oficialmente cortadas no Brasil 466.518 árvores de pau-brasil. A exploração foi feita num ritmo tão intenso que ao longo de todo o século XVI, portugueses e franceses levaram, em média, oito mil toneladas de madeira por ano para a Europa. Em 1605, a coroa, alarmada com os relatórios que informavam que o corte indiscriminado prosseguia, tentou controlar a extração em algumas das áreas mais críticas, mas nessa época a quantidade de indivíduos de pau-brasil remanescente já era muito pequena (BUENO, 1998).

A consequência da exploração do pau-brasil não teve apenas desdobramentos econômicos, uma vez que o ciclo do pau-brasil foi fundamental na transformação das feitorias em vilas e povoados. No entanto, embora tenha se tornado a principal e quase que a única fonte de renda que Portugal encontrou no Brasil (fonte de corante vermelho fundamental para a indústria têxtil), o pau-brasil não foi estudado nem classificado pelos portugueses. O primeiro estudo científico sobre a árvore foi realizado em 1648 pelos botânicos Willem Piso e George Marcgrav na monumental *Historia Naturalis Brasiliae* e em 1789, a planta foi finalmente classificada por Lamarck que a chamou de *Caesalpinia echinata*, pertencente à família *Caesalpiniaceae*, uma leguminosa.

As árvores, em suas mais variadas formas e tamanhos, estão presentes por todo o Brasil, o maior país tropical do mundo, com uma área de 8,5 milhões de km<sup>2</sup>, que abrange uma grande variedade de biomas, que vão desde as florestas tropicais, savanas, caatinga, até as áreas alagadas. Dentre eles, a floresta Amazônica e o Cerrado (savanas do Brasil Central), são os principais biomas, ocupam mais de 60% do território nacional e apresentam várias características contrastantes. A floresta Amazônica representa o maior remanescente contínuo de floresta tropical do mundo, sendo que no Brasil esta floresta cobre uma área de 3,5 milhões de km<sup>2</sup>. A



grande variabilidade tanto estrutural como da composição dessas florestas parecem ser resultantes das diferenças climáticas e geomorfológicas na região (CUEVAS, 2001) enquanto os estudos de distribuição geográfica de espécies arbóreas na Amazônia Central sugerem que a alta diversidade nessa região pode estar relacionada a uma confluência de regiões fitogeográficas distintas, congregando espécies provenientes de diferentes regiões (NELSON; OLIVEIRA, 2001).

O Cerrado, por sua vez, ocupa uma área de aproximadamente 2 milhões de km<sup>2</sup> e possui em sua paisagem um mosaico de diversos tipos de vegetação com um gradiente de densidade de plantas lenhosas (EITEN, 1972). A ocorrência de queimadas freqüentes devido à acumulação de material combustível (material vegetal seco, particularmente gramíneas) disposto sobre o solo e o ressecamento do mesmo ao longo da estação seca pode resultar em grandes perdas de nutrientes, especialmente dos elementos com baixas temperaturas de volatilização como o nitrogênio e o enxofre. Sob essas condições, a produção de biomassa e os processos de decomposição da matéria orgânica são fatores extremamente importantes no controle da disponibilidade de nutrientes (HARIDASAN, 2001).

Grande parte, tanto da região amazônica como do Cerrado, é dominada por solos antigos, altamente intemperizados, ácidos e com baixa disponibilidade de nutrientes (CUEVAS, 2001; HARIDASAN, 2001). Os dois biomas são conhecidos pelo elevado número de espécies vegetais (ALDER; SILVA, 2000; HIGUCHI et al., 1997; MENDONÇA et al., 1998), sendo as leguminosas (Caesalpiniaceae, Mimosaceae e Fabaceae) uma das mais diversas e abundantes famílias de plantas superiores nesses ecossistemas (ALLEN; ALLEN, 1981; FELFILI et al., 1993; MOREIRA et al., 1992; SOLBRIG, 1996). Apesar do sucesso evolutivo das leguminosas nas regiões tropicais, Crews (1999) sugere que, provavelmente, as condições edáficas afetem mais a nodulação e a fixação biológica de nitrogênio (FBN) nas leguminosas do que o estabelecimento e a persistência das mesmas no sistema, uma vez que, as leguminosas parecem estar bem adaptadas em regiões onde o solo é bastante intemperizado, com acidez elevada e baixa disponibilidade de fósforo, característico tanto da região amazônica como do Cerrado.

Uma diferença importante entre esses dois biomas é a aparente abundância de nitrogênio na floresta de terra-firme amazônica, que contrasta com a baixa disponibilidade deste nutriente no Cerrado. O balanço entre as entradas e saídas de nitrogênio dentro de um ecossistema pode ser avaliado usando a abundância natural de isótopos estáveis de N (expresso como  $\delta^{15}\text{N}$ ), capaz de fornecer medidas integradas sobre a dinâmica de N ao longo do tempo (HANDLEY; RAVEN,

1992; HÖGBERG, 1997; NADELHOFFER; FRY, 1994). Bustamante et al. (2004a) utilizando a abundância natural de  $^{15}\text{N}$  foliar de plantas do Cerrado interpretaram as grandes diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  que encontraram entre espécies vegetais como sendo um indicativo que, plantas dividindo o mesmo ambiente exploram diferentes fontes de N. A grande variação nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar parece ser um indicativo dos mecanismos que estariam mantendo tamanha diversidade de formas de vida num ambiente com baixa disponibilidade de nutrientes e estresse hídrico (BUSTAMANTE et al., 2004a). Por outro lado, Martinelli et al. (1999) encontraram que valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar de espécies de florestas tropicais foram significativamente maiores do que de florestas temperadas. Como a maioria das reações químicas deixa o substrato enriquecido em  $^{15}\text{N}$ , as perdas de N em florestas tropicais levariam a valores mais elevados de  $\delta^{15}\text{N}$ , um indicativo de que essas florestas tropicais são mais ricas em N, com uma ciclagem de N mais aberta comparada a outros ecossistemas, como por exemplo, as florestas temperadas (MARTINELLI et al., 1999).

A presença de um padrão global entre o  $\delta^{15}\text{N}$  do solo e das plantas obtido por Amundson et al. (2003) sugere que o clima possui um papel fundamental nos processos e retenção de N no solo assim como na composição isotópica de N. Portanto, considerando que a disponibilidade de nutrientes é indiretamente afetada pela disponibilidade de água (QUILCHANO et al., 1995), a ocorrência de um gradiente natural de precipitação (AUSTIN; VITOUSEK, 1998) e diferenças no comprimento da estação seca podem atuar como forças diretrizes que afetam a “abertura” ou o “fechamento” da ciclagem de N. Em média, nas florestas tropicais, uma grande quantidade de N circula anualmente (MARTINELLI et al., 1999). As emissões de gases são relativamente elevadas nessas florestas (DAVIDSON et al., 2004; KELLER et al., no prelo) e os dados existentes mostram que a mineralização de N e perdas por lixiviação deste nutriente também são mais elevadas (LUIZÃO et al., 2004; MARTINELLI et al., 1999; MATSON et al., 1999; VITOUSEK; SANFORD, 1986) do que nas florestas temperadas (DAVIDSON; KINGERLEE, 1997).

As savanas também são controladas pelas interações entre a disponibilidade de água e nutrientes (MEDINA, 1987; REATTO et al., 1998; SARMIENTO, 1996). No entanto, uma característica marcante desses ambientes é a pronunciada variação climática ao longo do ano (com uma estação seca bem definida com 3 a 6 meses de duração), assim como, a alta variabilidade na quantidade de chuva entre os anos. A ciclagem biogeoquímica nesses ecossistemas é fortemente regulada pela distribuição sazonal das chuvas e pelos pulsos de

nutrientes liberados com o início das chuvas que são fundamentais para a manutenção da dinâmica entre os microrganismos e a vegetação (BUSTAMANTE et al., no prelo). Além disso, os caminhos e principalmente, a quantidade de N que circula nos ecossistemas savânicos são diferentes daqueles das florestas tropicais. Por exemplo, as taxas de nitrificação no cerrado *sensu stricto* são baixas, a razão C/N é elevada (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003) e a emissão de gases nitrogenados são extremamente baixas (PINTO et al., 2002), que são características típicas de sistemas com ciclos de N mais conservativo (DAVIDSON et al., 2000).

Tendo como base as características intrínsecas acima descritas desses dois biomas, foram escolhidas áreas contrastantes desses biomas para serem comparadas, visando a obtenção de informações que permitam um melhor entendimento da dinâmica do nitrogênio. E com isso, fornecer subsídios e base para o entendimento dos efeitos tanto da fertilidade do solo como da disponibilidade hídrica sobre a ciclagem de N, contribuindo assim para o entendimento dos padrões naturais da dinâmica desse nutriente, que é o maior limitante da produção primária em ecossistemas terrestres.

## 1.1 Objetivo

O objetivo do presente trabalho foi investigar a dinâmica do nitrogênio, com ênfase na fixação biológica desse elemento, em alguns tipos de vegetação natural do Brasil. Foram investigadas áreas de floresta de terra-firme em platô, floresta de terra-firme no baixio e campinarana, situadas na região Amazônica brasileira e áreas de cerrado *sensu stricto* submetidas a diferentes regimes de queima, situadas na região central do Brasil.

Para acessar a relativa importância da ciclagem interna do N versus as entradas e saídas de N no sistema examinou-se a concentração de N e o  $\delta^{15}\text{N}$  no sistema solo-planta-serapilheira, onde o  $\delta^{15}\text{N}$  representa uma medida integrada da dinâmica do N ao longo do tempo. Para investigar a importância das leguminosas no sistema, foram feitas medidas de  $\delta^{15}\text{N}$  para acessar a participação dessas na fixação biológica de N, e medidas de  $\delta^{13}\text{C}$  e área foliar, que têm sido utilizadas como integradoras da eficiência no uso da água em plantas  $\text{C}_3$ . Além disso, as relações entre as medidas de área foliar, concentração de N e o  $\delta^{13}\text{C}$  podem fornecer subsídios para verificar diferenças nas estratégias de sobrevivência entre espécies de leguminosas e não-leguminosas. Tanto em nível de espécie como de ecossistema foram avaliados os nutrientes

foliares de N, P e Ca, que servem como indicadores do estado nutricional tanto das plantas como do ecossistema como um todo.

## 1.2 Hipóteses

Com isso, as hipóteses levantadas foram:

1. as concentrações elevadas de N foliar em leguminosas (fixadoras ou não de N<sub>2</sub> atmosférico) estão relacionadas a uma maior capacidade de assimilação de N (baixas razões N/área) e simultaneamente a uma maior eficiência no uso da água;
2. sob o mesmo regime de precipitação (na Amazônia Central) os valores foliares de  $\delta^{15}\text{N}$  refletem as diferenças na ciclagem de N entre os diferentes tipos de solo (Latossolo x Espodossolo) e tipos fisionômicos (floresta terra-firme x campinarana);
3. valores foliares e do solo empobrecidos em átomos de  $^{15}\text{N}$  estão associados a um excesso de água (aumento na precipitação) e como consequência, o ciclo do N fica relativamente mais fechado, indicando um aumento nas limitações de N nas áreas de florestas de terra-firme sob alta precipitação;
4. as plantas de Cerrado sob condições de baixa disponibilidade de nutrientes e estresse hídrico apresentam uma grande variação no  $\delta^{15}\text{N}$ , e empobrecidas em átomos de  $^{15}\text{N}$  quando comparado com as florestas de terra-firme, ricas em nitrogênio.

## 2 DESENVOLVIMENTO

### 2.1 Revisão de Literatura

#### 2.1.1 Fixação biológica de nitrogênio (FBN), com ênfase na simbiose rizóbio-leguminosa

O nitrogênio é essencial para a sobrevivência de todas as formas de vida. No entanto, o suprimento de N biologicamente disponível normalmente limita a produção primária líquida de um ecossistema. A entrada de nitrogênio em um sistema é controlada essencialmente pela biota, enquanto a maioria dos outros elementos pode ser influenciada pela biota, mas são basicamente controlados pelas interações abióticas (SCHLESINGER, 1997). Além da produtividade primária, a disponibilidade de N controla o crescimento vegetal, a composição de espécies (dependendo da estratégia de sobrevivência de cada uma) e assim, a estrutura trófica tanto em ambientes naturais como manejados (VITOUSEK; FIELD, 2001). O nitrogênio influencia ainda a reatividade química da baixa e alta atmosfera, a acidez do solo e da água, o nível de radiação UV na superfície da Terra e o clima mundial.

A quantidade total de N presente na atmosfera, solos e água da Terra é da ordem de  $\sim 4 \times 10^{21}$  g. No entanto, mais de 99 % desse N não está disponível para 99 % dos organismos vivos. A razão dessa aparente contradição está no fato de que enquanto o nitrogênio é abundante na natureza, ele está quase exclusivamente numa forma química ( $N_2$ ) que a maioria dos organismos não consegue aproveitar. A quebra da ligação tripla que mantém unidos esses dois átomos de N requer uma grande quantidade de energia – energia essa que pode ser rompida somente através de processos envolvendo altas temperaturas ou por um pequeno número de microrganismos especializados, através da FBN (SCHLESINGER, 1997). No entanto, apenas uma parcela relativamente pequena de espécies de procariotos possui a enzima nitrogenase que é capaz de reduzir o  $N_2$  em N biologicamente disponível. Estes organismos são chamados de fixadores de  $N_2$  ou diazotróficos e são eles os mediadores do processo de FBN, que na sua maioria, envolve as formas de simbiose microorganismo – planta vascular.

Apesar dos grandes avanços no conhecimento do processo de infecção e formação de nódulos desta simbiose, a maior parte das informações válidas e úteis já está disponível há mais de 50 anos (EVANS; BURRIS, 1992). A simbiose rizóbio-leguminosa forma nódulos radiculares,

que são estruturas nas raízes habitadas por microrganismos específicos, como as bactérias do gênero *Rhizobium* e *Bradyrhizobium* e os actinomicetos do gênero *Frankia*, que fixam o N<sub>2</sub> atmosférico. Nessa relação, o microrganismo (rizóbio) utiliza a planta (leguminosa) como fonte de carbono, enquanto libera o N fixado que será convertido em N orgânico e utilizado pela planta ou liberado como N inorgânico reduzido (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) (MOREIRA; SIQUEIRA, 2002). Esse N reativo entra nos processos do ciclo de N através das plantas, animais, microrganismos, solo, soluções e sedimentos.

Pelo fato da disponibilidade de fósforo ser frequentemente reduzida em muitos solos tropicais (VITOUSEK; FARRINGTON, 1997) e a limitação por P ser comum tanto nos solos altamente intemperizados da Amazônia (RICHTER; BABBAR, 1991) como do Cerrado (GOEDERT et al., 1983; RESENDE, 2001), essa deficiência de P no solo parece surgir como um dos fatores limitantes da FBN em leguminosas nos trópicos. No entanto, dado o sucesso adaptativo das leguminosas nessa região, parece que as condições edáficas provavelmente afetem mais a nodulação e a fixação de N do que o próprio estabelecimento e persistência das leguminosas no sistema (CREWS, 1999).

As leguminosas arbóreas representam uma das mais diversas e abundantes famílias de plantas superiores tanto em floresta como savana tropical. As leguminosas possuem a maior diversidade de todas as famílias de plantas na Bacia Amazônica brasileira (MOREIRA et al., 1992; NELSON; OLIVEIRA, 2001). As leguminosas também estão bem representadas em muitas savanas tropicais. Do ponto de vista da diversidade, Solbrig (1996) coloca que nas savanas da América, é mais comum encontrar espécies lenhosas de leguminosas do que de qualquer outra família de planta. Dentre as leguminosas no Cerrado, o gênero *Chamaecrista* da família Caesalpiniaceae possui a maior quantidade de representantes nodulando em condições de campo (FARIA et al., 1989; SPRENT et al., 1996).

O fato das leguminosas serem abundantes nos trópicos, apresentarem alta concentração de N foliar (McKEY, 1994; SPRENT et al., 1996) e na floresta de terra-firme amazônica essas plantas não parecerem estar fixando N regularmente (GEHRING, 2003; OMETTO et al, no prelo) sugere que a FBN poderia estar ocorrendo durante períodos temporários de menor disponibilidade de N no solo (McKEY, 1994). No estudo realizado por Sylvester-Bradley et al. (1980), a ocorrência de nódulos foi rara em floresta de terra-firme amazônica, mais esporádica em florestas primárias perturbadas (pequenas clareiras) e nas florestas secundárias, e sendo mais

freqüente em solos cultivados. Além disso, a técnica da atividade redutora do acetileno também mostrou uma tendência similar, sendo maior nas áreas perturbadas. Para o Cerrado, apesar da alta densidade e diversidade de leguminosas nesse sistema (FELFILI et al., 1993), existem muito poucos estudos sobre a atividade dos nódulos nas espécies de leguminosas nessas áreas (LEITÃO, 1997). Faria et al. (1984) encontraram uma baixa atividade nodular em espécies de leguminosas do Cerrado do sudeste brasileiro e uma série de estudos também apontaram por uma deficiência de nodulação em espécies que potencialmente poderiam nodular (DÖBEREINER; CAMPELO, 1977; MAGALHÃES et al., 1982).

Entretanto, a capacidade de fixar N biologicamente nos trópicos tem sido considerada substancial. Cleveland et al. (1999), num estudo detalhado usando dados de diversos ecossistemas, encontraram uma estimativa para o potencial de fixação de N pelos ecossistemas naturais de  $\sim 195 \text{ Tg N ano}^{-1}$ , com uma variação de 100 a 290  $\text{Tg N ano}^{-1}$ , sendo as florestas tropicais, ecossistemas arbustivos áridos (shrublands) e as savanas tropicais responsáveis por mais de 60 % da FBN global. As florestas tropicais por si, estariam contribuindo com mais de 20 % da FBN global e as savanas tropicais estariam contribuindo com 16-44  $\text{kg N ha}^{-1}\text{ano}^{-1}$ , indicando que esse processo seria a principal fonte de N para esses sistemas (CLEVELAND et al., 1999).

### 2.1.2 Uma visão geral do ciclo do N, com ênfase em florestas e savanas tropicais

A ciclagem de nutrientes constitui-se numa das funções mais importantes na regulação do funcionamento e do desenvolvimento dos ecossistemas. Um modelo geral da ciclagem de nutrientes inclui: (i) as entradas e saídas do sistema – p.ex., os nutrientes chegam através da deposição seca e úmida, fixação biológica, intemperização de rochas e podem deixá-lo através das águas dos rios, lixiviação e formas gasosas; (ii) a transferência de nutrientes entre planta e solo, incluindo sua utilização pelas plantas e depois seu retorno para o solo, via serapilheira, lixiviação, decomposição de raízes e indivíduos mortos; e (iii) redistribuição interna de nutrientes móveis através do floema (retranslocação) (ATTIWILL; ADAMS, 1993).

Vários são os fatores que levam a variações na ciclagem de nutrientes em ecossistemas naturais, e dentre eles, a fertilidade e disponibilidade de água do solo são fortes determinantes sobre a disponibilidade de nutrientes (BUSTAMANTE et al., 2004b). Os nutrientes passam pelo sistema solo-planta-serapilheira em combinação a grandes quantidades de carbono fixado

fotossinteticamente. Apesar dos sumidouros relativos de carbono e nutrientes diferirem entre os ecossistemas, a demanda relativa tanto por carbono assim como por nutrientes sobre a produção de biomassa fica refletida no conteúdo de nutrientes do tecido em questão, ou seja, na razão carbono/nutriente.

A serapilheira produzida proporciona uma cobertura para o solo evitando possíveis erosões causadas pela chuva, assim como é uma importante fonte de nutrientes potencialmente mineralizáveis. Estes nutrientes tornam-se disponíveis novamente para as plantas e microrganismos, através dos processos de decomposição e mineralização, os quais têm um papel chave em regular a disponibilidade de nutrientes e assim, a taxa de crescimento vegetal (ATTIWILL; ADAMS, 1993). A serapilheira produzida anualmente em áreas de cerrado *sensu stricto* é de cerca de  $200 \text{ g m}^{-2}\text{ano}^{-1}$  (NARDOTO et al., no prelo) uma produção semelhante à de outros ecossistemas sazonais, porém inferior à quantidade produzida em florestas tropicais. Nas florestas de terra-firme amazônica, a produção anual varia de  $700$  a  $1000 \text{ g m}^{-2}\text{ano}^{-1}$  (CUEVAS, 2001). Ao comparar o Cerrado com as florestas de terra-firme amazônica, o Cerrado possui menos biomassa, menor estoque de nutrientes na biomassa, menor produção de serapilheira e menores concentrações foliares de nutrientes (BUSTAMANTE et al., 2004b).

Os processos biogeoquímicos que ocorrem no solo refletem a disponibilidade de N dentro do ecossistema. Em contraste com a formação de  $\text{NH}_4^+$  através da mineralização da matéria orgânica por microrganismos heterotróficos (amonificação),  $\text{NO}_3^-$  é formado através da oxidação do  $\text{NH}_4^+$  pelas bactérias do gênero *Nitrossomonas* e *Nitrobacter* (nitrificação). Os solos podem diferir não somente na quantidade e na forma de produção de N mineralizado ( $\text{NH}_4^+$ /  $\text{NO}_3^-$ ), mas também na sua distribuição sazonal e espacial. A distribuição vertical é de importância ecológica, uma vez que as raízes finas das plantas podem usufruir as zonas de produção mais intensa de N inorgânico. Sendo um ânion,  $\text{NO}_3^-$  está raramente adsorvido e é extremamente móvel na solução do solo, influenciando a perda de N através da lixiviação e emissão gasosa. Enquanto a absorção de  $\text{NO}_3^-$  é relativamente independente da densidade radicular e suas reservas podem ser utilizadas eficientemente,  $\text{NH}_4^+$ , sendo um cátion, encontra-se adsorvido na argila e na matéria orgânica, possui baixa mobilidade e rápido empobrecimento de  $\text{NH}_4^+$  próximo às raízes. Dessa forma, a utilização das reservas de  $\text{NH}_4^+$  é mais dependente do crescimento e densidade radicular que  $\text{NO}_3^-$ .



Nas florestas tropicais, uma grande quantidade de N circula anualmente (MARTINELLI et al., 1999), as taxas de mineralização de N são altas (exceto em Espodossolos) (LUIZÃO et al., 2004; PICCOLO et al., 1994), as emissões de gases são relativamente elevadas (DAVIDSON et al., 2004; KELLER et al., no prelo) e as perdas por lixiviação deste nutriente também são altas (VITOUSEK; SANFORD, 1986). Por outro lado, as taxas de nitrificação no cerrado *sensu stricto* são baixas, com conseqüente predomínio de  $\text{NH}_4^+$  no solo (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003) e baixa emissão de gases nitrogenados (PINTO et al., 2002), que são características típicas de sistemas com ciclos de N mais conservativo (DAVIDSON et al., 2000). Além disso, as elevadas razões C/N da serapilheira (~ 60/1) contribuem para as baixas taxas de decomposição e mineralização da matéria orgânica no Cerrado, mantendo assim a baixa disponibilidade de N no sistema.

Na ausência de intervenção humana, no entanto, não há quantidade suficiente de N prontamente disponível no ambiente capaz de sustentar a população humana. Portanto, o ciclo global do N tem sido enormemente alterado principalmente porque o homem tem convertido o  $\text{N}_2$  inerte em formas reativas de N (MELILLO, 1996). Três dos principais mecanismos envolvidos nesse processo são a fixação industrial de  $\text{N}_2$  para produção de fertilizantes, cultivo de plantas fixadoras de N e a mobilização e fixação durante a combustão de combustíveis fósseis (GALLOWAY et al., 1995). Vitousek et al. (1997) estimaram que esses três processos juntos estão duplicando a taxa de transferência de  $\text{N}_2$  atmosférico em formas biologicamente disponíveis em ambientes terrestres. A mobilidade de N fixado dentro e entre ecossistemas terrestres também tem aumentado como conseqüência da mudança na cobertura vegetal, queima da biomassa, entre outros processos (GALLOWAY et al., 2004; VITOUSEK et al., 1997). No Brasil, o impacto das atividades humanas, como a conversão do uso da terra e mudanças na cobertura vegetal em grandes áreas do Cerrado assim como da floresta de terra-firme amazônica, tem provocado alterações na paisagem que provavelmente estão modificando a dinâmica de nutrientes nesses sistemas. Dentro do cenário de desmatamento, da conversão da vegetação nativa em pastagem ou área agrícola, acompanhado pela intensificação e melhoramento das técnicas agrícolas, a expansão do cultivo de plantas fixadoras de  $\text{N}_2$  atmosférico (como a soja), o aumento do consumo de fertilizantes nitrogenados, o crescimento populacional e a rápida urbanização, aparecem como principais responsáveis pelas alterações no ciclo do N na América do Sul, sendo o Brasil um dos maiores contribuintes por essas alterações (FILOSO et al., no prelo).

### 2.1.3 Interações entre N e outros elementos

Por definição, os nutrientes minerais possuem funções específicas e essenciais no metabolismo das plantas. O nitrogênio é um constituinte fundamental das proteínas e portanto, tem um papel essencial em todas as atividades enzimáticas, enquanto o fósforo está intimamente envolvido na transferência de energia dentro da célula (ATP e NADPH) e, junto com o N, é um elemento estrutural importante dos ácidos nucléicos (MARCHNER, 1995). Já o cálcio ocorre na planta como  $\text{Ca}^{++}$  livre,  $\text{Ca}^{++}$  adsorvido aos grupos OH pirrólicos, carboxílicos e fosforilados e na forma de oxalato, carbonato e fosfato de cálcio. Grandes quantidades de cálcio associam-se à parede celular, especialmente em leguminosas, onde o conteúdo de pectinas é mais elevado (LARCHER, 2000).

Os nutrientes obtidos pelas plantas normalmente são usados para a produção de biomassa. Apesar das variações entre as espécies, a concentração de nutrientes nas folhas está relacionada com as taxas fotossintéticas e o crescimento vegetal, e assim, análises foliares são freqüentemente usadas como índice de fertilidade do solo (SCHLESINGER, 1997). Dessa forma, a inter-relação entre o carbono e a economia de nutrientes tem levado a uma série de investigações sobre a variação na eficiência no uso do recurso tanto em nível de ecossistema como de espécies (ver AERTS; CHAPIN, 2000, para uma revisão).

Vitousek (1982) comparou o conteúdo de N, P e Ca na serapilheira de vários ecossistemas e verificou que a quantidade de serapilheira produzida está mais fortemente relacionada com a ciclagem de N do que com a ciclagem de P e Ca, indicando uma forte correlação entre a circulação de N via serapilheira e a disponibilidade de N. Nesse mesmo trabalho seminal, o termo “eficiência no uso do nutriente” (EUN – calculada como a razão entre a massa de serapilheira produzida e a concentração do nutriente) foi descrito, sendo um indicativo do grau de limitação nutricional para um determinado ecossistema. No caso das florestas de terra-firme amazônica, estas apresentam uma EUN para nitrogênio menor que o cerrado *sensu stricto*. No entanto, os valores de EUN para P são bastante altos e similares entre esses dois ecossistemas, o que indica uma forte limitação por P em ambos os sistemas e uma maior limitação por N no cerrado *s.s.* (CUEVAS, 2001; MEDINA; CUEVAS, 2000; NARDOTO et al., no prelo). Em nível de espécie, a razão N/P nas folhas tem sido usada como um indicador da limitação nutricional onde,  $\text{N/P} < 16$  indica uma maior limitação por N, valores entre  $14 < \text{N/P} < 16$  indica uma co-limitação entre N e P, e  $\text{N/P} > 16$  indica uma maior limitação por P (AERTS; CHAPIN, 2000). Em uma área de

cerrado *s.s.*, o valor médio da razão N/P para dez espécies lenhosas foi de 18 (NARDOTO et al., no prelo). Para florestas de terra-firme na Venezuela, a razão N/P foi de 30 (CUEVAS; MEDINA, 1986) e 25,4 (n = 240) para não-leguminosas e 28,8 (n = 26) para leguminosas numa floresta de terra-firme em Rondônia (MARTINELLI et al., 2000). Isto indica uma maior limitação por P nas espécies lenhosas de ambos ecossistemas, enquanto que concentrações mais altas de nitrogênio nas folhas são encontradas nas florestas de terra-firme.

A remobilização e retranslocação de nutrientes de folhas senescentes para outros órgãos em crescimento ou de armazenamento, podem manter uma considerável quantidade de nutrientes em plantas adultas, reduzindo a energia gasta na aquisição do nutriente através das raízes (MEDINA, 1984). Esta adaptação se torna mais importante em solos inférteis (MEDINA, 1984), desde que este mecanismo reduza a perda de nutrientes (CHAPIN, 1980) e aumente a eficiência no uso do nutriente na planta (VITOUSEK, 1982, 1984). Alguns elementos como N, P, K e S são facilmente retranslocados de um órgão para outro dentro da planta, enquanto outros como Fe e Ca possuem uma mobilidade muito menor (TAIZ; ZEIGER, 1991). Dez espécies arbóreas de um cerrado *s.s.*, representando diferentes padrões fenológicos (sempre-verdes e decíduas), apresentaram uma retranslocação média de N de 30% enquanto que para P, a retranslocação foi superior a 50 % (NARDOTO et al., no prelo). Reich et al. (1995) determinaram as taxas de retranslocação para 13 espécies lenhosas, incluindo espécies cultivadas e nativas de florestas de terra-firme do Alto Rio Negro (Venezuela), onde também encontraram uma retranslocação mais alta para P (~ 60 %) que para N (~ 40 %). Com isso, para as espécies lenhosas de ambos ecossistemas, o consumo de P é mais dependente da ciclagem bioquímica (retranslocação) enquanto a circulação de N é mais dependente da absorção de N via radicular (ciclagem biogeoquímica) (BUSTAMANTE et al, 2004a).

Em termos de FBN, esse processo consegue, em longo prazo, ajustar o suprimento de N próximo à disponibilidade de outros recursos, como fósforo (SCHIMEL et al., 1997). A importância do suprimento de P e Mo em controlar as taxas da FBN tem sido bastante discutida (ARAÚJO et al., 1997; CREWS, 1993). Na bactéria, o fósforo parece ativar o gene para a síntese da nitrogenase (STOCK et al., 1990) e em muitos casos, a taxa de fixação de N parece ser controlada pela razão N/P no solo (CHAPIN et al., 1991). Alguns modelos sugerem que é energeticamente vantajoso, isto é, há um menor requerimento de fotossintato, para obter N via radicular do que fixar N<sub>2</sub> atmosférico (VITOUSEK; FIELD, 2001), o que é consistente com o

fato de que plantas dependentes unicamente da FBN possuem maiores concentrações de P para atingir o crescimento ótimo do que plantas cujo suprimento de N é dependente do N disponível no solo.

Fósforo é particularmente pouco móvel no solo e sua taxa de difusão fortemente limita sua disponibilidade para as raízes. As associações micorrízicas entram como um importante mediador para a transferência de nutrientes, especialmente P e N (HE et al., 2003), onde, através da hifa, ocorre o transporte de nutrientes diretamente do fungo para o hospedeiro (SILVEIRA, 1998). Os fungos micorrízicos arbusculares (FMA) são capazes de se associar simbioticamente às raízes das plantas, formando assim a micorriza arbuscular, o tipo de associação mais comum nos trópicos. Andrade et al. (1996) estudando a “la Gran Sabana venezolana” encontraram que 18 espécies nativas distribuídas em sete famílias estavam colonizadas por micorrizas arbusculares. Para o Cerrado, infecções com micorrizas arbusculares também ocorrem em um grande número de plantas nativas (BONONI; TRUFEN, 1983; MIRANDA; MIRANDA, 1996; SIQUEIRA et al., 1989). Para a floresta de terra-firme amazônica, todas as 15 espécies de leguminosas arbóreas estudadas por Bonetti et al. (1984) também mostraram infecção com micorrizas arbusculares e Nepstad et al. (2001), ao escavar o solo até 8 m de profundidade, também encontraram raízes infectadas com micorrizas tanto em pastagens, florestas secundárias assim como em florestas nativas na Amazônia Oriental, sendo que as maiores taxas de infecção foram observadas nas florestas secundárias.

#### 2.1.4 Interações entre queimadas e nitrogênio no Cerrado

Partículas de carvão encontradas em região de Cerrado, apresentam registros de mais de 18000 anos na região da Chapada dos Veadeiros, GO (SALGADO-LABOURIAU; VICENTINI, 1994), indicando que essas queimadas podem ter sido de origem antrópica. Não só na região do Cerrado, mas em várias partes do país, o uso do fogo é um hábito antigo e vem sendo utilizado pelos índios e caboclos, e mais recentemente, pelos pecuaristas, agricultores e engenheiros florestais, como instrumento de manejo da paisagem. No entanto, nas últimas décadas, o uso de fogo tem se tornado muito mais intensivo abrangendo áreas bem mais extensas como consequência da conversão de áreas nativas de Cerrado para pastagens e plantio agrícola. No entanto, essas atividades antrópicas estão resultando em perdas que excedem as taxas naturais de re-acumulação de nutrientes (KAUFFMAN et al., 1998).

Os fluxos de N em ecossistemas savânicos são fortemente influenciados pelo regime de fogo no qual eles estão sujeitos. O fogo consome a camada de serapilheira e as partes aéreas da vegetação, expondo o solo mineral, aumentando a disponibilidade de luz, e levando a um enriquecimento temporário de nutrientes, como P e as bases trocáveis no solo superficial (BATMANIAN; HARIDASAN, 1985). As queimadas afetam a dinâmica da vegetação, particularmente a razão entre a biomassa lenhosa e graminosa (SCHOLES; ARCHER, 1997), tendendo a favorecer o extrato herbáceo/graminoso (MOREIRA, 2000). Numa área de cerrado *s.s.* em Brasília, DF, Sato et al. (1998) encontraram uma taxa de mortalidade de 37,8 % para plantas lenhosas após três ciclos de queimadas prescritas (a cada dois anos) no final da estação seca.

Com a passagem do fogo, ocorre uma perda significativa de N através do processo de volatilização e via material particulado formado durante a combustão, que são transportados pelo vento (KAUFFMANN et al., 1994). Pivello e Coutinho (1992) estimaram que, durante um ciclo de seis queimadas prescritas numa área de campo sujo, cerca de 95 % do N da biomassa vegetal foi liberado para a atmosfera. Eles compararam o retorno dos nutrientes através da água da chuva, e, com exceção do N, um intervalo de três anos sem queimadas seria necessário para recuperar os níveis de nutrientes aos níveis existentes na área antes das queimadas sucessivas.

Além das perdas com a queima direta da biomassa, a quantidade de N inorgânico disponível no solo diminui drasticamente com a queimada. Nardoto e Bustamante (2003) encontraram que numa área de cerrado *s.s.* protegida contra o fogo, a quantidade de N inorgânico disponível foi de 14,7 kg ha<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup>, enquanto numa área submetida a queimadas frequentes foi de apenas 3,8 kg ha<sup>-1</sup>ano<sup>-1</sup>. Mudanças no uso da terra associadas à queima da vegetação também alteram as emissões de gases nitrogenados, levando a um aumento nas emissões tanto de NO como de N<sub>2</sub>O (WAHLEN et al., 2000; WEITZ et al., 1998).

Portanto, de um lado, o fogo tem um papel fundamental na redistribuição dos nutrientes acumulados na camada lenhosa e na serapilheira de lenta decomposição, mas por outro lado, aumentando a frequência de queimadas pode levar a um empobrecimento do sistema, atuando como uma pressão seletiva sobre os mecanismos de conservação de nutrientes (como a retranslocação) em espécies lenhosas (NARDOTO et al, no prelo).

### 2.1.5 A metodologia isotópica do nitrogênio e carbono

A relação isotópica do nitrogênio estável, expressa comumente como  $\delta^{15}\text{N}$ , tem se mostrado uma ferramenta muito útil em estudos sobre o ciclo do N em ecossistemas, principalmente devido ao seu caráter integrador (HÖGBERG, 1997; ROBINSON, 2001). Ou seja, em vez da necessidade de medidas pontuais e repetitivas sobre os processos que regulam o ciclo do N, a determinação dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  em compartimentos chaves dos ecossistemas, como solos e plantas, pode levar a uma série de inferências sobre a dinâmica do N. O uso desta metodologia, em conjunto com medidas tradicionais como a concentração foliar de N e P, tem tido um grande desenvolvimento nas últimas décadas (HÖGBERG, 1997). No entanto, os primeiros estudos sobre a variação natural dos isótopos de N foram feitos por Hoering (1955) e os primeiros trabalhos com interesse nos níveis de abundância natural de N nas formas biológicas começaram na década de 60.

Existem dois isótopos estáveis de N ( $^{14}\text{N}$  e  $^{15}\text{N}$ ). A média natural de abundância no ar desses isótopos é a constante de 99,63 % e 0,3663 % para  $^{14}\text{N}$  e  $^{15}\text{N}$ , respectivamente. As fontes naturais de  $^{15}\text{N}$  variam de -20 a +20 ‰. Os tecidos animais apresentam normalmente valores maiores de  $^{15}\text{N}$  em relação ao encontrados em plantas e esse progressivo enriquecimento aumenta com os níveis tróficos como consequência dos caminhos catabólicos que favorecem a liberação do isótopo mais leve ( $^{14}\text{N}$ ). O nitrogênio presente no material orgânico do solo tende a ser mais rico em  $^{15}\text{N}$  comparado aos tecidos aéreos, indicando uma discriminação microbiana durante o processo de decomposição. As diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  entre a fonte de N e a planta são normalmente consequências de reações mediadas por enzimas que discriminam contra o isótopo de N mais pesado ( $^{15}\text{N}$ ), como o processo de assimilação de  $\text{NH}_4^+$  pela sintetase de glutamina ou a assimilação de  $\text{NO}_3^-$  pela redutase do nitrato (DAWSON et al., 2002).

A conversão de  $\text{N}_2$  em formas orgânicas por fixação biológica de N parece discriminar pouco contra  $^{15}\text{N}$ . Conseqüentemente, a assinatura isotópica das leguminosas, quando estão fixando  $\text{N}_2$  atmosférico, tendem a ficar próximas de 0 ‰ (EHLERINGER; RUNDEL, 1989). Por outro lado, espécies que não são capazes de fixar  $\text{N}_2$  atmosférico mostram uma grande variação na sua razão isotópica dependendo da taxa de mineralização de N no solo (GARTEN; VAN MIEGROET, 1994). Dessa forma, o  $\delta^{15}\text{N}$  da planta pode ser usado para determinar se a fonte de N é predominantemente de origem atmosférica ou oriunda do solo.

As dificuldades em medir as taxas de fixação biológica de N no campo, especialmente na vegetação perene, têm levado ao desenvolvimento e ao uso cada vez maior de técnicas usando isótopos estáveis que oferecem uma análise qualitativa capaz de discriminar a origem do N fixado pelas plantas (DAWSON et al., 2002). Em locais onde o N derivado do solo apresenta uma composição isotópica bem diferenciada, a composição isotópica das espécies fixadoras de N<sub>2</sub> difere das encontradas para as plantas não-fixadoras de N<sub>2</sub>. Diferenças significativas entre  $\delta^{15}\text{N}$  atmosférico e do solo são necessárias para a validação dessa consideração (HÖGBERG, 1997). Normalmente, o  $\delta^{15}\text{N}$  do solo e das árvores que derivam seu N do solo, é altamente enriquecido em muitas florestas tropicais (MARTINELLI et al., 1999), o que tornaria possível identificar com alguma segurança, quais espécies de leguminosas teriam a maioria do seu N derivado da FBN.

Em relação ao carbono, existem dois isótopos estáveis de carbono ( $^{12}\text{C}$  e  $^{13}\text{C}$ ). Os principais processos que contribuem para o fracionamento isotópico do carbono nas plantas são a difusão de CO<sub>2</sub> e o processo de carboxilação. A diferença no fracionamento isotópico entre as plantas C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> deve-se primariamente às diferenças no fracionamento isotópico entre as enzimas RuBisCO e a PEP carboxilase e secundariamente às diferenças na abertura estomática, respiração, vazamento de CO<sub>2</sub> pelas células da bainha de plantas C<sub>4</sub>, entre outros fatores. Inúmeros experimentos realizados têm demonstrado variações no fracionamento isotópico que estariam refletindo variações na abertura estomática, na eficiência no uso da água, mudanças em nível enzimático entre outras (ver EHLERINGER et al., 1993, para uma completa revisão).

Vários são os fatores ambientais que afetam a composição do  $\delta^{13}\text{C}$  das plantas: intensidade de luz, variação na fonte de CO<sub>2</sub>, altitude e disponibilidade de água. Dentre eles, a disponibilidade de água, que será freqüentemente abordada ao longo deste trabalho, atua tanto em nível ecofisiológico como de ecossistema. A resposta das plantas ao baixo teor de água no solo, ocorre pelo fechamento estomático, evitando maiores perdas de água assim como um decréscimo na taxa fotossintética. Caso esse decréscimo ocorra em um nível maior que a entrada de CO<sub>2</sub> na câmara estomática, haverá um conseqüente decréscimo no valor na concentração de CO<sub>2</sub> no interior da câmara estomática ( $c_i$ ) em relação à concentração de CO<sub>2</sub> da atmosfera externa ( $c_a$ ). Conseqüentemente, a relação  $c_i/c_a$  decresce e as plantas tendem a ficar mais enriquecidas em  $^{13}\text{C}$ . Quando a umidade relativa do ar é muito baixa, as plantas também tendem a fechar seus estômatos, diminuindo o  $c_i$ , como demonstrado por Bowling et al. (2002) em um gradiente de

precipitação em florestas temperadas dos EUA. Por outro lado, o excesso de precipitação influenciou o fechamento dos estômatos de plantas arbóreas de floresta de terra-firme na Amazônia, indicando um provável estresse por excesso de água (OMETTO et al., 2002).

#### 2.1.6 Relação entre N e área foliar específica (AFE)

A área foliar tem sido amplamente utilizada como um índice relacionado à morfologia foliar. A capacidade fotossintética líquida ( $A_{\max}$ ) de folhas maduras depende normalmente dos níveis de nitrogênio foliar (REICH et al., 1998). Variações na estrutura foliar, quantificada usando a área foliar específica (AFE; que é a medida da área foliar por unidade de massa seca), tem sido identificada como um importante fator associado às variações entre a relação  $A_{\max}$ -N baseada na área foliar e na massa foliar (REICH et al., 1998). Por definição, as folhas terão uma AFE menor quanto mais densa elas forem (maior massa por volume) ou mais espessa for a folha. Dessa forma, variações naturais tanto na espessura como na densidade foliar parecem ser responsáveis pelas variações na AFE entre as espécies, indicando que espécies com uma AFE maior geralmente possuem uma menor  $A_{\max}$  por unidade de N (FIELD; MOONEY, 1983).

Apesar do conteúdo de N foliar ser positivamente correlacionado com a capacidade fotossintética (REICH et al., 1994, 1998), na maioria dos ecossistemas, a principal limitação para se ter todas essas vantagens de folhas ricas em N, como das leguminosas, é provavelmente imposto por um alto suprimento de água. A manutenção desse estilo de vida com alto requerimento de N das leguminosas pode estar relacionada a uma elevada capacidade de assimilação de N simultaneamente a uma maior eficiência no uso da água (que estaria intimamente ligado à pequena área foliar e a um  $\delta^{13}\text{C}$  foliar menos negativo), o que promove vantagens num ambiente com alta diversidade de formas de vida sobre um solo pobre em nutrientes. Além disso, o  $\delta^{13}\text{C}$  pode ser usado como base para distinguir grupos funcionais de espécies  $\text{C}_3$  dentro de um ecossistema, segundo o estudo de GUEHL et al. (1998) realizado na floresta amazônica da Guiana Francesa. Além disso, o uso combinado do  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  foliar revelou consideráveis diferenças entre as espécies representando (1) grandes diferenças no uso eficiente da água e (2) possíveis formas de aquisição e utilização de N existentes nesses ambientes com alta diversidade de espécies (GUEHL et al., 1998).



## 2.2 Áreas de Estudo

### 2.2.1 Ecossistemas amazônicos

As áreas selecionadas para este estudo na Bacia Amazônica brasileira foram: (1) Floresta Nacional do Tapajós – FLONA-Tapajós, entre o rio Tapajós e a rodovia BR 163, situada no município de Santarém, PA ( $2^{\circ} 85' S$ ;  $54^{\circ} 95' W$ ); Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2) controlada pelo Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia -INPA, situada no município de Manaus, AM ( $2^{\circ} 50' S$ ;  $60^{\circ} 0' W$ ) e Parque Nacional do Pico da Neblina, no município de São Gabriel da Cachoeira, AM ( $0^{\circ} 14' N$ ;  $66^{\circ} 46' W$ ) (Figura 1).

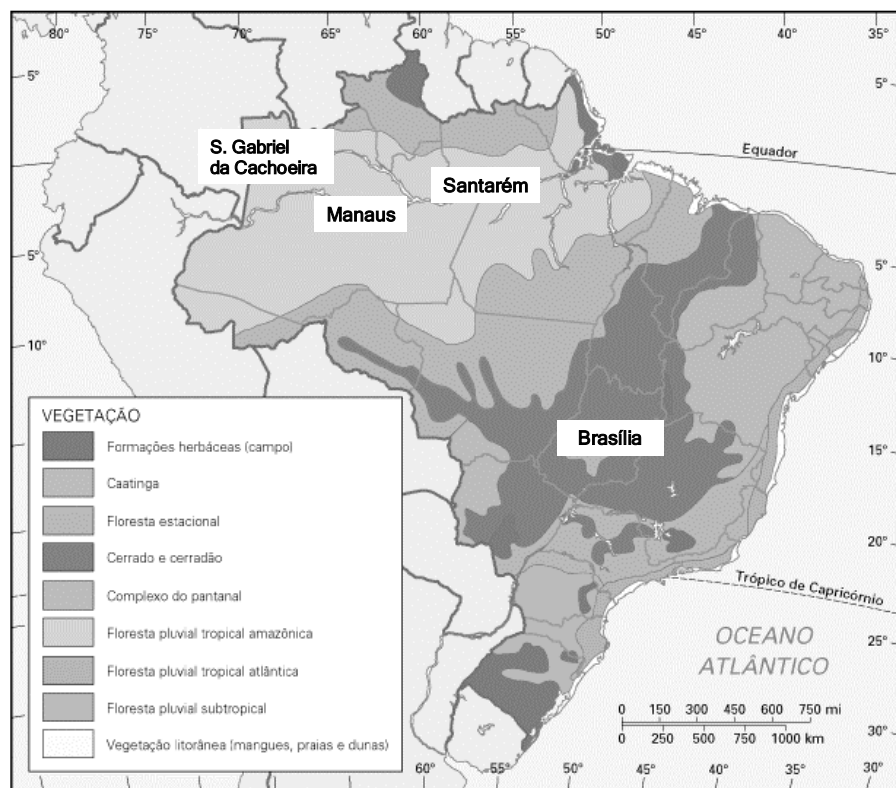


Figura 1 – Mapa do Brasil com a localização das áreas estudadas

As áreas de estudo na Bacia Amazônica estão inseridas em um gradiente climático cujas principais diferenças são a duração e a severidade da estação seca assim como o total anual de precipitação. A precipitação média anual em Santarém é de 2190 mm com a estação seca (menos de 100 mm de chuva por mês) de julho a novembro (Figura 2; Tabela 1). A precipitação média anual em Manaus é de 2250 mm e a estação seca estende-se de julho a setembro, enquanto em São Gabriel da Cachoeira, a precipitação média anual fica entre 3000 e 3500 mm, sem uma estação seca bem definida, com no máximo dois meses por ano com precipitações menores que 100 mm por mês (outubro-novembro).

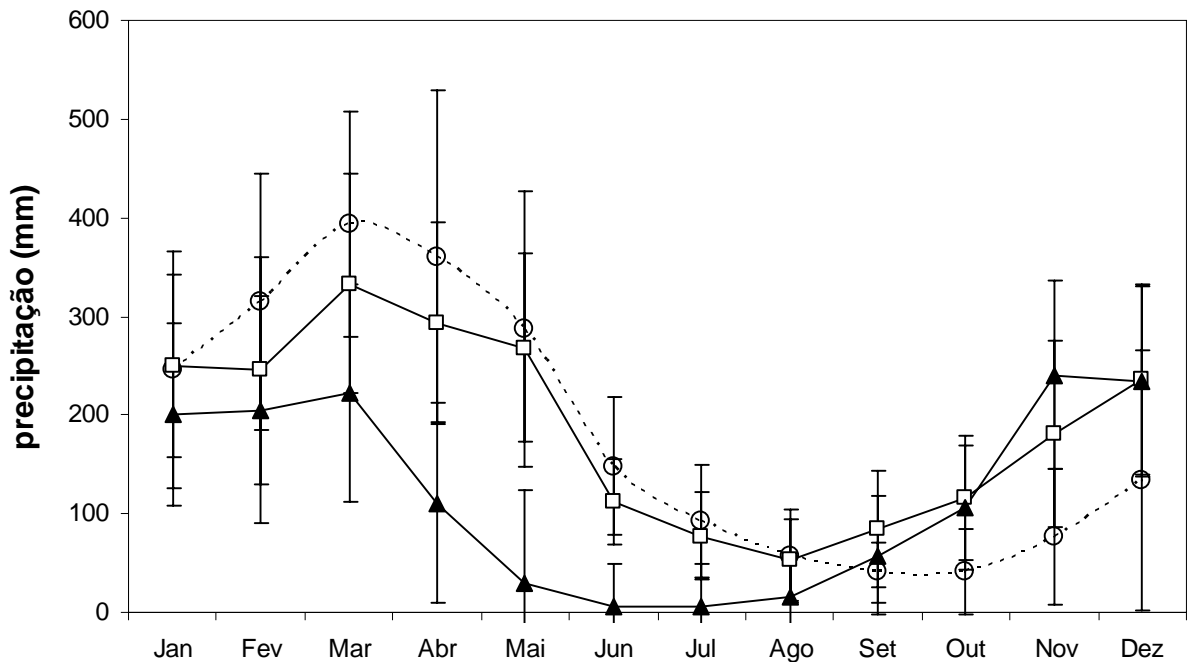


Figura 2 – Variação sazonal na precipitação mensal (média  $\pm$  DP) em Santarém, PA (o), Manaus, AM (□) e Brasília, DF (▲). Os dados de Santarém representam o período entre os anos de 1968–2003, de Manaus representam entre 1961–1990 e de Brasília entre 1990–2002

Tabela 1- Caracterização geral das áreas de estudo

Área de estudo	Tipo de vegetação	Tipo de solo (1)	PMA (mm) (2)	Meses secos (3)	TMA (°C) (4)
<b>Santarém</b>	Floresta de terra-firme	Latossolo Amarelo Alumínico	2190	5	24,0
<b>Manaus-platô</b>	Floresta de terra-firme	Latossolo Amarelo Alumínico	2250	3	26,5
<b>Manaus-baixio</b>	Floresta de terra-firme de baixio	Espodossolo	2250	3	26,5
<b>Manaus-campinarana</b>	Campinarana	Argissolo Vermelho-Amarelo	2250	3	26,5
<b>São Gabriel</b>	Floresta de terra-firme	Latossolo Amarelo	> 3000	< 2	25,0
<b>Brasília-sem queima</b>	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Latossolo Vermelho escuro	1426	5-6	22,5
<b>Brasília-queimada</b>	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Latossolo Vermelho escuro	1426	5-6	22,5

(1) Classificação Brasileira dos Solos (PRADO, 2003)

(2) Precipitação média anual

(3) Meses com precipitação média mensal < 100mm (meses consecutivos)

(4) Temperatura média anual

Nas três regiões da Bacia Amazônica brasileira estudadas, foram amostradas florestas de terra-firme que não são sazonalmente inundadas pela cheia dos grandes rios (áreas de platô). Essas florestas são classificadas como florestas ombrófilas densas (HIGUCHI et al., 1997) com dossel médio de 30 a 35 m e com árvores emergentes chegando a 45 e até 50 m de altura (ALDER; SILVA, 2000).

Em Santarém, a área de floresta de terra-firme estudada encontra-se à altura do km 67 da BR 163 (Cuiabá-Santarém) na FLONA-Tapajós, onde os solos predominantemente são os Latossolos Amarelo Alumínico, que contém alto teor de argila (60 a 80 %), baixo pH (3,6 a 4,3), baixa capacidade de troca catiônica (CTC) e alta saturação por alumínio (TELLES et al., 2003). A área de estudo encontra-se situada em um grande platô com lençol freático muito profundo (chegando a 100 m de profundidade). A região de Manaus possui um relevo levemente ondulado, onde a densa rede de drenagem tem formado ondulações no relevo cuja diferença de nível entre as calhas dos igarapés e a superfície dos platôs varia de 60 a 120 m. Nos platôs, os solos são

bastante argilosos (Latosolo Amarelo Alumínico) e bem drenados, enquanto nos baixios, os solos são arenosos, encharcados com as chuvas e classificados como Espodossolo (TELLES et al., 2003). A floresta de terra-firme no platô possui um dossel mais alto e maior biomassa quando comparada à floresta de terra-firme no baixio, que tem como característica um sub-bosque mais denso com muitas palmeiras (RIBEIRO et al., 1999). Algumas áreas dessa região são cobertas por uma vegetação conhecida como campinarana que se desenvolveu nas “paleo-praias” formadas no passado. A campinarana apresenta características distintas das florestas de terra-firme tais quais: escleromorfismo, vegetação de menor porte (em termos de estatura e diâmetro do tronco) e um denso sub-bosque com abundante presença de epífitas (RANZANI, 1980). O solo predominante é o Argissolo Vermelho-Amarelo e acima do solo mineral ocorre uma densa camada de raízes finas. Devido à ocorrência de diferentes tipos de solo e de vegetação ocorrendo sob um mesmo regime de precipitação, foram tomadas amostras em florestas de platô, de baixio e em uma área de campinarana.

Na região de São Gabriel da Cachoeira o relevo é levemente ondulado com altitudes variando entre 80 e 160 m (IBAMA, 1998), e os solos são classificados como Latossolo Amarelo de textura-média-argilosa, com pH ácido (3,7 a 3,9) e baixa CTC.

### 2.2.2 Cerrado

No Cerrado, o trabalho foi conduzido na Reserva Ecológica do Roncador do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - RECOR/IBGE, localizada a 35 km ao sul de Brasília, DF (15° 55' S; 47° 51' W). As áreas de estudo são classificadas como cerrado *sensu stricto*, forma fisionômica mais comum de Cerrado no Brasil Central, na qual os arbustos não estão cobertos pelas árvores e compartilham a dominância visual com as mesmas e as árvores apresentam em geral, altura inferior a 12 m (EITEN, 1994) (Tabela 1). A precipitação média anual fica entre 1100 e 1600 mm com duas estações, seca e chuvosa, bem definidas (Figura 2). A estação seca se estende de maio a setembro, e mais de 90% da precipitação anual ocorre ao longo da estação chuvosa (outubro-abril). Os solos são classificados como Latossolo Vermelho Escuro, bem drenado, de textura muito argilosa, baixo pH e baixa CTC (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003).

## 2.3 Material e métodos

### 2.3.1 Coleta dos dados

Em Santarém, a coleta foi realizada ao longo de quatro transectos de 50 x 1000 m (20 ha), estabelecidos entre 1998 e 1999, que fazem parte do projeto de cooperação internacional LBA (Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia).

Em Manaus, as coletas foram feitas ao longo de um transecto de 20 x 2500 m (5 ha) estabelecido pelo projeto JACARANDA (uma colaboração entre o INPA e a Agência de Cooperação Internacional do Japão - JICA). O transecto encontra-se demarcado no sentido nortesul, com a entrada no km 34 da estrada vicinal da ZF-2 e se estende por uma toposequência incluindo áreas de floresta de terra-firme no platô (Manaus-platô) e no baixio (Manaus-baixio). A coleta na campinarana (Manaus-campinarana) foi realizada dentro de uma parcela permanente de 1 ha que faz parte do projeto de longo prazo BIONTE, também localizado dentro da ZF-2.

Em São Gabriel da Cachoeira (São Gabriel), a floresta de terra-firme estudada encontra-se à altura do km 55 da BR 307 que atravessa o Parque Nacional do Pico da Neblina. As coletas foram feitas ao longo de um transecto de 20 x 700 m, localizado a oeste da rodovia BR 307 (não pavimentada).

Em Brasília, as duas áreas de cerrado *s.s.* escolhidas (200 x 500 m cada) integram o experimento de longa duração que estuda os efeitos do fogo no bioma Cerrado (Projeto Fogo). Uma das áreas vem sendo submetida a queimadas prescritas (Brasília-queimada) e esteve protegida contra o fogo por 18 anos, sofrendo desde o ano de 1992, um regime de queimas a cada dois anos no final da estação seca (setembro). A outra área (Brasília-sem queima) encontra-se protegida do fogo desde 1974 (ver detalhes em NARDOTO, 2000; NARDOTO et al., no prelo).

#### 2.3.1.1 Coleta de folhas

Em Santarém, Manaus e Brasília, a seleção das espécies foi baseada no Índice de Valor de Importância (IVI, que corresponde à importância de cada espécie de acordo com sua abundância, frequência e dominância; CURTIS et al., 1950), os quais foram obtidos através de inventários previamente realizados nessas áreas, onde todos os indivíduos já estavam mapeados, plaqueados, e a maioria deles identificados ao nível de espécie. A amostragem foi realizada de acordo com a habilidade potencial das plantas em fixar N<sub>2</sub> atmosférico (indivíduos pertencentes às famílias Caesalpinaceae, Fabaceae e Mimosaceae, segundo a classificação de Cronquist (1988) (referidas

aqui como leguminosas) ou não (indivíduos pertencentes a outras famílias de plantas superiores, exceto as leguminosas, referidas aqui como não-leguminosas) (ALLEN; ALLEN, 1981; FARIA et al., 1989; GUEHL et al., 1998; MOREIRA et al., 1992). Os indivíduos capazes de fixar N<sub>2</sub> terão valores de  $\delta^{15}\text{N}$  próximos a 0 ‰ caso estejam fixando N<sub>2</sub> da atmosfera (HÖGBERG, 1997).

Das árvores selecionadas na área de São Gabriel da Cachoeira, coletou-se material para posterior identificação, que foi realizada pela equipe do Dr. Niro Higuchi, Departamento de Manejo Florestal, INPA, Manaus, AM. A maioria dos indivíduos foi identificada ao nível de espécie e posteriormente as árvores foram separadas em leguminosas e não-leguminosas.

Entre 120 e 200 indivíduos foram amostrados em cada área estudada. Em Santarém e Manaus, foram amostradas árvores com diâmetro à altura do peito (DAP) a partir de 10 cm e em São Gabriel, foram amostradas árvores a partir de 5 cm de DAP. Em Brasília, foram selecionados indivíduos de 40 espécies (leguminosas e não-leguminosas) pertencentes aos três estratos da vegetação: arbóreo (com DAP > 5 cm), arbustivo e herbáceo. Com a ajuda de um podão, foram coletadas folhas de diferentes galhos da copa de cada indivíduo. Quando necessário, um escalador (“mateiro”) utilizou uma escada de alumínio ou “peconha” para alcançar a copa da árvore. Depois de coletadas, folhas verdes completamente expandidas e sadias foram selecionadas, formando uma amostra composta de cerca de 100 a 200 g de folhas por indivíduo.

#### 2.3.1.2 Coleta de serapilheira

Em cada área estudada, foram retiradas entre 10 e 15 amostras de serapilheira fina (folhas, partes reprodutivas e galhos < 1 cm de diâmetro), usando como referência, quadrados de 50 x 50 cm lançados aleatoriamente sobre a superfície do solo.

#### 2.3.1.3 Coleta de solo

Para a coleta de amostras de solo nas áreas de Santarém, Manaus e São Gabriel, foram abertas trincheiras nas quais retiraram-se amostras nos intervalos de 0 a 5, 5 a 10, 10 a 20, 20 a 30, 30 a 40 e 40 a 50 cm. Em Brasília, amostras de solo foram coletadas com a ajuda de um trado nos mesmos intervalos que nas outras áreas de coleta.

#### 2.3.1.4 Período de amostragem

O período de amostragem do presente estudo foi de janeiro de 2002 a outubro de 2003. Em todas as áreas, as amostras foram coletadas durante a estação chuvosa. Amostras adicionais, para comparações sazonais, foram coletadas nas áreas de Santarém e Brasília durante a estação seca, sendo que as amostras de material foliar foram realizadas nos mesmos indivíduos previamente amostrados na estação chuvosa. Os dados obtidos na estação seca tanto em Santarém como em Brasília-sem queima e Brasília-queimada foram utilizados apenas quando feitas comparações entre os períodos de coleta. Em todas as outras ocasiões, foram apresentados ao longo do texto os dados obtidos na estação chuvosa para estas áreas.

### 2.3.2 Análises químicas e isotópicas

#### 2.3.2.1 Determinação isotópica de N e C e determinação de N e C total

O material foliar e a serapilheira foram primeiramente secos em estufa a 65 °C por 72 h e depois moídos a fino pó. As amostras de solo foram secas ao ar e destorroadas em peneira de 2 mm. Sub-amostras de solo foram obtidas através do quarteador de Jones, e destas foram removidas as raízes e resto da serapilheira, para finalmente serem moídas finamente.

Do material previamente preparado, pesou-se uma sub-amostra de 1,5 a 2 mg do material vegetal ou de 10 a 30 mg de solo acondicionadas em cápsula de alumínio. Essas cápsulas foram introduzidas num analisador elementar (Carla Erba modelo 1110, Milão, Itália), que por combustão determina a concentração de N e C total. O gás proveniente da combustão foi purificado numa coluna de cromatografia gasosa e introduzido diretamente num espectrômetro de massas – para razões isotópicas ThermoQuest-Finnigan Delta Plus (Finnigan-MAT, Califórnia, EUA) no laboratório de Ecologia Isotópica (Centro de Energia Nuclear na Agricultura - USP).

A abundância natural de  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$  são expressas como desvios por mil (‰) de um padrão internacionalmente reconhecido, através da eq. (1):

$$\delta = (R_{\text{amostra}} / R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

onde R é a razão molar  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ou  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  na amostra e no padrão. O padrão usado para o carbono foi o Peedee Belemnite (PDB; rocha calcária da região do Grand Canyon, EUA) enquanto o padrão para o nitrogênio foi o ar atmosférico. A atropina foi utilizada como material

de referência para o material foliar e LECO foi usado para o solo. O erro analítico aceitável para C, N,  $^{13}\text{C}$  e  $^{15}\text{N}$  foi de 0,15 %, 0,01 %, 0,15 ‰ e 0,30 ‰, respectivamente.

#### 2.3.2.2 Determinação de fósforo e cálcio

A análise foi feita nas amostras de material foliar e serapilheira previamente preparados. A determinação de P nessas amostras foi realizada após uma digestão com ácido nítrico + ácido perclórico (proporção 5:1), utilizando 0,5 g de amostra e 6 mL da mistura dos ácidos. Após a digestão, o digerido foi diluído em 50 mL de água deionizada. A concentração de P foi determinada por espectrofotometria utilizando o reativo “metavanadato de amônio + molibdato de amônio”. A concentração de Ca foi determinada por espectrofotometria de absorção atômica (SectrAA-100, Varian Inc.), usando o mesmo extrato (de digestão) e adicionada uma solução 0,25 % de óxido de lantânio para eliminar a interferência de P e Al, sendo utilizado 1 mL do extrato e 9 mL da solução de óxido de lantânio (MALAVOLTA et al., 1997). Para o Ca, o erro analítico do equipamento ficou em cerca de 3 % e para o P, esse erro foi menor que 1 %.

#### 2.3.2.3 Análise físico-química de solo

As análises das características físico-químicas das amostras de solo coletadas em São Gabriel e Manaus-campinarana foram realizadas pelo Departamento de Solos e Nutrição de plantas da ESALQ/USP de acordo com os procedimentos usados pela EMBRAPA (1999) (Tabela 2; Apêndice B).

#### 2.3.2.4 Medição da área e massa seca foliar

Cinco folhas de cada um dos indivíduos amostrados em cada área de estudo foram prensadas e guardadas separadamente. A área foliar foi determinada com a utilização de um “Scanner de mesa” (HP 5550c) acoplado a um PC. Com a imagem da folha convertida em imagem preto e branco (extensão JPEG, 100 DPI), foi determinada a área foliar através do programa ImageJ 1.32j (<http://rsb.info.nih.gov/ij>). Depois de esquadrinhadas, as folhas foram secas em estufa a 60 °C por 48 h e pesadas para a determinação da massa seca foliar

#### 2.3.3 Análises Estatísticas



O teste Kolmogorov-Smirnoff foi utilizado para testar a normalidade dos dados (SOKAL; ROHLF, 1997). Como os dados seguiram uma distribuição normal, foram aplicados testes paramétricos e correlações de Pearson. O Teste-t foi utilizado para testar diferenças quando apenas duas áreas estavam sendo comparadas e ANOVA seguida pelo teste *pos hoc* de Tukey foi utilizada para verificar diferenças quando mais de duas áreas estavam sendo analisadas. As análises estatísticas foram feitas usando o pacote estatístico STATISTICA versão 6.1 para Windows (STATSOFT, Inc. 2004). Diferenças a 5 % de probabilidade foram tidas como significantes. Para efeito de comparação, foram consideradas ao longo de todo o texto como “floresta de terra-firme” as áreas: Santarém, Manaus-platô e São Gabriel. Na comparação do cerrado *s.s.* com a floresta de terra-firme foi utilizada a área Santarém, uma vez que essas duas regiões apresentam uma maior similaridade na duração da estação seca se comparado às demais áreas amostradas.

## **2.4 Resultados**

#### 2.4.1 Caracterização dos solos estudados

Todos os solos estudados apresentaram valores extremamente baixos de soma de bases trocáveis, característicos de solos distróficos, de baixa fertilidade (Tabela 2). No entanto, as diferenças quanto às concentrações de P disponível e  $\text{Ca}^{2+}$  na camada superficial do solo (0 a 5 cm) assim como algumas características relacionadas às bases trocáveis mostraram que o Latossolo de Santarém é o mais fértil entre os solos estudados.

Tabela 2 - Caracterização físico-química dos solos superficiais (0-5 cm de profundidade) das áreas estudadas

Área de estudo	Argila (%)	pH	$\text{C}_{\text{org}}$ (g $\text{kg}^{-1}$ )	$\text{N}_{\text{total}}$ (g $\text{kg}^{-1}$ )	C/N	$\text{P}_{\text{total}}$ (mg $\text{dm}^{-3}$ )	$\text{P}_{\text{disp.}}$ (mg $\text{kg}^{-1}$ )	$\text{Ca}^{2+}$ (mmol $\text{dm}^{-3}$ )	SB (5) (mmol $\text{dm}^{-3}$ )	T (6)	V (7) (%)
<b>Santarém</b>	82 (1)	3,2 (1)	57	4,1	13,8	10,8 (4)	17 (1)	12,0 (4)	18 (4)		9 (1)
<b>Manaus- platô</b>	75 (1,8)	3,7 (1)	30	2,1	13,9		2,7 (8)	1,0 (8)	2 (8)	110 (8)	4 (1)
<b>Manaus- baixio</b>	5-10 (1,8)	3,7 (1)	33	1,8	19,2		8,8 (8)	0 (8)	2 (8)	115 (8)	9 (1)
<b>Manaus- campinarana</b>	15	3,6	18	1,2	16,1	5,0		1	1	61,1	5
<b>São Gabriel</b>	25	3,7	18	1,3	14,9	8,5		2,5	4,6	90,3	6
<b>Brasília-sem queima</b>	74 (3)	4,5 (3)	45	2,4	18,8		0,2 (9)				
<b>Brasília- queimada</b>	66 (3)	4,7 (3)	44	2,3	19,4						

(1) Dados retirados de Telles (2002)

(2) Intervalo do solo: 0-10 cm de profundidade (LUIZÃO, 1994)

(3) Dados retirados de Nardoto; Bustamante (2003)

(4) Dados de Raimundo C. de Oliveira Jr (EMBRAPA, Com. Pessoal)

(5) SB = soma de bases trocáveis ( $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+} + \text{Na}^{+}$ )

(6) T = SB + acidez potencial

(7) V = percentagem de saturação em bases no complexo sortivo

(8) Dados retirados de Neu (2005)

(9) Dados retirados de Resende (2001)

A concentração de N total no solo variou de 1,2 a 4,1 g  $\text{kg}^{-1}$  na camada superficial (0 a 5 cm) (Tabela 2). Apesar da variação encontrada na concentração de N na camada superficial

do solo, ocorreu um decréscimo acentuado na concentração desse elemento em relação à profundidade, chegando em todas as áreas estudadas a menos de  $0,5 \text{ g kg}^{-1}$  a 50 cm de profundidade (Figura 3). Em relação à razão C/N, ocorreu um pequeno decréscimo com a profundidade do solo nas áreas de floresta de terra-firme enquanto nas demais esse padrão não foi observado, onde a razão entre esses dois elementos manteve-se constante ao longo do perfil (Figura 4). Ao considerar os valores da razão C/N e o  $\delta^{15}\text{N}$  do solo encontrados nos intervalos até 50 cm de profundidade em todas as áreas estudadas, obteve-se uma relação inversa entre esses dois parâmetros ( $r = -0,75$ ;  $P < 0,05$ ).

Em relação aos valores isotópicos de carbono e nitrogênio, os perfis de solos de todas as áreas estudadas apresentaram, em geral, um progressivo enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  e principalmente em  $^{15}\text{N}$  com a profundidade (Figuras 5 e 6).

Na região de Manaus, o  $\delta^{15}\text{N}$  do solo foi significativamente maior na área Manaus-platô enquanto não houve diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  entre as áreas Manaus-baixio e Manaus-campinarana ( $P < 0,05$ ) (Figura 5a). Já a concentração de N total no solo não diferiu entre essas três áreas situadas na região de Manaus (Figura 3a). Em relação ao  $\delta^{13}\text{C}$ , o solo sob a floresta de terra-firme de Manaus-platô apresentou valores maiores quando comparado com as outras duas assim como um maior enriquecimento ao longo do perfil ( $\sim 2,0 \text{ ‰}$ ). As áreas Manaus-campinarana e principalmente Manaus-baixio, praticamente não apresentaram alterações nos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  com a profundidade (Figura 6a). Quanto à razão C/N, o solo de Manaus-platô apresentou as menores razões, variando de 13,8 a 11,4 com a profundidade, enquanto os solos de Manaus-campinarana e Manaus-baixio não apresentaram esse mesmo padrão ( $P < 0,05$ ) (Figura 4a).

Os valores mais elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  ocorreram ao longo dos perfis de solo sob as florestas de terra-firme de Santarém e Manaus-platô (Figura 5b) e estes não diferiram significativamente entre si. O solo de São Gabriel apresentou valores de  $\delta^{15}\text{N}$  menores que as outras duas áreas de floresta de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação na Amazônia brasileira ( $P < 0,05$ ). No entanto, a concentração de N total no solo superficial de Santarém foi significativamente maior que em Manaus-platô e São Gabriel ( $P < 0,05$ ), enquanto estas duas últimas áreas não diferiram significativamente entre si (Tabela 2; Figura 3b). Os valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para os solos sob as florestas de terra-firme (Santarém, Manaus-platô e São Gabriel) variaram de  $-28,4$  a  $-26,0 \text{ ‰}$  com um progressivo enriquecimento ao longo do perfil (Figura 6b), mas não foram encontradas

diferenças significativas entre eles. Os solos superficiais (0 a 5 cm de profundidade) dessas florestas de terra-firme apresentaram as menores razões C/N (entre 13,8 e 14,9) dentre todos os solos estudados (Tabela 2; Figura 4b).

Não foram encontradas diferenças significativas para  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , concentração de N total e razão C/N no solo entre estação chuvosa e seca nas áreas Santarém, Brasília-sem queima e Brasília-queimada. Dessa forma, os dados da estação chuvosa e da estação seca de uma mesma área foram agrupados. Os perfis de solo de Santarém foram consistentemente mais enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  do que das áreas de cerrado *s.s.* (Brasília-sem queima e Brasília-queimada) ( $P < 0,05$ ) (Figura 5c) enquanto os solos das áreas de cerrado *s.s.* foram consistentemente mais enriquecidos em  $^{13}\text{C}$  do que de Santarém (Figura 6c). Os solos das áreas de cerrado *s.s.* apresentaram as maiores variações no  $\delta^{15}\text{N}$  ao longo dos primeiros 50 cm de profundidade ( $\sim 4\%$ ) dentre todos os solos estudados (Figura 5c). Já a concentração de N total ao longo do perfil de solo não diferiu entre o Latossolo de Santarém e os Latossolos das duas áreas de cerrado *s.s.*, exceto na camada superficial do solo (0-5 cm), onde foi significativamente maior no solo de Santarém (Tabela 2; Figura 3c) e a razão C/N do solo de Santarém foi consistentemente menor do que dos solos das áreas de cerrado *s.s.* ( $P < 0,05$ ) (Figura 4c).

Ao comparar as duas áreas de cerrado *s.s.*, o  $\delta^{13}\text{C}$  da área Brasília-queimada foi consistentemente mais enriquecido ao longo do perfil de solo (0 a 50 cm de profundidade) do que da área Brasília-sem queima (Figura 6c), mas esses solos não diferiram entre si quanto à concentração de N total,  $\delta^{15}\text{N}$  e razão C/N.

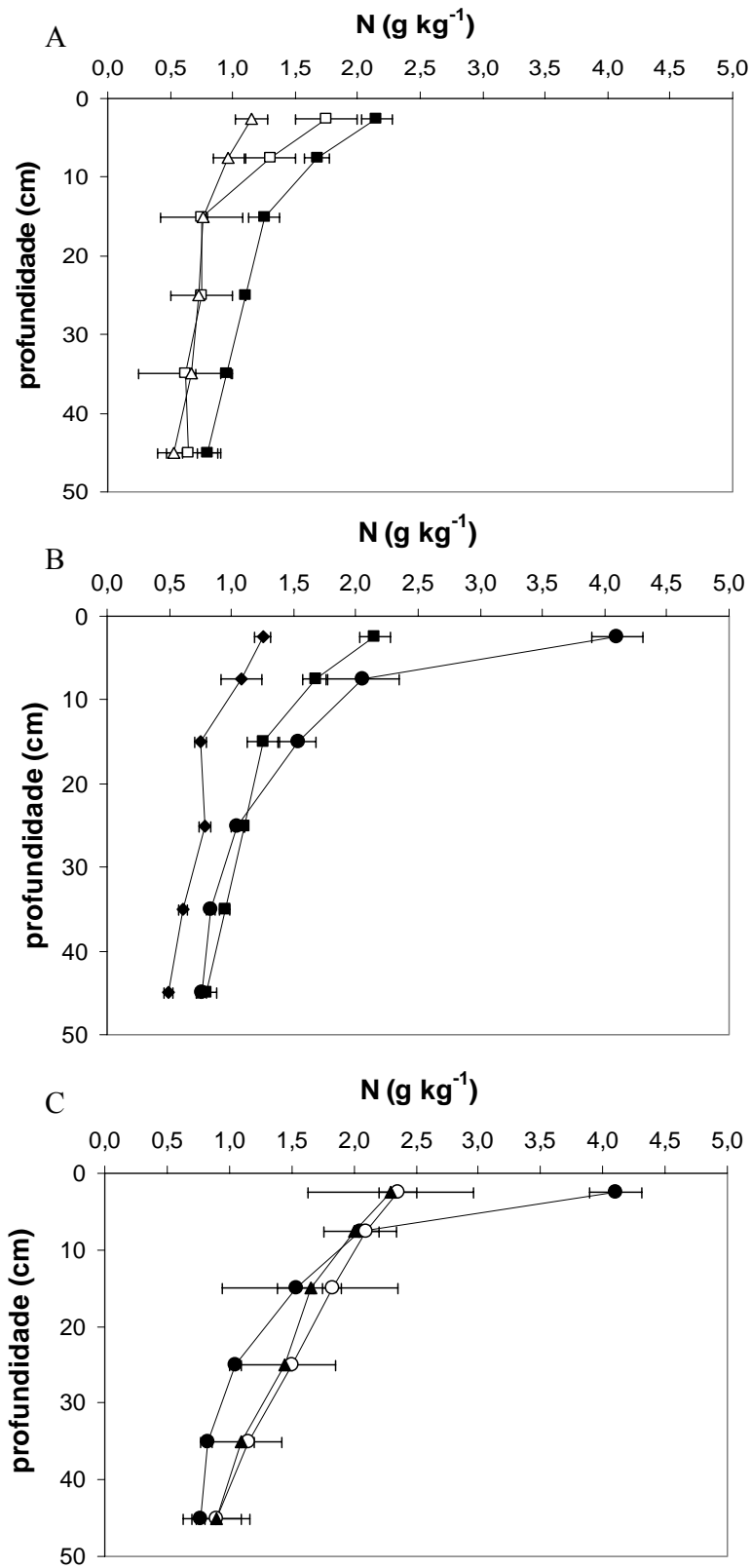


Figura 3 - Variação na concentração de N total (g kg<sup>-1</sup>) (média ± EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô (■), Manaus-baixio (□) e Manaus-campinarana (Δ); B. Santarém (●), Manaus-platô (■) e São Gabriel (◆); C. Santarém (●), Brasília-sem queima (○) e Brasília-queimada (▲)

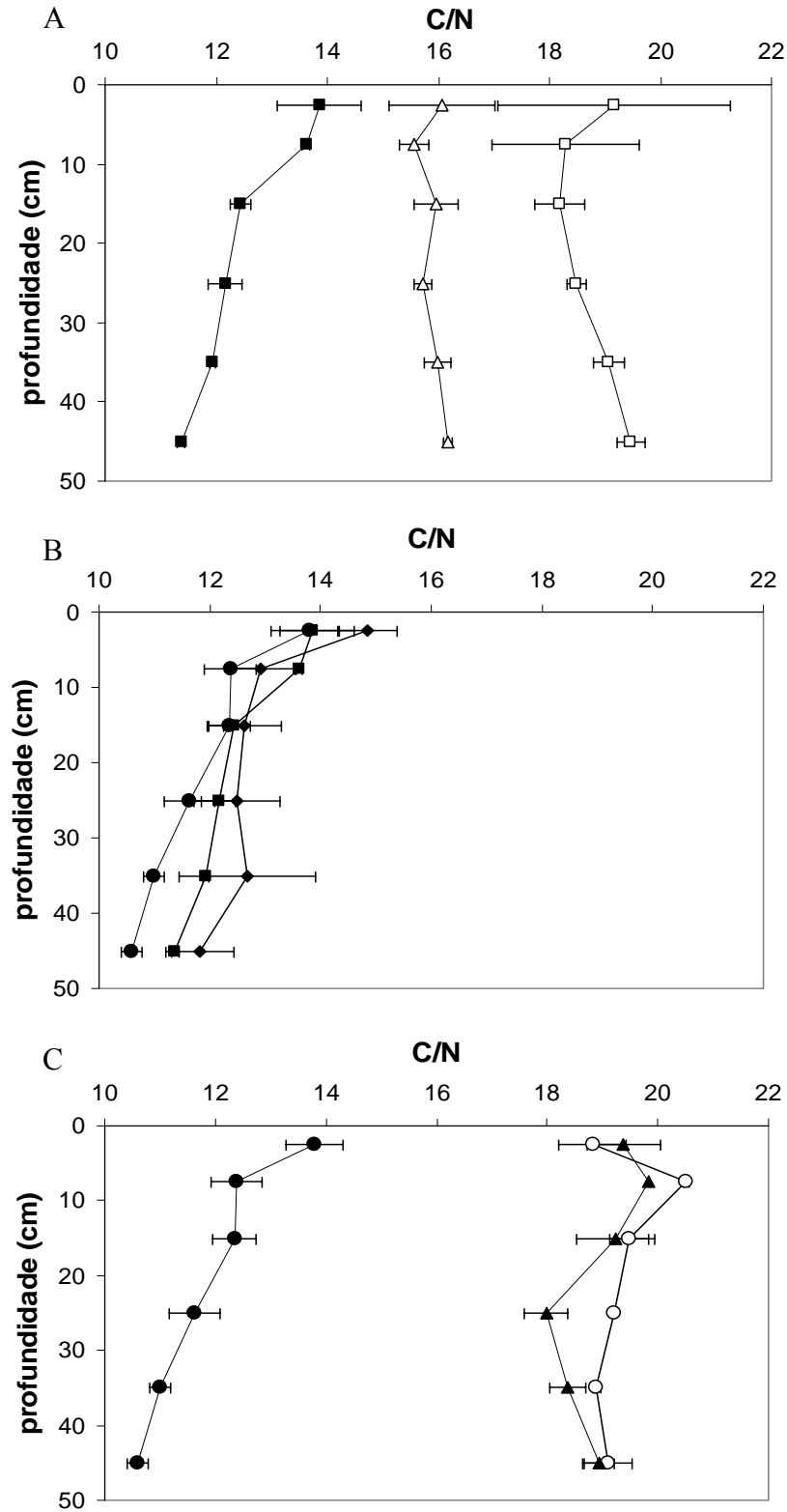


Figura 4 - Variação na razão C/N (média  $\pm$  EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô (■), Manaus-baixio (□) e Manaus-campinarana (Δ); B. Santarém (●), Manaus-platô (■) e São Gabriel (◆); C. Santarém (●), Brasília-sem queima (○) e Brasília-queimada (▲)

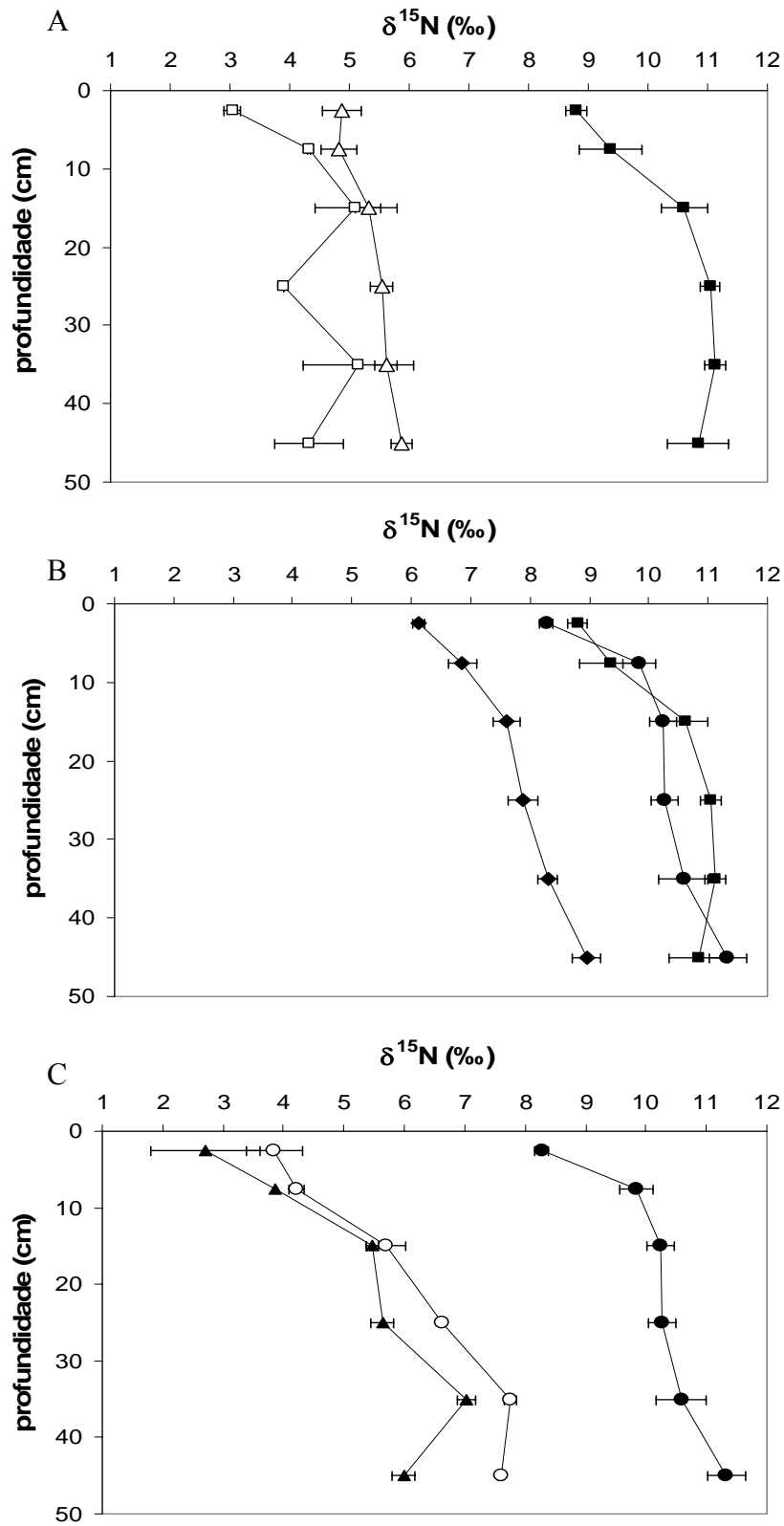


Figura 5 - Variação do  $\delta^{15}\text{N}$  (média  $\pm$  EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô (■), Manaus-baixio (□) e Manaus-campinarana (△); B. Santarém (●), Manaus-platô (■) e São Gabriel (◆); C. Santarém (●), Brasília-sem queima (○) e Brasília-queimada (▲)

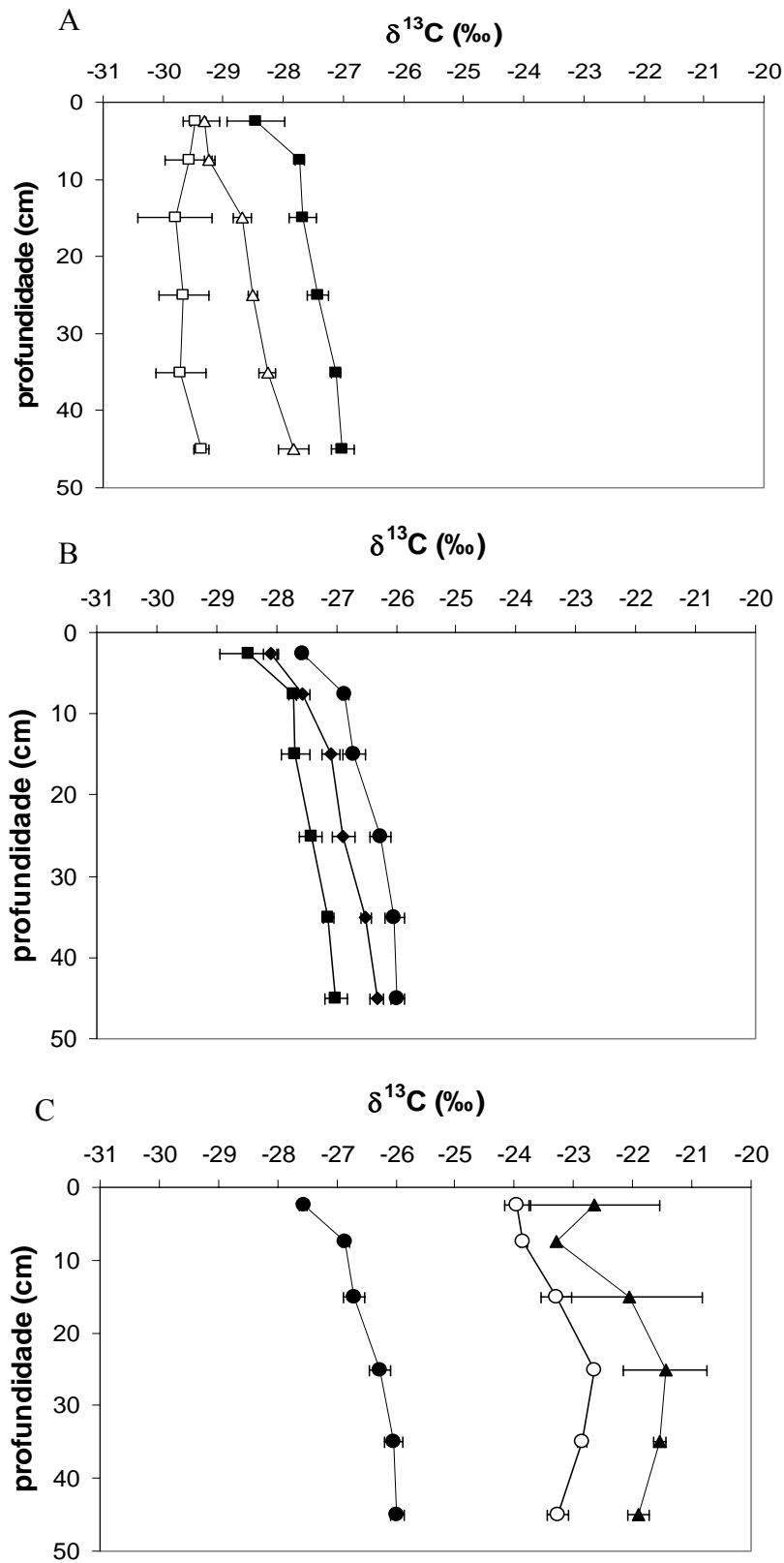


Figura 6 - Variação do  $\delta^{13}\text{C}$  (média  $\pm$  EP) ao longo de perfis de solo das áreas estudadas. A. Manaus-platô (■), Manaus-baixio (□) e Manaus-campinarana ( $\Delta$ ); B. Santarém (●), Manaus-platô (■) e São Gabriel (◆); C. Santarém (●), Brasília-sem queima (o) e Brasília-queimada (▲)



#### 2.4.2 Variação no $\delta^{15}\text{N}$ foliar de plantas leguminosas e não-leguminosas

O  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre as espécies de leguminosas e não-leguminosas não diferiu dentro de uma mesma área, exceto na área Brasília-queimada onde as leguminosas tiveram um valor médio de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar maior que as não-leguminosas ( $P < 0,05$ ) (Figura 7). Como na maioria dos casos, os resultados para  $\delta^{15}\text{N}$  foliar não diferiram significativamente entre as leguminosas e não-leguminosas amostradas dentro de uma mesma área, os dados a serem discutidos (quando não especificados) incluem tanto as leguminosas como não-leguminosas de uma mesma área.

Na floresta de terra-firme de Santarém os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar foram os mais enriquecidos dentre todas as áreas estudadas ( $P < 0,05$ ). No outro extremo ficaram as áreas de cerrado *s.s.*, onde a maioria dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar foram negativos (Figura 7).

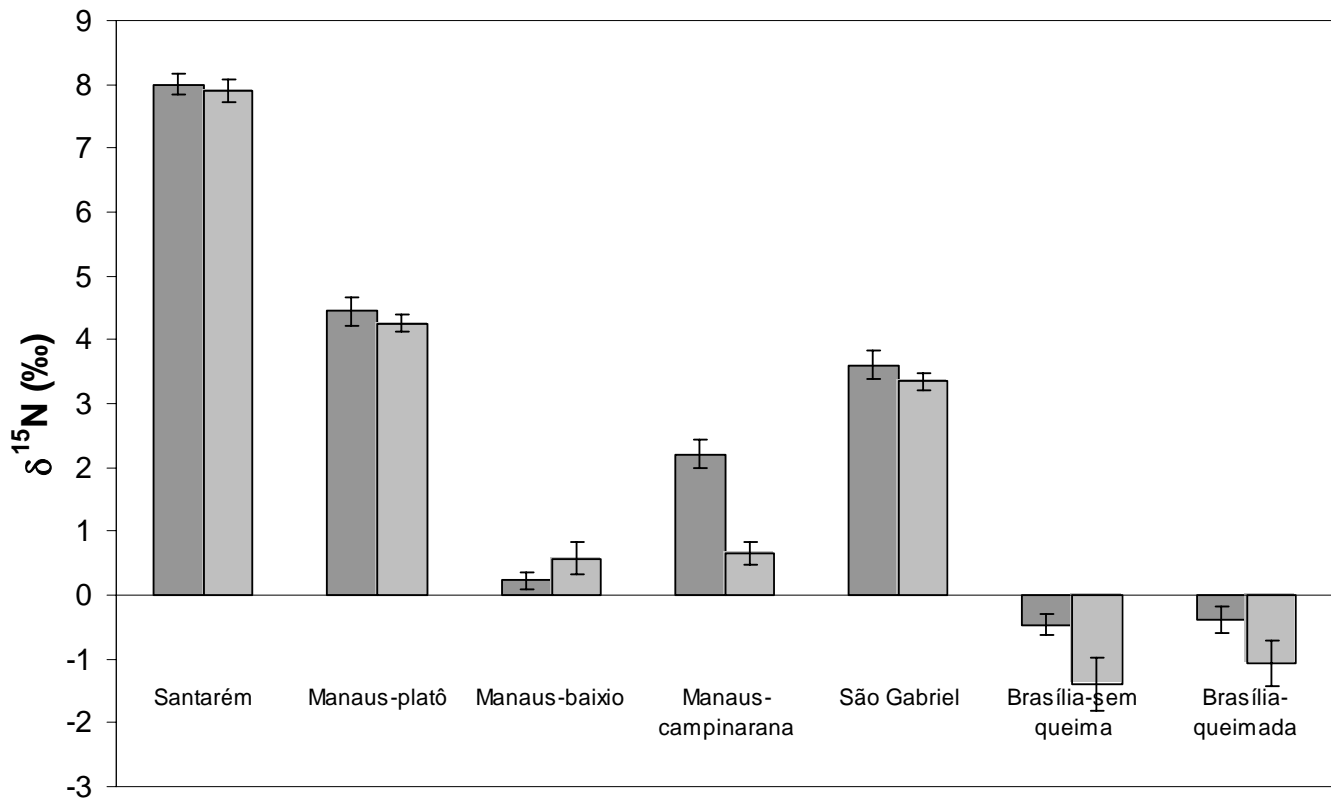


Figura 7 - Valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (‰) (média  $\pm$  EP) das espécies de leguminosas (em cinza) e não-leguminosas (em rajado) das áreas estudadas

Na região de Manaus não foram encontradas diferenças significativas entre o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar das áreas Manaus-baixio e Manaus-campinarana. No entanto, as espécies lenhosas dessas duas áreas apresentaram valores menores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar quando comparado aos das árvores da área Manaus-platô ( $P < 0,05$ ) (Figura 7; Anexo A). Na Figura 8, por exemplo, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar para quatro gênero ou espécie de leguminosas (Figura 8a) e quatro de não-leguminosas (Figura 8b) ocorrendo nessas áreas, mostrou que um mesmo gênero ou espécie apresentou valores isotópicos de N distintos dependendo da área onde foi amostrado, sendo que nas áreas Manaus-baixio e Manaus-campinarana ocorreram valores mais empobrecidos em  $^{15}\text{N}$ , independentemente do gênero selecionado ( $P < 0,05$ ).

A

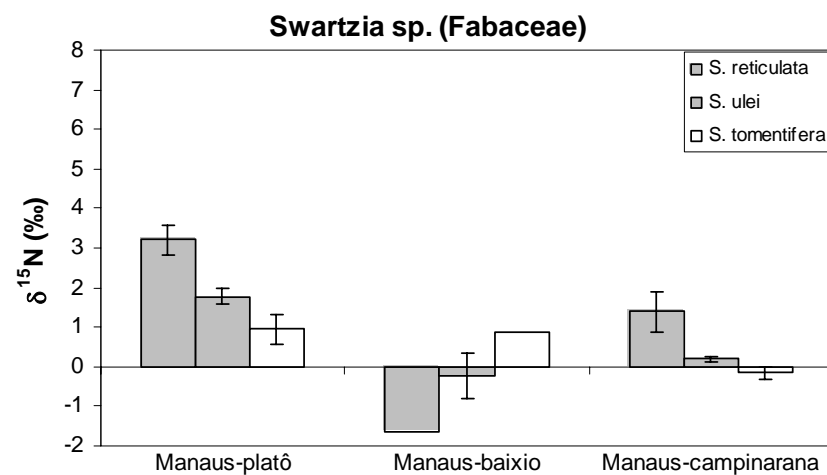
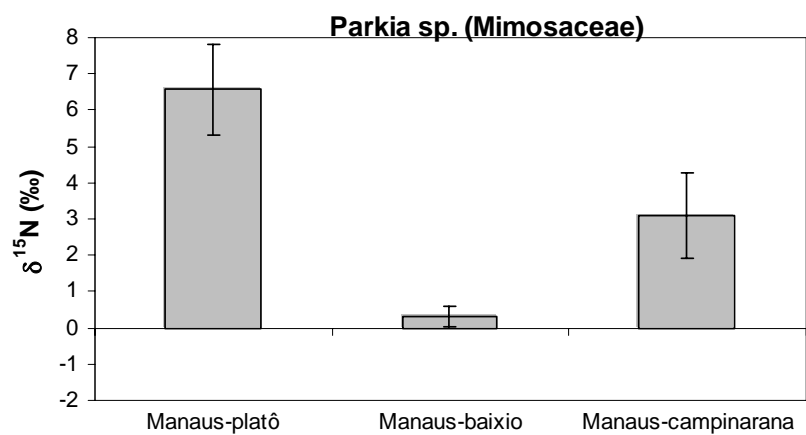
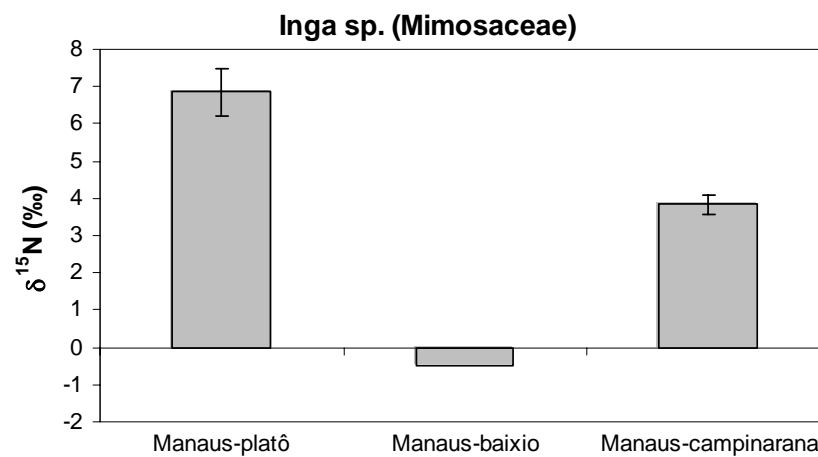
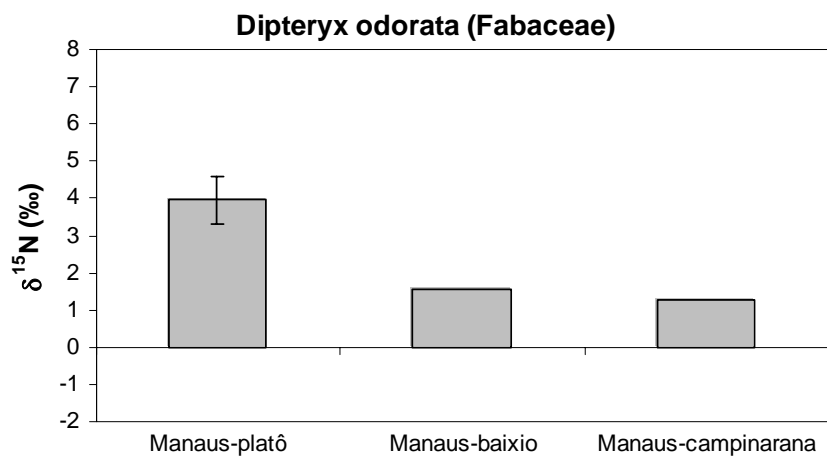


Figura 8 – Valores (média e EP) de δ<sup>15</sup>N foliar para quatro espécies de leguminosas (A) e não-leguminosas (B) ocorrendo nas áreas Manaus-platô, Manaus-baixio e Manaus-campinarana

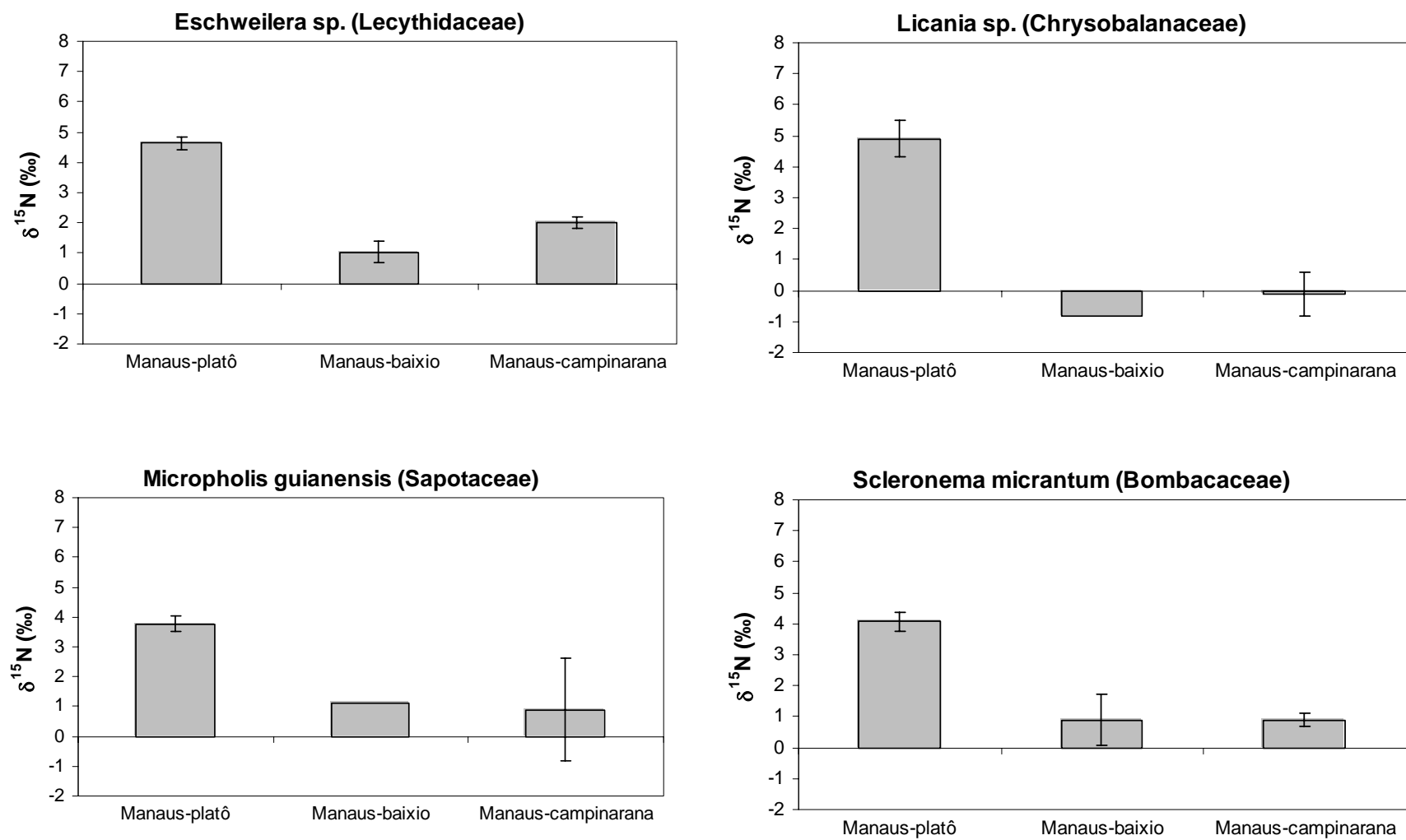
**B**

Figura 8 – Valores (média e EP) de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar para quatro espécies de leguminosas (A) e não-leguminosas (B) ocorrendo nas áreas Manaus-platô, Manaus-baixio e Manaus-campinarana

Ao testar diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre as áreas de floresta de terra-firme (Santarém, Manaus-platô e São Gabriel) verificou-se que em Santarém ocorreram os valores foliares mais enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  ( $P < 0,05$ ). As áreas de floresta de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação considerado, apresentaram uma tendência de quanto maior a duração da estação seca e menor a precipitação na região, mais enriquecidas em  $^{15}\text{N}$  serem as folhas das espécies coletadas ( $P < 0,05$ ) (Figura 9; Anexo A).

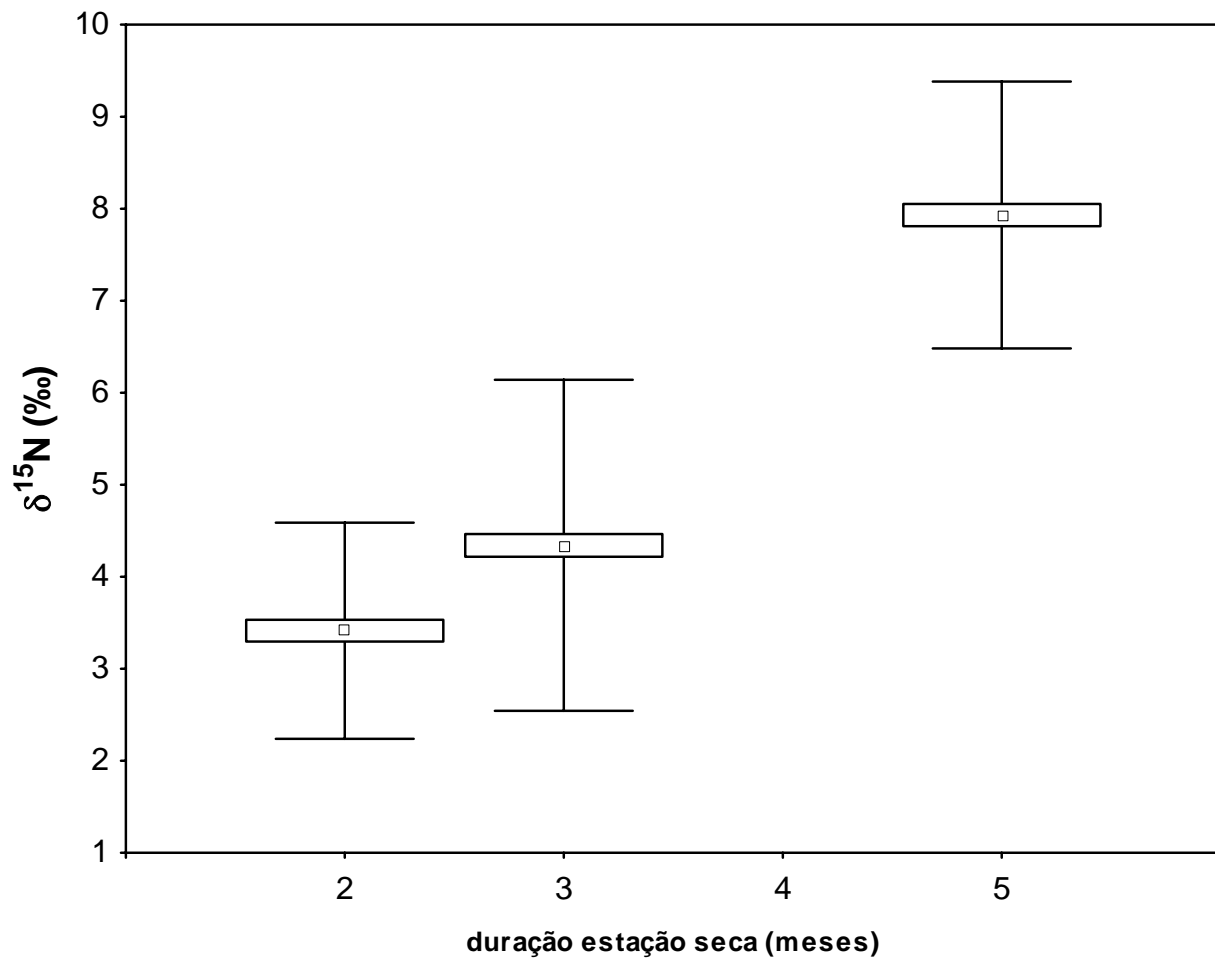


Figura 9 - Relação entre o valor médio de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (‰) e duração da estação seca (número de meses consecutivos com precipitação mensal  $< 100$  mm) nas áreas de floresta de terra-firme: Santarém (5 meses), Manaus-platô (3 meses) e São Gabriel (2 meses). As barras verticais mostram o desvio padrão e os retângulos mostram o erro padrão

Algumas leguminosas, principalmente aquelas que pertencem à família Fabaceae, provavelmente estavam fixando N nas áreas Manaus-platô e São Gabriel na época das coletas. Portanto, nas análises estatísticas, esses indivíduos foram considerados separadamente das demais leguminosas amostradas nessas áreas. Na área Manaus-platô, o valor médio do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (média  $\pm$  desvio padrão) das não-leguminosas foi de  $4,3 \pm 1,5 \text{ ‰}$  e os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar encontrados para as seguintes espécies de leguminosas foram significativamente menores: *Swartzia tomentifera* ( $0,95 \pm 0,74 \text{ ‰}$ ) e *Swartzia ulei* ( $1,61 \pm 0,41 \text{ ‰}$ ) (Figura 8a) assim como para *Andira micrantha* ( $0,56 \text{ ‰}$ ), *Ormosia paraensis* ( $1,55 \text{ ‰}$ ) e *Ormosia grossa* ( $1,71 \pm 0,68 \text{ ‰}$ ). Em São Gabriel, a média do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar para as não-leguminosas foi de  $3,4 \pm 1,2 \text{ ‰}$  e duas das espécies amostradas pertencentes à família Fabaceae tiveram valores menores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar ( $P < 0,05$ ): *Swartzia corrugata* ( $0,74 \text{ ‰}$ ) e uma Fabaceae não identificada ( $0,65 \text{ ‰}$ ).

Ao comparar a área de floresta de terra-firme de Santarém com as áreas de cerrado *s.s.*, valores foliares consistentemente mais enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  foram observados em Santarém ( $P < 0,05$ ) (Anexo A). No entanto, o valor médio do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar em Santarém foi maior na estação chuvosa do que na estação seca ( $P < 0,05$ ). Considerando-se as 40 espécies coletadas nas áreas de cerrado *s.s.*, entre leguminosas e não-leguminosas, a grande variação observada no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar ( $\sim 10 \text{ ‰}$ ) demonstrou haver uma grande variação inter-específica entre as espécies de Cerrado nas áreas Brasília sem-queima e Brasília-queimada (Figura 10). Como consequência desta grande variabilidade nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar, fatores como sazonalidade (estação chuvosa x seca) e a frequência de queimadas não causaram entre áreas amostradas diferenças significativas, tanto para espécies de leguminosas como para não-leguminosas. No entanto, a variação no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar das espécies de leguminosas amostradas tanto na área Brasília-sem queima como Brasília-queimada foi menor que a variação obtida para as espécies de não-leguminosas amostradas nessas mesmas áreas (Figura 10).

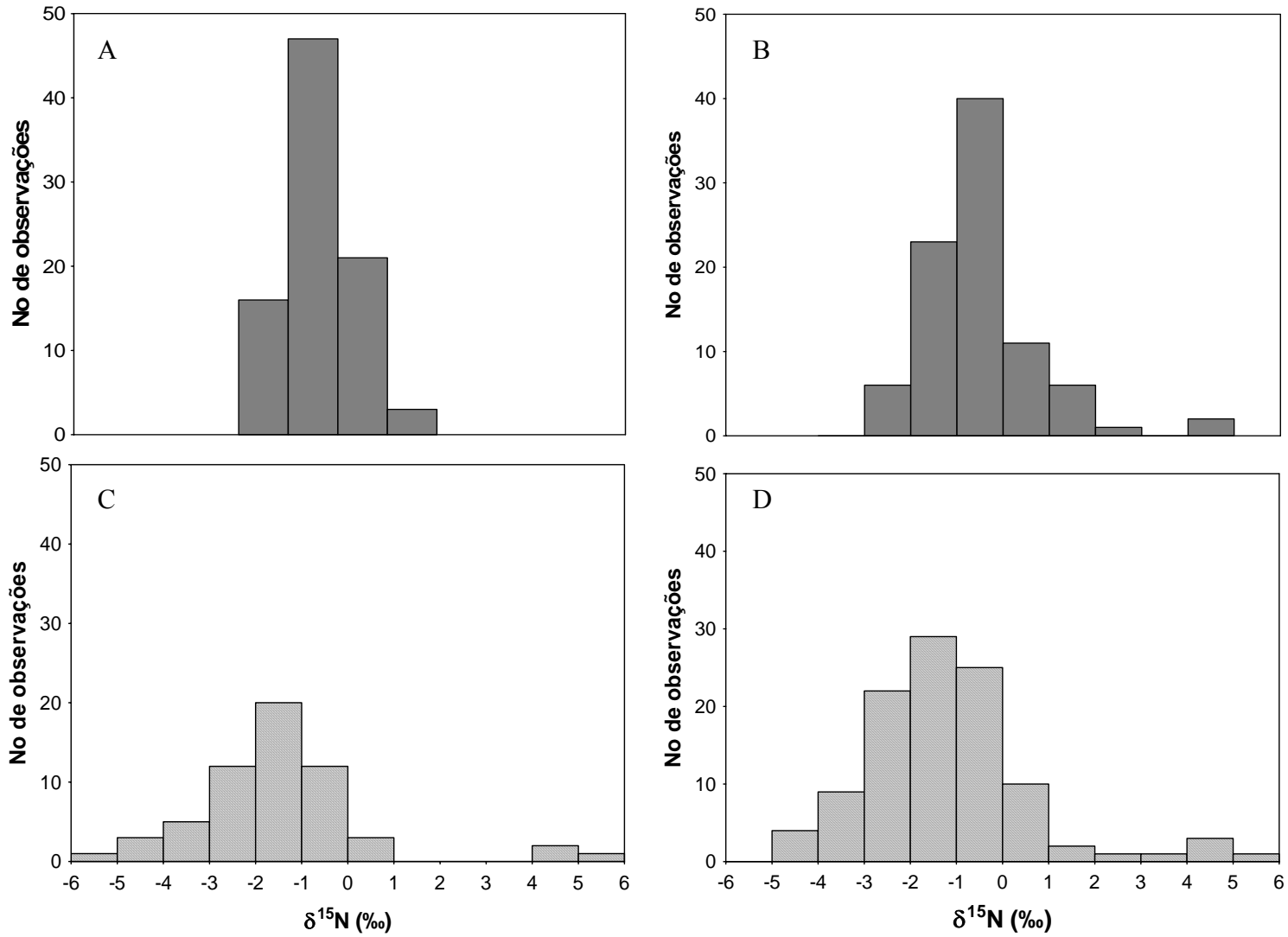


Figura 10 – Distribuição do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar das espécies coletadas nas áreas de cerrado *s.s.*. A. leguminosas em Brasília-sem queima; B. leguminosas em Brasília-queimada; C. não-leguminosas em Brasília-sem queima; D. não-leguminosas em Brasília-queimada

### 2.4.3 Composição nutricional de plantas leguminosas e não-leguminosas

A concentração de N foliar foi maior nas espécies de leguminosas tanto nas áreas da Amazônia como nas áreas de cerrado *s.s.* ( $P < 0,05$ ) (Tabela 3). O carbono orgânico na maioria das espécies ficou entre 45 e 55 % da massa seca foliar em todas as áreas estudadas. As leguminosas apresentaram razões C/N foliares menores que as não-leguminosas ( $P < 0,05$ ) em todas as áreas. Apesar das concentrações de P foliar nas leguminosas terem sido maiores que nas não-leguminosas em algumas áreas, no geral, todas as plantas apresentaram uma elevada razão N/P foliar, independentemente da área de coleta (Tabela 3). Em relação à razão C/P foliar não foram encontradas diferenças significativas entre as leguminosas e não-leguminosas, exceto na área Manaus-campinarana onde as leguminosas apresentaram razões C/P foliares menores que as não-leguminosas ( $P < 0,05$ ) (Tabela 3).

As concentrações de N e P foliar das leguminosas assim como das não-leguminosas foram semelhantes entre as três áreas estudadas na região de Manaus. No entanto, a concentração de Ca foliar tanto nas leguminosas como nas não-leguminosas foi significativamente menor na área Manaus-campinarana em relação às duas outras áreas (Manaus-platô e Manaus-baixio) ( $P < 0,05$ ). Por outro lado, a concentração de Ca não foi significativamente diferente entre as leguminosas e não-leguminosas amostradas dentro de uma mesma área (Tabela 3). A razão C/N foi significativamente maior em Manaus-baixio do que nas outras duas áreas (Anexo A). Apesar das razões N/P foliares terem sido elevadas, a concentração de P foliar foi maior nas leguminosas do que nas não-leguminosas tanto em Manaus-platô como Manaus-campinarana (Tabela 3).

As florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação considerado apresentaram as maiores concentrações de N foliar e as menores razões C/N tanto para as leguminosas como para as não-leguminosas dentre todas as áreas estudadas (Tabela 3). Essas florestas de terra-firme não apresentaram diferenças significativas entre suas concentrações foliares de N (Anexo A). As concentrações foliares de P foram similares entre Santarém e São Gabriel, mas foram maiores que em Manaus-platô ( $P < 0,05$ ), enquanto, que no geral, as árvores em Santarém tiveram o dobro de concentração de Ca nas folhas comparado às árvores de Manaus-platô e São Gabriel ( $P < 0,05$ ) (Tabela 3). Ao comparar as leguminosas e não-leguminosas nessas áreas, a concentração de P foliar foi maior nas leguminosas de Santarém e Manaus-platô, mas o mesmo não ocorreu em São Gabriel ( $P < 0,05$ ) (Tabela 3), enquanto a



concentração de Ca foliar não diferiu entre as leguminosas e não-leguminosas em todas as florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação considerado.

A floresta de terra-firme em Santarém apresentou concentrações de N e P maiores e razões C/N foliares menores que as áreas de cerrado *s.s.* (Brasília sem-queima e Brasília-queimada) (Tabela 3, Anexo A). A concentração foliar de Ca foi semelhante entre as áreas Santarém e Brasília-queimada, porém maior que em Brasília-sem queima ( $P < 0,05$ ). Enquanto em Santarém não houve diferença sazonal nas concentrações foliares de N e Ca, a concentração de P foliar foi maior durante a estação chuvosa ( $P < 0,05$ ). Esse padrão foi observado tanto para as leguminosas como para as não-leguminosas. No entanto, nas áreas Brasília-sem queima e Brasília-queimada, os valores de concentração foliar de N obtidos durante a estação chuvosa foram significativamente maiores do que os valores obtidos na estação seca ( $P < 0,05$ ) enquanto que as concentrações de P e Ca foliar das espécies de Cerrado não apresentaram diferenças significativas entre as estações chuvosa e seca.

Considerando as duas áreas de cerrado *s.s.* (Brasília-sem queima e Brasília-queimada), a concentração de N foliar nas espécies de não-leguminosas da área Brasília-sem queima foi significativamente maior ( $P < 0,05$ ) que nas não-leguminosas da área Brasília-queimada. Quanto à concentração foliar de P e Ca não houve diferenças significativas entre as áreas tanto para as espécies leguminosas como não-leguminosas. No entanto, dentro de cada área, as não-leguminosas tiveram valores maiores de Ca foliar que as leguminosas ( $P < 0,05$ ) enquanto a concentração de P foi similar para esses dois grupos de plantas nessas duas áreas de cerrado *s.s.* (Tabela 3).

Tabela 3 - Concentrações de N, P e Ca, e razões C/N, N/P e C/P (média e EP) de espécies de plantas leguminosas (L) e não-leguminosas (NL) para cada área de estudo. Letras superescritas diferentes significam diferenças significativas entre L e NL (Teste T; P < 0,05)

	Santarém		Manaus-platô		Manaus-baixio		Manaus-campinarana		São Gabriel		Brasília-sem queima		Brasília-queimada	
	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL
<b>N (g kg<sup>-1</sup>)</b>	30,3 <sup>a</sup> (0,7)	24,4 <sup>b</sup> (0,7)	23,3 <sup>a</sup> (0,5)	20,3 <sup>b</sup> (0,5)	18,9 <sup>a</sup> (0,6)	14,9 <sup>b</sup> (0,5)	26,1 <sup>a</sup> (1,1)	16,5 <sup>b</sup> (0,6)	27,0 <sup>a</sup> (1,3)	21,9 <sup>b</sup> (0,8)	21,3 <sup>a</sup> (1,2)	13,4 <sup>b</sup> (1,2)	20,3 <sup>a</sup> (1,4)	12,3 <sup>b</sup> (1,5)
<b>P (g kg<sup>-1</sup>)</b>	0,94 <sup>a</sup> (0,04)	0,80 <sup>b</sup> (0,03)	0,67 <sup>a</sup> (0,04)	0,57 <sup>b</sup> (0,03)	0,70 <sup>a</sup> (0,03)	0,64 <sup>a</sup> (0,04)	0,82 <sup>a</sup> (0,09)	0,59 <sup>b</sup> (0,13)	0,92 <sup>a</sup> (0,06)	0,79 <sup>a</sup> (0,04)	0,66 <sup>a</sup> (0,03)	0,57 <sup>a</sup> (0,02)	0,70 <sup>a</sup> (0,03)	0,59 <sup>b</sup> (0,03)
<b>Ca (g kg<sup>-1</sup>)</b>	6,9 <sup>a</sup> (0,7)	8,9 <sup>a</sup> (1,0)	3,4 <sup>a</sup> (0,4)	3,2 <sup>a</sup> (0,4)	4,0 <sup>a</sup> (0,5)	4,9 <sup>a</sup> (1,1)	1,2 <sup>a</sup> (0,2)	1,3 <sup>a</sup> (0,3)	2,7 <sup>a</sup> (0,6)	3,4 <sup>a</sup> (0,4)	2,1 <sup>a</sup> (0,2)	4,7 <sup>b</sup> (0,4)	5,7 <sup>a</sup> (1,2)	7,8 <sup>a</sup> (0,8)
<b>C/N</b>	17,0 <sup>a</sup>	21,0 <sup>b</sup>	23,2 <sup>a</sup>	26,4 <sup>b</sup>	29,4 <sup>a</sup>	36,1 <sup>b</sup>	21,2 <sup>a</sup>	32,8 <sup>b</sup>	19,1 <sup>a</sup>	24,5 <sup>b</sup>	27,3 <sup>a</sup>	36,4 <sup>b</sup>	27,9 <sup>a</sup>	39,4 <sup>b</sup>
<b>N/P</b>	32,3 <sup>a</sup>	30,4 <sup>a</sup>	35,0 <sup>a</sup>	35,4 <sup>a</sup>	26,9 <sup>a</sup>	23,3 <sup>a</sup>	31,8 <sup>a</sup>	27,8 <sup>b</sup>	29,5 <sup>a</sup>	27,6 <sup>b</sup>	32,4 <sup>a</sup>	23,4 <sup>b</sup>	29,1 <sup>a</sup>	20,7 <sup>b</sup>
<b>C/P</b>	562 <sup>a</sup>	621 <sup>a</sup>	820 <sup>a</sup>	912 <sup>a</sup>	773 <sup>a</sup>	847 <sup>a</sup>	729 <sup>a</sup>	881 <sup>b</sup>	559 <sup>a</sup>	633 <sup>a</sup>	832 <sup>a</sup>	935 <sup>a</sup>	778 <sup>a</sup>	903 <sup>a</sup>

#### 2.4.4 Variação no $\delta^{13}\text{C}$ foliar e área foliar específica (AFE)

As folhas das espécies de leguminosas apresentaram um maior enriquecimento em  $^{13}\text{C}$  quando comparadas com as folhas das espécies de não-leguminosas para todas as áreas estudadas na Amazônia ( $P < 0,05$ ) (Tabela 4). No entanto, nas áreas de cerrado *s.s.* o valor médio do  $\delta^{13}\text{C}$  foliar das leguminosas foi menor do que das não-leguminosas, tanto na época chuvosa (Tabela 4), como na época seca ( $P < 0,05$ ).

As leguminosas coletadas nas áreas Manaus-campinarana e Manaus-baixio tiveram uma AFE maior que das não-leguminosas ( $P < 0,05$ ), enquanto o mesmo não ocorreu na área Manaus-platô (Tabela 4). Em relação ao  $N_{\text{massa}}/\text{área}$ , as leguminosas e as não-leguminosas não diferiram significativamente entre si em todas as áreas da região de Manaus ( $P < 0,05$ ).

Ao longo do gradiente de precipitação considerado, a AFE tanto das leguminosas como das não-leguminosas não diferiram estatisticamente entre Santarém e São Gabriel. Porém, a AFE da área Manaus-platô foi significativamente menor tanto nas leguminosas como não-leguminosas quando comparado com as outras duas florestas de terra-firme. A razão  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  foi semelhante, tanto para as leguminosas como não-leguminosas, entre as áreas de florestas de terra-firme.

Ao comparar a floresta de terra-firme de Santarém com as áreas de cerrado *s.s.*, verificou-se que as espécies de Cerrado, tanto as leguminosas como não-leguminosas, tiveram uma menor AFE do que as espécies da floresta ( $P < 0,05$ ). No entanto, a razão  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  não diferiu significativamente entre as espécies da floresta de terra-firme de Santarém e do cerrado *s.s.*

Em relação às duas áreas de cerrado *s.s.*, a AFE média das leguminosas foi maior que das não-leguminosas na área Brasília sem-queima ( $P < 0,05$ ) enquanto na área Brasília-queimada as leguminosas e as não-leguminosas não diferiram significativamente quanto à AFE (Tabela 4). Em relação ao  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  não foram observadas diferenças significativas entre leguminosas e não-leguminosas para ambas as áreas. Ao comparar as duas áreas de cerrado *s.s.*, a AFE das leguminosas da área Brasília sem-queima foi maior que da área queimada ( $P < 0,05$ ), enquanto a AFE das não-leguminosas das duas áreas não diferem estatisticamente entre si. A concentração de  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  também não diferiu entre as áreas de cerrado *s.s.*, tanto para as leguminosas como para as não-leguminosas.

Tabela 4 - Área foliar específica (AFE),  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  e  $\delta^{13}\text{C}$  foliar (média e EP) de espécies de plantas leguminosas (L) e não-leguminosas (NL) para cada área estudada. Letras superescritas diferentes significam diferenças significativas entre L e NL (Teste T;  $P < 0,05$ )

	Santarém		Manaus-platô		Manaus-baixio		Manaus-campinarana		São Gabriel		Brasília-sem queima		Brasília-queimada	
	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL	L	NL
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-30,4 <sup>a</sup> (0,2)	-31,7 <sup>b</sup> (0,2)	-30,6 <sup>a</sup> (0,1)	-31,2 <sup>a</sup> (0,3) (1)	-31,0 <sup>a</sup> (0,2)	-31,4 <sup>a</sup> (0,2)	-31,1 <sup>a</sup> (0,3)	-31,6 <sup>a</sup> (0,2) (1)	-32,9 <sup>a</sup> (0,2)	-33,9 <sup>b</sup> (0,1)	-29,4 <sup>a</sup> (0,2)	-28,7 <sup>b</sup> (0,2)	-28,5 <sup>a</sup> (0,2)	-28,1 <sup>b</sup> (0,2)
AFE ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )	112,1 <sup>a</sup> (10,7)	116,3 <sup>a</sup> (4,8)	83,8 <sup>a</sup> (3,5)	81,5 <sup>a</sup> (3,6)	90,3 <sup>a</sup> (4,9)	77,5 <sup>b</sup> (3,8)	89,6 <sup>a</sup> (4,2)	74,6 <sup>b</sup> (0,38)	131,4 <sup>a</sup> (8,3)	133,9 <sup>a</sup> (4,7)	59,4 <sup>a</sup> (15,9)	48,3 <sup>b</sup> (2,4)	32,2 <sup>a</sup> (2,0)	45,0 <sup>a</sup> (3,3)
$N_{\text{massa}}/\text{área}$ ( $\text{g cm}^{-2}$ )	0,30 <sup>a</sup> (0,04)	0,47 <sup>a</sup> (0,06)	0,26 <sup>a</sup> (0,04)	0,30 <sup>a</sup> (0,04)	0,23 <sup>a</sup> (0,04)	0,22 <sup>a</sup> (0,03)	0,27 <sup>a</sup> (0,04)	0,38 <sup>a</sup> (0,05) (1)	0,31 <sup>a</sup> (0,03)	0,32 <sup>a</sup> (0,03)	0,30 <sup>a</sup> (0,04)	0,37 <sup>a</sup> (0,06)	0,40 <sup>a</sup> (0,08)	0,25 <sup>a</sup> (0,03)

(1) diferentes para  $P < 0,10$

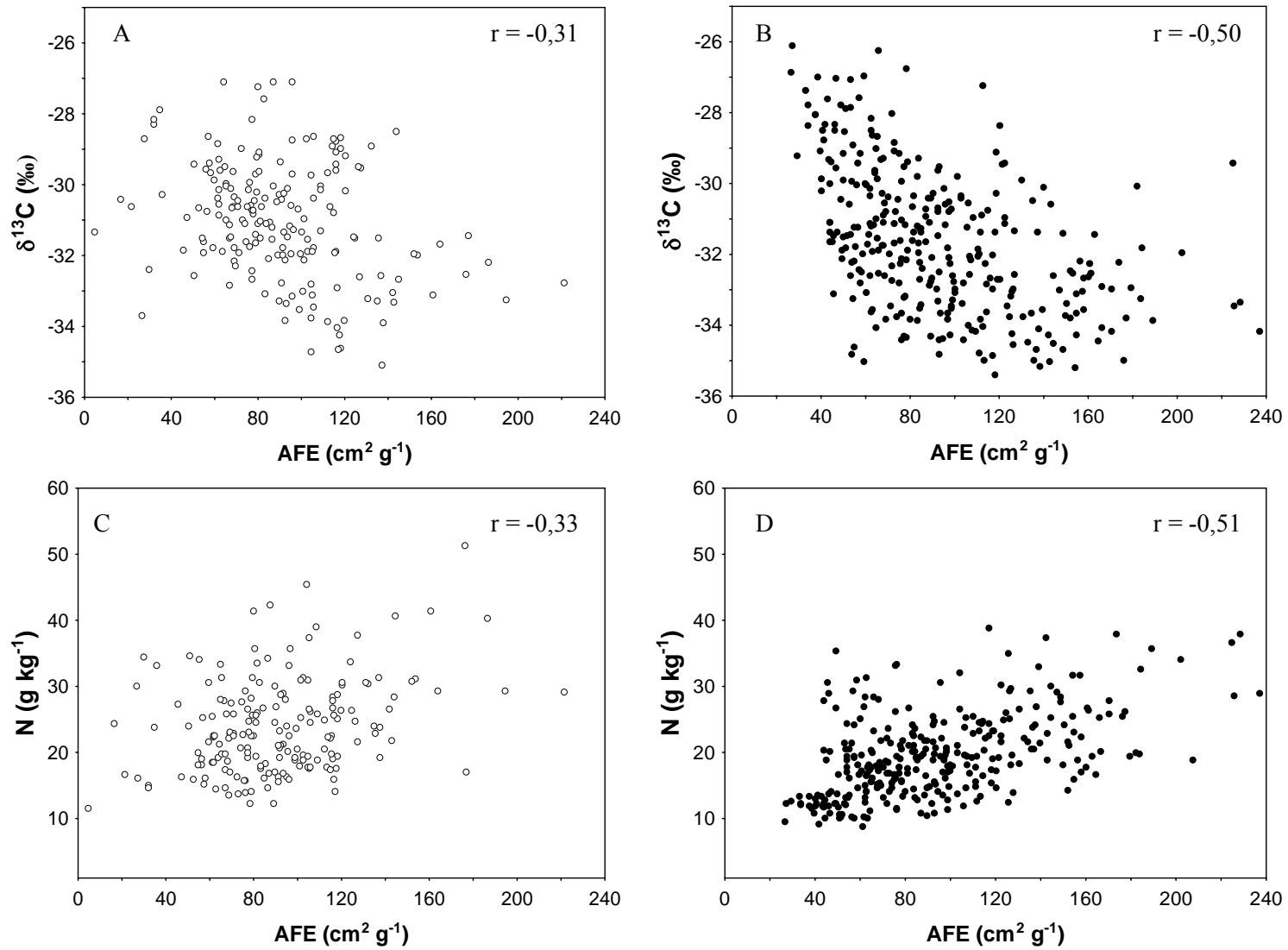


Figura 11 – Relação entre a área foliar específica (AFE) e o  $\delta^{13}\text{C}$  foliar para: A. espécies de leguminosas (o) e B. espécies de não-leguminosas (●) e entre a AFE e a concentração de N foliar para: C. espécies de leguminosas (o) e D. espécies de não-leguminosas (●)

Correlações significativamente negativas foram encontradas entre a AFE e o  $\delta^{13}\text{C}$  foliar tanto para leguminosas ( $r = -0,31$ ) (Figura 11a) como para não-leguminosas ( $r = -0,50$ ) (Figura 11b), enquanto correlações significativamente positivas foram encontradas entre a AFE e a concentração de N foliar, tanto para leguminosas ( $r = 0,33$ ) (Figura 11c) como para não-leguminosas ( $r = 0,51$ ) (Figura 11d). No entanto, tanto para as leguminosas como não-leguminosas, não foram encontradas correlações significativas entre a AFE e o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar.

#### 2.4.5 Relação do $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações foliares de N e P

Incluindo tanto as leguminosas como as não-leguminosas na análise, correlações significativamente positivas foram encontradas entre a concentração foliar de N e o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar ( $r = 0,61$ ) (Figura 12a), a concentração foliar de P e o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar ( $r = 0,48$ ) (Figura 12b), e entre as concentrações foliares de N e P ( $r = 0,57$ ) (Figura 12c). No entanto, incluindo tanto as leguminosas como não-leguminosas na análise, não foram encontradas correlações significativas entre a razão C/N foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r = -0,44$ ) e a razão N/P foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r = 0,21$ ).

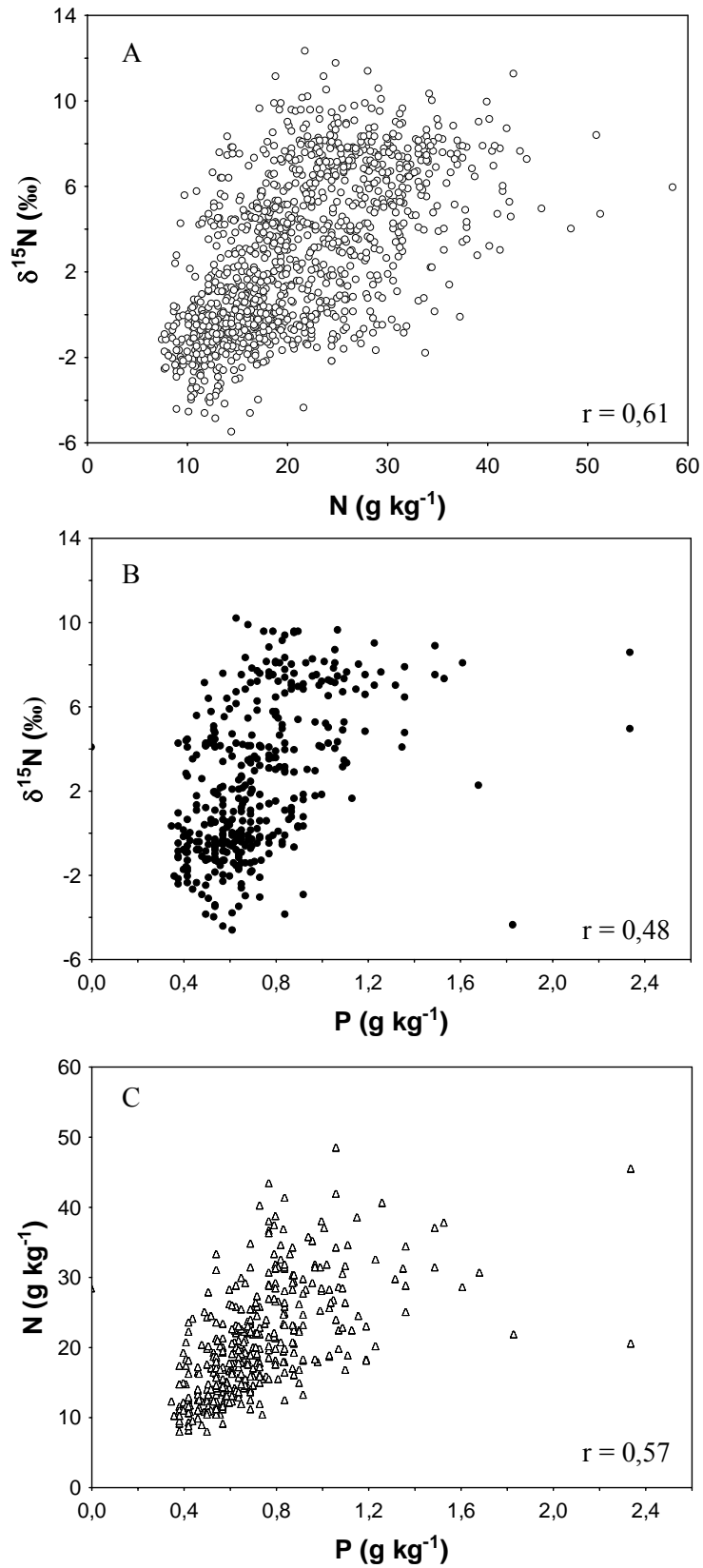


Figura 12 – Relação entre a concentração de N foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (A), concentração de P foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (B) e entre as concentrações de N e P foliares (C)

#### 2.4.6 Composição isotópica e nutricional da serapilheira

Uma característica comum encontrada em todas as áreas estudadas foi uma elevada razão N/P na serapilheira produzida (Tabela 5). Em relação ao  $\delta^{13}\text{C}$  da serapilheira, os valores encontrados para as áreas estudadas na Amazônia não diferiram significativamente entre si, enquanto nas áreas de cerrado *s.s.*, a serapilheira foi mais enriquecida em  $^{13}\text{C}$  ( $P < 0,05$ ). No entanto, na área Brasília-queimada o  $\delta^{13}\text{C}$  foi significativamente maior ao da área Brasília-sem queima (Tabela 5).

Na região de Manaus, a área Manaus-platô apresentou as maiores concentrações de N e Ca e  $\delta^{15}\text{N}$  mais elevado ( $P < 0,05$ ), enquanto as áreas Manaus-baixio e Manaus-campinarana não tiveram diferenças significativas nas concentrações de P e Ca, apesar da área Manaus-baixio ter apresentado uma menor concentração de N na serapilheira e conseqüentemente uma menor razão N/P (Tabela 5).

Dentre as florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação na Amazônia brasileira, a floresta de Santarém destacou-se por ter as mais elevadas concentrações nutricionais e os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  ( $P < 0,05$ ). No entanto, as florestas de terra-firme apresentaram as maiores concentrações de N, P e Ca na serapilheira produzida e um maior enriquecimento em  $^{15}\text{N}$  assim como menores razões C/N e N/P (Tabela 5) quando comparadas às outras áreas estudadas.

Todos os parâmetros analisados na serapilheira não diferiram significativamente entre estação chuvosa e estação seca dentro de uma mesma área, tanto para a floresta de terra-firme de Santarém como para as áreas de cerrado *s.s.* (Brasília-sem queima e Brasília-queimada). Dessa forma, agrupando os dados das duas estações para uma mesma área, obteve-se que tanto os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  assim como as concentrações de N, P e Ca foram maiores na serapilheira em Santarém do que nas áreas de cerrado *s.s.* (Tabela 5). Ao comparar as duas áreas de cerrado *s.s.*, o valor de  $\delta^{15}\text{N}$  e concentração de N na serapilheira produzida na área Brasília-sem queima foi maior que na área Brasília-queimada, tanto na estação chuvosa como na seca ( $P < 0,05$ ) enquanto as concentrações de P e Ca foram semelhantes.



Tabela 5 - Valores (média e EP) de  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , concentrações de N, P e Ca e razões C/N e N/P para serapilheira coletada na época chuvosa nas áreas de estudo

Área de Estudo	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	N	P (g kg <sup>-1</sup> )	Ca	C/N	N/P
<b>Santarém</b>	6,8 (0,2)	-30,5 (0,2)	21,0 (1,2)	0,55 (0,01)	12,1 (1,0)	23,1	38,2
<b>Manaus-platô</b>	3,4 (0,2)	-30,5 (0,2)	15,7 (0,4)	0,27	4,9	29,2	58,2
<b>Manaus-baixio</b>	0,5 (0,2)	-30,4 (0,2)	12,1 (0,5)	0,28	2,6	34,5	43,3
<b>Manaus-campinarana</b>	1,2 (0,1)	-31,1 (0,1)	15,9 (0,2)	0,25 (0,01)	2,4 (0,2)	32,4	63,5
<b>São Gabriel</b>	2,6 (0,2)	-30,2 (0,1)	16,1 (0,5)	0,41 (0,03)	4,0 (0,5)	29,9	39,0
<b>Brasília-sem queima</b>	-1,3 (0,2)	-28,1 (0,1)	10,3 (0,2)	0,28 (0,03)	3,4 (0,3)	46,9	36,9
<b>Brasília-queimada</b>	-2,4 (0,2)	-22,6 (1,1)	6,2 (0,3)	0,22 (0,01)	3,9 (0,5)	71,5	28,8

#### 2.4.7 Diferenças no $\delta^{15}\text{N}$ entre solo, serapilheira e planta

A magnitude da diferença entre os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  do solo (0 a 5 cm de profundidade) ( $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$ ; calculado a partir dos valores médios de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar e  $\delta^{15}\text{N}$  do solo para cada área) variou entre os tipos de solo e vegetação na região de Manaus, entre as florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação e entre a floresta de terra-firme de Santarém e as áreas de cerrado s.s. (Figura 13). Ao comparar a variação no  $\delta^{15}\text{N}$  entre solo, serapilheira e planta, o padrão de variação no  $\delta^{15}\text{N}$  da serapilheira foi mais consistente com a variação do  $\delta^{15}\text{N}$  foliar do que a variação no  $\delta^{15}\text{N}$  do solo em cada uma das áreas estudadas (Figura 13).

Na região de Manaus, o maior valor para  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  foi encontrado na floresta de terra-firme no platô (-4,5) enquanto a área Manaus-baixio teve um  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  de -2,7 e Manaus-

campinarana de -3,0. Entre as florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação considerado, o menor valor encontrado para o  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  foi em Santarém (-0,8). Ao comparar as duas áreas de cerrado *s.s.*, a área Brasília-sem queima apresentou um  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  maior (-4,9) do que a área Brasília-queimada (-3,6).

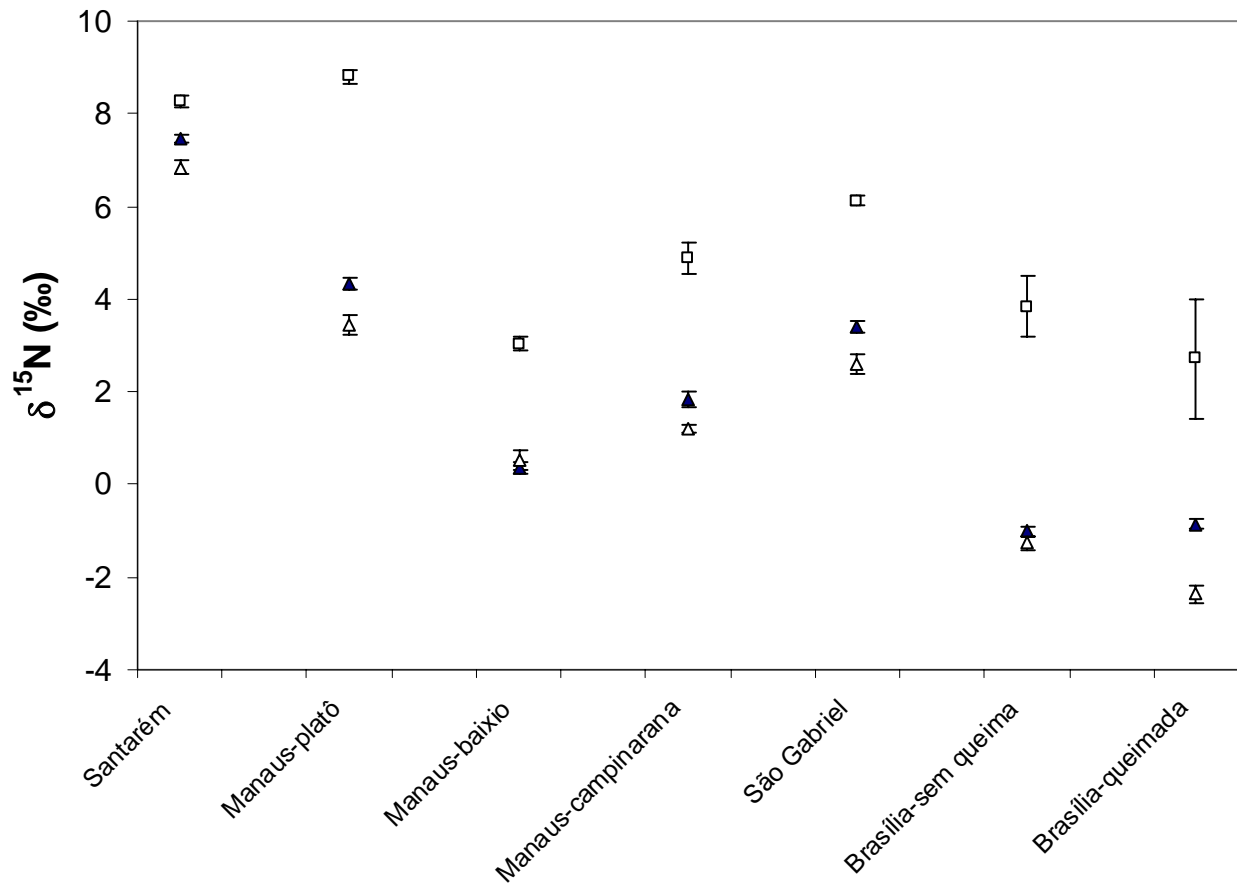


Figura 13 – Diferenças entre os valores (média e EP) de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar (▲),  $\delta^{15}\text{N}$  da serapilheira (△) e do solo (0-5 cm de profundidade) (□)

## 2.5 Discussão

### 2.5.1 Leguminosas - aspectos ecológicos de uma grande demanda por N

As famílias Caesalpinaceae, Fabaceae e Mimosaceae (leguminosas) estão entre as famílias com maior abundância e riqueza de espécies em todas as áreas estudadas (LUIZÃO, 1994; MENDONÇA et al., 1998; VIEIRA et al., 2004). Os inventários na Amazônia têm demonstrado que as florestas de terra-firme apresentam alta diversidade, grande porcentagem de espécies com baixa densidade e baixa similaridade florística, sendo difícil destacar espécies, que de um modo geral, apresentam grande importância na estrutura dessas florestas. No entanto, as famílias com maior densidade e diversidade no dossel são: Leguminosae (*lato sensu*), Arecaceae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Burseraceae, Chrysobalanaceae, Moraceae e Lauraceae, estando as Leguminosae (*lato sensu*) entre as mais abundantes em qualquer região e fitofisionomia na Amazônia (MOREIRA et al., 1992; NELSON; OLIVEIRA, 2001). Do ponto de vista da diversidade, Leguminosae (*lato sensu*) é a família com maior número de espécies nas savanas da América (SOLBRIG, 1996).

Apesar das diferenças na composição isotópica do nitrogênio e nutricionais entre as áreas estudadas, as concentrações foliares de N foram, sistematicamente, maiores nas leguminosas do que nas não-leguminosas, independentemente da área estudada. Esta mesma tendência já foi identificada em outras florestas tropicais e sub-tropicais (AIDAR et al., 2003; OMETTO et al., no prelo; ROGGY et al., 1999a,b; VITOUSEK et al., 2002), no Cerrado (BUSTAMANTE et al., 2004a; SPRENT et al., 1996) e em savanas australianas (SCHMIDT; STEWART, 2003), fato este que pode estar relacionado a uma maior capacidade de assimilação de N pelas leguminosas, vindo confirmar os achados de McKey (1994) de que as leguminosas possuem um estilo de vida com alto requerimento de N.

Uma outra possibilidade estaria no fato de parte do N presente nas leguminosas ser derivado da FBN. Isto pode ser testado através dos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , que ficam entre 0 e 2 ‰ nas plantas que estão fixando  $\text{N}_2$  atmosférico, visto que o valor do  $\delta^{15}\text{N}$  do  $\text{N}_2$  atmosférico é 0 ‰ e considera-se que não há fracionamento isotópico durante o processo de FBN (SHEARER; KOHL, 1986). No entanto, nas florestas de terra-firme estudadas a média foliar de  $\delta^{15}\text{N}$  das leguminosas não foi significativamente diferente das espécies de não-leguminosas, sugerindo que a maioria das árvores leguminosas não está fixando N nestas florestas. Este fato foi também

observado por Ometto et al. (no prelo) tanto em florestas de terra-firme da região de Manaus como Santarém, Gehing (2003) e Yoneyama et al. (1993) para Amazônia Central e Vitousek et al. (2002) para outras florestas tropicais. Pelo contrário, em uma floresta de terra-firme sobre Oxisol na Guiana Francesa, Roggy et al. (1999a) encontraram uma contribuição substancial de N<sub>2</sub> atmosférico em leguminosas daquela área. Esses autores demonstraram que o Ndfa (nitrogen derived from the atmosphere – nitrogênio derivado da atmosfera) contribui com cerca de 54 % do N<sub>2</sub> fixado oriundo da FBN para a nutrição nitrogenada das espécies fixadoras de N<sub>2</sub> atmosférico.

Apesar das diferenças encontradas entre áreas de floresta de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação, a maior disponibilidade de N nessas florestas sugere que as leguminosas destas áreas conseguem manter a alta demanda por N (folhas ricas em N) sem o elevado custo da FBN. No entanto, foram encontradas algumas evidências de FBN (utilizando a metodologia isotópica de N) por alguns gêneros nas áreas de floresta de terra-firme mais úmidas (maior restrição de N disponível quando comparado à Santarém), onde 14,3 % (de 91 árvores) e 7,8 % (de 26 árvores) das leguminosas amostradas estariam fixando N<sub>2</sub> atmosférico em Manaus-platô e São Gabriel, respectivamente. Esses indivíduos pertencem à família Fabaceae e possuem capacidade nodulífera segundo dados da literatura (ALLEN; ALLEN, 1981; FARIA et al., 1989; MOREIRA et al., 1992).

Nas áreas Manaus-baixio, Manaus-campinarana e nas áreas de cerrado *s.s.*, os baixos valores (inclusive negativos) de  $\delta^{15}\text{N}$  das plantas não-leguminosas se sobrepõem à faixa de valores (entre 0 e 2 ‰) onde leguminosas nodulíferas possivelmente estariam obtendo parte do N através da FBN, nesses sistemas mais limitados por N. Dessa forma torna-se difícil afirmar quais espécies de leguminosas estariam fixando N<sub>2</sub> da atmosfera através do uso da abundância natural de  $^{15}\text{N}$ . Em uma floresta situada na Guiana Francesa sobre Espodossolo (semelhante à floresta de terra-firme no baixio deste estudo) também não foi possível utilizar o método de  $\delta^{15}\text{N}$  para estimar a FBN (ROGGY et al., 1999a). No entanto, a FBN provavelmente tem uma contribuição significativa nessas florestas de terra-firme no baixio, onde o nitrogênio está aparentemente em baixo suprimento e as condições locais (dossel mais aberto onde luz é menos limitante e o solo é periodicamente inundado favorecendo a denitrificação) poderiam estar induzindo a FBN.

Uma alternativa na tentativa de examinar se espécies de leguminosas estariam fixando N<sub>2</sub> atmosférico está no fato de que as espécies fixadoras de N<sub>2</sub> tendem a usar mais fósforo, levando à um decréscimo na razão N/P (CREWS, 1999) e numa menor razão C/P do que as espécies não-

fixadoras (VITOUSEK; FIELD, 2001). Na região de Manaus, na área de floresta de terra-firme no baixo, não foram encontradas diferenças entre a concentração de P foliar e a razão C/P entre leguminosas e não-leguminosas dessa área. No entanto, para a área de campinarana, as maiores concentrações de P foliar e menores razões C/P observadas nas leguminosas do que nas não-leguminosas, sugerem que algumas dessas árvores poderiam estar fixando simbioticamente parte do N usado por elas.

Para as áreas de cerrado *s.s.*, apesar das espécies de leguminosas apresentarem valores de  $\delta^{15}\text{N}$  dentro de uma faixa mais estreita que as não-leguminosas, mesmo assim fica difícil afirmar se estão ou não fixando N. Apesar das razões N/P foliares terem sido maiores nas leguminosas de ambas as áreas do que das não-leguminosas, a menor concentração de N foliar nas não-leguminosas da área Brasília-queimada comparada às não-leguminosas da área Brasília-sem queima assim como a diferença encontrada no  $\delta^{15}\text{N}$  entre as leguminosas e as não-leguminosas, podem estar indicando que algumas leguminosas da área queimada estariam fixando  $\text{N}_2$  atmosférico para manter um alto teor de N nas folhas, como um possível efeito das queimadas frequentes nessa área.

Independentemente da área, fixando ou não  $\text{N}_2$  atmosférico, as leguminosas possuem um papel chave no sistema. O estilo de vida com alto requerimento de N das leguminosas leva a uma baixa razão C/N foliar, indicando uma alta qualidade do material vegetal produzido. Dessa forma, possuem um papel importante não só na redistribuição de N, como também de outros nutrientes que, assim como o N, serão mineralizados e tornar-se-ão disponíveis novamente para a comunidade vegetal.

As leguminosas, em todas as áreas estudadas, apresentaram uma área foliar específica (AFE) maior que as não-leguminosas dentro uma mesma área, e como já mencionado anteriormente, tiveram uma maior concentração de N nas folhas. Provavelmente, a função dessa maior AFE seria diminuir a resistência do mesófilo para a difusão do  $\text{CO}_2$  (VITOUSEK et al., 1990). Diminuindo-se essa resistência, seria esperado que as leguminosas tivessem valores menores de  $\delta^{13}\text{C}$  em suas folhas. Essa tendência foi observada nas áreas de cerrado *s.s.*, mas não nas áreas estudadas na Amazônia.

Para a Amazônia, primeiramente, uma possível explicação para a relação encontrada entre o  $\delta^{13}\text{C}$  e a AFE, pode estar no fato das leguminosas apresentarem uma capacidade fotossintética ( $A_{\text{max}}$ ) relativamente maior. Evans (1989) assim como Field e Mooney (1983) mostraram que

quanto maior a concentração de N, maior o  $A_{\max}$ . Entretanto, não se sabe quanto de nitrogênio é destinado a compostos de defesa e quanto de nitrogênio é estocado em reservas. Se as leguminosas realmente tiverem uma  $A_{\max}$  maior que plantas não-leguminosas, isso indicaria um maior potencial de assimilação por unidade de área. A restrição não estaria assim relacionada ao aparato fotossintético, mas sim à disponibilidade hídrica, que apesar da alta precipitação característica da região, estaria sendo restringida pelas altas temperaturas médias foliares (TRIBUZI, 2005). Isto por que as folhas de dossel provavelmente estariam mais sujeitas à perda de água, onde o déficit de pressão de vapor d'água é muito alto, principalmente na época seca (ROCHA et al., 2004). Apesar da razão  $N_{\text{massa}}/\text{área}$  foliar não ter sido significativamente diferente entre as leguminosas e as não-leguminosas, houve uma tendência das leguminosas apresentarem menores razões  $N_{\text{massa}}/\text{área}$ , o que seria um importante fator por reduzir a taxa de transpiração em folhas expostas à alta radiação, aumentando assim sua eficiência no uso da água, visto pelos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  foliar maiores das leguminosas nessas áreas da Amazônia, o estaria levando essas plantas a manter seus estômatos relativamente mais fechados. Dessa forma, a manutenção desse estilo de vida com alto requerimento de N das leguminosas pode estar relacionado a uma alta capacidade de assimilação de N simultaneamente a uma maior eficiência no uso da água (que estariam intimamente ligados à pequena área foliar e o  $\delta^{13}\text{C}$  foliar mais elevado), fato que promoveria vantagens em ambientes de extrema diversidade de formas de vida.

Por outro lado, no Cerrado, onde as leguminosas apresentaram, em média, valores de  $\delta^{13}\text{C}$  foliares menores que as não-leguminosas, essas plantas, para manter o estilo de vida com alto requerimento de N, necessitariam manter uma alta capacidade fotossintética ( $A_{\max}$ ). No entanto, isto estaria sendo feito sob o custo de uma maior perda de água, num ambiente sob estresse tanto hídrico como nutricional. Para tanto, essas plantas, que estariam consumindo água numa quantidade relativamente mais elevada que as não-leguminosas na tentativa de suprir as necessidades nutricionais teriam, para compensar a manutenção dos estômatos relativamente mais abertos, que investir em biomassa radicular. Isto por sua vez levaria a uma maior quantidade de  $\text{CO}_2$  a ser fixado, o que seria suprido por uma capacidade fotossintética provavelmente mais alta dessas plantas (FIELD; MOONEY, 1983). Uma outra alternativa para explicar essas diferenças estaria na relação entre área foliar e condutância estomática, o que poderia estar ligado a uma redução da camada limite (“boundary layer”), o que aumenta a condutância total, ajudando a folha a ganhar mais carbono mas também a perder mais água para se ter um melhor controle de

temperatura. No entanto, essa mesma alternativa poderia ser usada para as não-leguminosas, para as quais é possível se ter uma condutância estomática semelhante, mas com uma assimilação maior (DOMINGUES, 2005).

### 2.5.2 Fatores controladores da composição isotópica do nitrogênio

Os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar variaram significativamente em decorrência de variações na (1) cobertura vegetal (floresta de terra-firme amazônica x cerrado *s.s.*); (2) tipo de solo (Manaus-platô x Manaus-baixio) e (3) ao longo de um gradiente de precipitação (Santarém, Manaus-platô e São Gabriel) na Amazônia brasileira.

Vários processos podem contribuir para essa grande variabilidade no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar de plantas lenhosas. As fontes mais comuns de N para as plantas são a mineralização da matéria orgânica, entrada no sistema via deposição (seca e úmida) e a fixação biológica de N. Essas fontes de N geralmente apresentam composições isotópicas distintas (NADELHOFFER et al., 1996). Os processos de transformação do N orgânico nas diferentes formas de N inorgânico pelos microrganismos do solo (mineralização, nitrificação e denitrificação) produzem formas de N com composições isotópicas distintas (HÖGBERG, 1997). Dessa forma, a preferência das plantas em obter  $\text{NH}_4^+$  ou  $\text{NO}_3^-$  influencia a composição isotópica de N da mesma. Além disso, ocorre um aumento nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  com a profundidade do solo independentemente do tipo de vegetação (PICOLLO et al., 1996). Como consequência, a composição isotópica do N disponível para as plantas irá depender não somente da forma de N adquirida, mas também da profundidade do solo em que esse N foi obtido (HÖGBERG, 1997). E ainda, as associações simbióticas entre plantas e fungos micorrízicos, comuns em solos pobres em nutrientes, podem ser importantes fontes de N, que por sua vez, são responsáveis por uma grande discriminação isotópica favorecendo a assimilação do isótopo de N mais leve ( $^{14}\text{N}$ ) em detrimento do mais pesado ( $^{15}\text{N}$ ) (HE et al., 2003). A assimilação interna de N (transformação do N inorgânico em N orgânico) nas plantas assim como a remobilização foliar de N (retranslocação) também podem levar a um fracionamento isotópico (EVANS, 2001).

A composição isotópica do N total no solo nem sempre reflete inteiramente a composição isotópica do N disponível para as plantas (HÖGBERG, 1997). O enriquecimento isotópico no solo pode ser devido em parte à incompleta oxidação do  $\text{NH}_4^+$  mineralizado resultando num enriquecimento da zona do solo em que o íon amônio fica retido (KARAMANOS; RENNIE,

1980). Mas apesar dessa evidência de acúmulo de  $^{15}\text{N}$ , os mecanismos de fracionamento de N no solo ainda não são bem entendidos (ADAMS; GRIERSON, 2001).

A ocorrência dos processos de mineralização, nitrificação e denitrificação quase que simultaneamente dificulta a interpretação do uso de diferentes formas de N pelas plantas baseada somente nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  da matéria orgânica do solo. No entanto, a variação no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre as áreas estudadas foi maior que a variação dentro de uma mesma área sugerindo que os principais processos de manutenção da ciclagem de N dentro de um sistema são diferentes entre as áreas estudadas. Algumas inferências podem ser feitas associando a abundância natural de  $^{15}\text{N}$  com alguns elementos chaves, como fósforo e cálcio, que mantêm a produtividade desses ecossistemas. Além disso, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das plantas que não estão fixando  $\text{N}_2$  atmosférico devem, teoricamente, refletir a composição isotópica das formas inorgânicas de N derivadas do N ligado à matéria orgânica do solo. Baseado nisso, Amundson et al. (2003) utilizaram a diferença entre os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  da planta e das primeiras camadas do solo ( $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$ ) para interpretar a composição isotópica do N inorgânico disponível para ser consumido e assimilado por essas plantas, sem levar em consideração a possível discriminação isotópica durante esses processos (EVANS, 2001). Apesar de simplista, um aumento no  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  pode ser interpretado como uma mudança na fonte de N para as plantas de  $\text{NH}_4^+$  para  $\text{NO}_3^-$  (AMUNDSON et al., 2003). Enquanto o  $\text{NH}_4^+$  tende a ser apenas um pouco mais negativo que o N do solo, o  $\text{NO}_3^-$  normalmente tende a ser 10 % ou mais negativo que o N orgânico que o originou (SHEARER; KOHL, 1986).

### 2.5.3 Manaus – sob um mesmo regime de precipitação

Ao comparar as áreas florestais estudadas sob um mesmo regime de precipitação (Manaus-platô e Manaus-baixio), mas que se encontram sobre diferentes tipos de solo (Latosolo x Espodosolo), diferenças na drenagem do solo e suas características físico-químicas e na dinâmica da matéria orgânica do solo ( $\text{C}_{\text{orgânico}}$  e  $\delta^{13}\text{C}$ ) (TELLES et al., 2003) estão fortemente associadas às variações na ciclagem de N (LUIZÃO et al., 2004). Vários indicadores da magnitude do N disponível num sistema, incluindo a produção de serapilheira, fluxo anual de N via serapilheira, taxas líquidas de mineralização de N e nitrificação (Tabela 6) e razões C/N, variaram significativamente ao longo da toposequência (platô-baixio) com taxas mais baixas de ciclagem de N na floresta de terra-firme no baixio. Em sistemas mais limitados por N, onde a



nitrificação normalmente é restringida (pelo substrato e/ou pelo baixo pH), a assimilação de N deve ser mais eficiente, porque, virtualmente, todas as formas de N inorgânico disponível estariam sendo consumidas, acarretando num fracionamento muito pequeno ou mesmo nulo (EVANS et al., 1996).

As diferenças nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre as plantas da área Manaus-baixio e Manaus-platô, sugerem que as perdas de nitrogênio são maiores no Latossolo do que no Espossolo ou que os processos de fracionamento são maiores (ROGGY et al., 1999a). Uma possível explicação está no fato que nas florestas de terra-firme no platô, onde o solo e as folhas são mais enriquecidos em  $^{15}\text{N}$ , a nitrificação parece ser, relativamente, o processo dominante ocorrendo no solo (Tabela 6). Portanto, o N remanescente produzido seria mais enriquecido em  $^{15}\text{N}$  (HÖGBERG, 1997). Corroborando com esta hipótese, tem-se que os valores mais elevados de  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  foram encontrados na área Manaus-platô. Por outro lado, na floresta de terra-firme no baixio, onde o solo e as folhas são menos enriquecidos em  $^{15}\text{N}$ , predomina o processo de imobilização de N (Tabela 6). Nesta situação, a inundação periódica do solo (aumento na anaerobiose) estaria restringindo a mineralização da matéria orgânica, como visto, por exemplo, pelas altas razões C/N e uma pequena variação no  $\delta^{13}\text{C}$  da matéria orgânica do solo com a profundidade. Além disso, Neu (2005) observou que as maiores concentrações de  $\text{NH}_4^+$  na solução do solo ao longo de perfis na área Manaus-baixio coincidiram com o final do período chuvoso, quando o solo apresentou o maior estoque de água, uma menor presença de oxigênio, e a atividade biológica passou a ser predominantemente anaeróbia.

Na área Manaus-campinarana foram encontrados valores foliares, de serapilheira e de solo menos enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  quando comparados aos valores encontrados na área de floresta de terra-firme de Manaus-platô. Na campinarana, a densa camada de raízes finas sobre o solo mineral (RANZANI, 1980) parece contribuir efetivamente para a rápida ciclagem dos nutrientes (como N, P e Ca), que se encontram em baixíssimas quantidades nessa área, como pode ser observado tanto nas folhas, na serapilheira e no solo. Através deste mecanismo de retenção de nutrientes, haveria uma assimilação direta de estruturas de plantas ainda em decomposição (absorção de N orgânico) evitando a transferência dos lixiviados para camadas mais profundas do solo (LACLAU et al., 2004), resultando assim em um menor enriquecimento em  $^{15}\text{N}$  tanto das plantas como do solo. Esta é uma importante estratégia num sistema onde esses nutrientes estão em baixo suprimento (Tabela 6). Uma outra característica da campinarana é a alta ocorrência de

associações micorrízicas (RANZANI, 1980), que além de favorecer a obtenção de P, também estariam contribuindo para o N assimilado empobrecido em  $^{15}\text{N}$  (HE et al., 2003; HOBBIE et al., 1999).

A topografia local foi determinante na distribuição dos tipos de solos e textura, que por sua vez determinaram o estoque de nutrientes disponíveis às plantas associada com a textura do solo e a inundação sazonal no baixio, porém a composição isotópica de N também variou com o tipo de vegetação (floresta de terra-firme no platô x campinarana). Em áreas de campinas, um outro tipo de vegetação assentada sobre solos muito arenosos e ainda mais pobres que os solos presentes em áreas de campinarana, as plantas apresentaram folhas menos enriquecidas em  $^{15}\text{N}$  do que as florestas de terra-firme (Tabela 7). Portanto, sob um mesmo regime de precipitação, como visto na região de Manaus (Amazônia Central), os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  refletiram as diferenças na ciclagem de N entre os tipos de vegetação e solo.

Tabela 6 - Processos e fluxos de nitrogênio, N inorgânico no solo e eficiência no uso do nutriente (EUN) para cada área de estudo

Área	Serapilheira produzida Mg ha <sup>-1</sup> ano <sup>-1</sup>	N (1)	P (1)	Ca (1)	EUN (N) (2)	EUN (P) (2)	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	Mineraliz. líquida	Nitrificação	NO <sub>x</sub>	N <sub>2</sub> O
<b>Santarém</b>	12,0 (3)	176	4,6	102	48	1826	3 – 8 (8)	7 – 14 (8)	1 – 2 (8)	1,9 - 2,3 (8)	0,2 - 2,0 (12) 8,8-9,0 (13)	0,2 - 3,5 (12) 7,0-7,9 (13)
<b>Manaus-plateau</b>	8,9 ± 1,9 (4)	109	1,9	34	64	3653	0,2 – 20 (4)	0,2 – 22 (4)	0,15 (4)	0,33 (4)		1,5 – 3,5 (14)
<b>Manaus-baixio</b>	6,6 ± 0,8 (4)	59	1,4	12,7	83	3486	0 – 12 (4)	0,2 – 12 (4)	-0,70 (4)	-1,35 (4)		
<b>Manaus-campinarana</b>	6,3 (5)	69,3	1,1	10,5	63	3964	29,6 ± 21,4 (9)	0,51 ± 0,42 (9)	-2,0 - 0,05 (9)	0,05-0,1 (9)		
<b>São Gabriel</b>	10,3 (6)	122,4	3,1	30,4	62	2451						
<b>Brasília-sem queima</b>	2,3 (7)	17,9	0,5	5,9	97	3543	3 – 22 (10)	2,5 - 2,8 (10)	0,41 (11)	0,09 (11)	0,5 - 1,0 (15)	<0,6 (15)
<b>Brasília-queimada</b>	0,4 (7)	2,0	0,1	1,2	160	3200	3 – 34 (10)	1,5 – 2,8 (10)	0,34 (11)	0,13 (11)		

(1) serapilheira foliar produzida x concentração do nutriente na serapilheira (da Tabela 3)

(2) serapilheira foliar produzida / fluxo do nutriente via serapilheira (VITOUSEK, 1982, 1984)

(3) Rice et al. (2004)

(4) Luizão et al. (2004) (0-10 cm de profundidade)

(5) Luizão (1995)

(6) Cuevas e Medina (1986)

(7) Nardoto et al. (no prelo)

(8) Silver et al. (2000) (0-10 cm de prof.; FLONA-Tapajós)

(9) Luizão (1994)

(10) Nardoto e Bustamante (2003) (0-5 cm de prof.)

(11) Nardoto e Bustamante (2003) calculado a partir do valor máximo de mineralização líquida e nitrificação por 30 dias

(12) Davidson et al. (2004) (experimento “seca floresta”)

(13) Keller et al. (no prelo)

(14) Luizão et al. (1989)

(15) Pinto et al. (2002)

Tabela 7 – Valores (média e EP) de  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) e concentração de N ( $\text{g kg}^{-1}$ ) de leguminosas (leg) e não-leguminosas (não-leg) de outros trabalhos realizados na Bacia Amazônica e savanas brasileiras

Área de Estudo	Vegetação	Tipo de solo	PMA	TMA	$\delta^{15}\text{N}$		N	
			(1) (mm)	(2) (°C)	leg	não-leg	leg	não-leg
Santarém - FLONA 1 (3)	Floresta de terra-firme	Latossolo	2190	24	7,0 (0,15)	6,9 (0,09)	26,7 (0,8)	21,6 (1,2)
Santarém - FLONA 2 (3)	Floresta de terra-firme	Latossolo	2190	24	6,3 (0,29)	5,1 (0,07)	32,7 (1,5)	20,7 (1,0)
Manaus –ZF2 (3)	Floresta de terra-firme	Latossolo	2250	26,5	5,5 (0,35)	4,8 (0,16)	24,5 (1,7)	19,4 (0,8)
Manaus – AM (4)	Floresta de terra-firme	Latossolo	2250	26,5	4,3	4,0	29,5	22,7
REBIO – RO (3)	Floresta de terra-firme aberta	Acrissolo	2300	25		5,0 (0,22)		24,8 (1,0)
Samuel – RO (5)	Floresta de terra-firme	Latossolo	2300	25	5,0 (0,39)	5,7 (0,5)	22,7 (1,1)	18,0 (0,3)
Guiana Francesa (6)	Floresta de terra-firme	Latossolo	3250	26	1,9 (0,24)	5,0 (0,13)	24,4 (0,8)	21,8 (0,5)
Guiana Francesa (6)	Floresta de terra-firme	Espodossolo	3250	26	0,25 (0,33)	1,8 (0,21)	22,1 (1,6)	20,1 (0,9)
Guiana Francesa (7)	Floresta de terra-firme	Latossolo	3250	26	1,7 (0,19)	4,9 (0,10)	23,6 (0,67)	21,7 (0,5)
IBGE – DF (8)	campo sujo, cerrado <i>s.s.</i> , cerradão sem queima	Latossolo	1432	22,5	-0,5 (0,16)	0,52 (0,14)	24,2 (1,5)	14,7 (0,3)
Carolina – MA (9)	Savana		1600	34	1,1 (1,5)	-0,07 (0,28)	24,0 (6,9)	18,6 (1,5)
Roraima (9)	Savana		1700	26	1,3 (0,87)	1,61 (0,29)	22,0 (2,2)	14,1 (1,1)
Humaitá – RO (9)	Savana				-1,9 (0,53)	-2,7 (0,5)	17,5 (2,1)	13,1 (0,8)
Parecis – MT (9)	Savana				-3,7 (1,5)	-2,0 (0,45)	18,9 (2,3)	12,0 (0,4)
Amapá (9)	Savana		2500	26		0,32 (0,54)		12,7 (1,1)
Alter-do-Chão – PA (9)	Savana					2,5 (0,78)		15,0 (1,0)
Vassununga – SP (10)	Cerrado <i>s.s.</i>	Latossolo	1200	25	0,21 (0,44)	0,80 (0,18)	34,5 (4,3)	26,4 (1,1)

(1) Precipitação média anual; (2) Temperatura média anual

(3) Ometto et al. (no prelo)

(4) Gehring (2003)

(5) Martinelli et al. (2000)

(6) Roggy et al. (1999a); (7) Roggy et al. (1999b)

(8) Bustamante et al. (2004a)

(9) Martinelli; Medina (dados não-publicados); (10) Silva (2005)

#### 2.5.4 Gradiente de precipitação ao longo da Bacia Amazônica brasileira

À medida que a precipitação aumentou e a duração da estação seca diminuiu, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar decresceram nas florestas de terra-firme sobre Latossolo, o que também ficou refletido nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  da serapilheira. Uma redução no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar e do solo com o aumento da precipitação tem sido interpretada como um aumento nas limitações de N dentro de um sistema (AUSTIN; VITOUSEK, 1998; SANTIAGO et al., 2004; SCHUUR; MATSON, 2001). No entanto, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do solo encontrados nas florestas de terra-firme na Amazônia brasileira não seguiram as mesmas mudanças observadas para o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar, onde um decréscimo significativo no  $\delta^{15}\text{N}$  do solo foi observado somente na área mais úmida (São Gabriel).

A maior concentração de N na camada superficial do solo em Santarém, e os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  na vegetação e serapilheira, sugerem que a ciclagem de N é mais aberta nessa área, onde uma importante fração de compostos nitrogenados perdidos do sistema devem ser menos enriquecidas em  $^{15}\text{N}$  relativas ao substrato. Alguns estudos realizados na FLONA-Tapajós em Santarém mostraram que as taxas de nitrificação são elevadas (SILVER et al., 2000) e uma grande quantidade de  $\text{N}_2\text{O}$  e NO são liberados para a atmosfera (KELLER et al., no prelo) (Tabela 6), fatos que podem explicar o acúmulo residual de componentes enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  tanto no solo como na vegetação.

O processo de nitrificação aparece como um importante fator ao longo do gradiente de precipitação considerado nesse estudo. A conversão de  $\text{NH}_4^+$  em  $\text{NO}_3^-$  (nitrificação) deixa o  $\text{NH}_4^+$  remanescente enriquecido em  $^{15}\text{N}$  (HÖGBERG, 1997). Quando grandes quantidades de  $\text{NH}_4^+$  estão disponíveis no solo, as plantas lenhosas tendem a consumir preferencialmente  $\text{NH}_4^+$  e não  $\text{NO}_3^-$ , o que fica refletido no maior enriquecimento em  $^{15}\text{N}$  dos tecidos vegetais (DAWSON et al., 2002). Este parece ser o processo dominante ocorrendo no solo sob as condições favoráveis da região de Santarém onde foram encontrados os maiores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  foliar no presente estudo, assim como em Ometto et al. (no prelo) (Tabela 7), sugerindo que nessa área, a forma dominante de N disponível no solo para as plantas é provavelmente o  $\text{NH}_4^+$  enriquecido em  $^{15}\text{N}$ . Em consequência, o  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  foi o menor entre todas as áreas estudadas.

Em Manaus, Luizão et al. (2004) encontraram que 51% do N mineralizado foram encontrados na forma de  $\text{NO}_3^-$  (Tabela 6), e que a taxa de nitrificação líquida ficou abaixo da

variação observada para outras florestas de terra-firme amazônica (PICOLO et al., 1994; VERCHOT et al., 1999). Quando há restrições no processo de nitrificação, as formas de N disponíveis para as plantas são, principalmente, o  $\text{NH}_4^+$  presente em baixas concentrações no solo, ou mesmo, formas orgânicas de N que podem ser assimiladas diretamente (PERSSON et al., 2003). Dessa forma, a assimilação de N deve ser muito eficiente, onde, virtualmente todo o  $\text{NH}_4^+$  disponível é consumido, resultando assim, num baixo fracionamento isotópico (EVANS et al., 1996) e conseqüentemente, o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar fica mais leve (HÖGBERG, 1997). No entanto, a ocorrência de sítios progressivamente mais anaeróbios à medida que água fica em excesso no solo, tende a favorecer o processo de denitrificação, aumentando as perdas de gases nitrogenados ao reduzir  $\text{NO}_3^-$  em  $\text{N}_2$ , deixando o  $\text{NO}_3^-$  remanescente, relativamente enriquecido em  $^{15}\text{N}$  comparado aos gases nitrogenados liberados para a atmosfera. Esse processo, especialmente em São Gabriel, pode estar, parcialmente, contribuindo para os valores foliares relativamente (se comparados aos outros tipos de vegetação da Amazônia) enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  encontrados nessa área.

A concentração foliar de N foi semelhante entre as florestas estudadas e, apesar das diferenças significativas no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre essas florestas, elas são naturalmente enriquecidas em  $^{15}\text{N}$ , o que pode ser visto também em Ometto et al. (no prelo), quando comparadas com áreas de savanas (Tabela 7) e vários outros ecossistemas, tanto tropicais como temperados (MARTINELLI et al., 1999). Essas evidências sugerem que, apesar das áreas mais úmidas terem relativamente uma menor quantidade de N disponível, N não está em baixo suprimento nessas florestas de terra-firme. Essas áreas são naturalmente ricas em  $^{15}\text{N}$ , provavelmente ao longo de muito tempo. Nos solos da Amazônia altamente intemperizados, Piccolo et al. (1996) mostraram que todos os perfis de solos por eles estudados eram enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  e que a perda preferencial de  $^{14}\text{N}$  relativa a  $^{15}\text{N}$ , mesmo que muito pequena, pode resultar num significativo enriquecimento do N da matéria orgânica, ao levar em conta a escala de tempo em que o solo tem se desenvolvido nessa região tropical.

### 2.5.5 Comparações entre floresta de terra-firme amazônica e cerrado *s.s.* quanto à dinâmica do nitrogênio

A variabilidade no  $\delta^{15}\text{N}$  foi maior nas plantas das áreas de cerrado *s.s.* do que na campinarana e savanas amazônicas (Tabela 7). Apesar da grande variação no  $\delta^{15}\text{N}$  encontrado nas áreas estudadas no Brasil Central assim como em área de Cerrado do sudeste brasileiro (SILVA, 2005), esse valores são menos enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  quando comparado aos de espécies da Mata Atlântica do sudeste brasileiro (AIDAR et al., 2003; SILVA, 2005) e, principalmente aos de florestas de terra-firme amazônica (Tabela 7). Bustamante et al. (2004a) atribuem esta grande variabilidade no  $\delta^{15}\text{N}$  das plantas de Cerrado a fatores como associações micorrízicas, grande variação no  $\delta^{15}\text{N}$  com a profundidade do solo e uma mudança sazonal nos processos de imobilização e mineralização líquida de N nesses solos. Esses padrões ocorrem sob uma severa sazonalidade na precipitação com restrições no suprimento de água por um período considerável (BUSTAMANTE et al., 2004b). Schmidt e Stewart (2003) ao comparar o  $\delta^{15}\text{N}$  de espécies de savanas e florestas australianas e Högberg e Alexander (1995), trabalhando com espécies africanas de vegetação de miombo na Zâmbia (miombo woodland) e floresta tropical no Camarões, encontraram um padrão semelhante ao obtido aqui no Brasil (entre floresta e cerrado) com valores mais enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  para as espécies florestais, independentemente se possuem ou não associações micorrízicas, sendo maior a variação nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  nas vegetações mais abertas.

A grande variabilidade nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do cerrado *s.s.*, juntamente às baixas concentrações de N e P nas folhas das plantas destas áreas, levaram à obtenção de correlações positivas e significantes entre o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar com a concentração foliar de N, bem como com a concentração foliar de P. No extremo inferior do gráfico encontram-se os valores oriundos das áreas de cerrado *s.s.*, seguidos pelos valores da campinarana e pelos valores encontrados nas floresta de terra-firme no baixio. No outro extremo do gráfico, encontram-se os valores obtidos na floresta de terra-firme de Santarém (Figura 12). Além disso, a relação inversa encontrada entre a razão C/N do solo e os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  do solo, que também foi encontrada por Amundson et al. (2003), corroboram com a proposta de Aber (1992), que propõe que valores elevados da razão C/N dos solos são indicativos de ecossistemas mais limitados por N.

A falta de uma correlação significativa entre a razão N/P e o  $\delta^{15}\text{N}$  foliar pode ser atribuída ao fato de ter sido encontrado um padrão geral de razões N/P elevadas ( $> 20$ ) para todas as áreas estudadas, tanto para as leguminosas como para as não-leguminosas. No entanto, a ciclagem de N e P via serapilheira nas florestas de terra-firme é muito maior do que nas áreas de cerrado *s.s.* (Tabela 6). Em nível de espécies, Aerts e Chapin (2000) chegaram à conclusão de que valores de  $\text{N/P} < 16$  indicam uma maior limitação por N, valores entre  $14 < \text{NP} < 16$  uma co-limitação entre N e P, e valores  $> 16$  uma maior limitação por P. Em nível de ecossistema, Vitousek (1982, 1984) comparou vários ecossistemas em relação ao conteúdo de N e P na serapilheira produzida e propôs um índice que descreve o grau de limitação nutricional. Este índice é dado pela razão entre a massa seca da serapilheira por unidade de nutriente, denominado eficiência no uso do nutriente (EUN). A floresta de terra-firme de Santarém teve os menores valores de EUN, tanto para N como para P. As demais áreas estudadas apresentaram valores de EUN bastante elevados para P, enquanto os maiores valores de EUN para N foram encontrados para as áreas de cerrado *s.s.* (Tabela 6). Dessa forma, a relação entre esses dois elementos essenciais (N e P), tanto em nível de espécie como de ecossistema, suportam o fato de que há uma significativa limitação por P, mais severa que uma limitação por N, tanto para os ecossistemas amazônicos como no cerrado *s.s.* Porém, a limitação por N é bem mais acentuada no cerrado *s.s.* do que nas florestas de terra-firme. Adicionalmente, as diferenças nas taxas de mineralização de N e os fluxos de N entre as florestas de terra-firme e o cerrado *s.s.* também sustentam o fato da ciclagem de N ser mais restrita nas áreas de cerrado *s.s.* (Tabela 6).

Nas florestas de terra-firme, os valores enriquecidos em  $^{15}\text{N}$  têm sido interpretados como uma indicação de uma abundância relativamente alta de N nessas florestas (OMETTO et al., no prelo) quando comparadas às florestas temperadas (MARTINELLI et al., 1999) e às savanas brasileiras (Tabela 7), australianas (SCHMIDT; STEWART, 2003) e africanas (HÖGBERG; ALEXANDER, 1995). Assim, é possível inferir que as florestas de terra-firme sobre Latossolos são ecossistemas ricos em N, tendo um ciclo de N mais aberto quando comparado a outros ecossistemas na Amazônia, mas especialmente, quando comparado ao cerrado *s.s.* no Brasil Central, onde a grande variação no  $\delta^{15}\text{N}$  estaria refletindo mecanismos para sustentar tamanha diversidade de espécies nesse sistema pobre em nutrientes e submetido a uma forte sazonalidade hídrica.



O padrão encontrado nesse estudo para as florestas de terra-firme ao longo do gradiente de precipitação na Bacia Amazônica brasileira foi semelhante ao padrão global proposto por Amundson et al. (2003) e com o encontrado ao longo de um gradiente de precipitação no Havaí (AUSTIN; VITOUSEK, 1998). No entanto, outros componentes como o tipo de solo e de vegetação, são fatores fundamentais contribuindo para o  $\delta^{15}\text{N}$  do solo e da vegetação. Na verdade, a relação entre o  $\delta^{15}\text{N}$  e as concentrações de N e P parece ser mais útil e apropriada no entendimento da variação isotópica de N entre as áreas estudadas. Dessa forma, as diferenças na abertura relativa do ciclo do N (magnitude das entradas e saídas versus a quantidade de N ciclado dentro do sistema) estariam contribuindo fortemente para a variação do  $\delta^{15}\text{N}$  relacionada à fertilidade do solo, enquanto as diferenças no fracionamento durante as perdas de N do sistema estariam contribuindo mais fortemente na variação do  $\delta^{15}\text{N}$  associada à variações na distribuição das chuvas. Com isso, parece existir um balanço entre a variação no  $\delta^{15}\text{N}$  associada à disponibilidade de água e à fertilidade do solo, onde a quantidade de N ciclada (balanço entre entradas e saídas) no sistema irá contribuir fortemente para as variações no  $\delta^{15}\text{N}$ .

#### 2.5.6 Efeitos das queimadas na dinâmica do nitrogênio no cerrado *s.s.*

É interessante notar que os fluxos de N em áreas de Cerrado são fortemente influenciados pelo regime de queima no qual essas áreas estão sujeitas. Além das perdas com a queima direta da biomassa (KAUFFMAN et al., 1994), a quantidade de N inorgânico disponível no solo diminui com a queimada (NARDOTO; BUSTAMANTE, 2003). Uma maior concentração de N nas folhas e na serapilheira foi encontrada na área Brasília-sem queima. Por outro lado, o valor de EUN para N calculado após 5 ciclos de queimas bienais (Brasília-queimada) foi maior que o da área protegida do fogo há pelo menos 30 anos (Brasília-sem queima) assim como o fluxo anual de N via serapilheira (Tabela 6) é cerca de 60 a 80 % menor na área queimada (NARDOTO et al., no prelo). Esses fatores revelam uma maior eficiência no uso deste nutriente como consequência do regime de queima que a área Brasília-queimada vem sendo submetida.

Nessas áreas de cerrado *s.s.*, devido à alta variabilidade nos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  não foi possível detectar diferenças entre as plantas lenhosas vivendo sob diferentes regimes de queima. Os elevados valores de  $\Delta_{\text{planta} - \text{solo}}$  encontrados para as áreas de cerrado *s.s.* parecem refletir mais essa alta variabilidade no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar do que a forma de N disponível predominante, uma vez que

em sistemas mais limitados por N as plantas dividindo o mesmo ambiente tendem a explorar diferentes fontes de N (MICHELSEN et al., 1996; NADELHOFFER et al.,1996). No entanto, o valor de  $\delta^{15}\text{N}$  menos enriquecido da camada de serapilheira e o  $\delta^{13}\text{C}$  da serapilheira da área queimada maior que o da área sem queima, sugerem que a área queimada apresenta, provavelmente, uma maior quantidade de gramíneas que possuem o ciclo fotossintético  $\text{C}_4$ , que por sua vez, são características de ambientes mais abertos. Este é um indicativo de que as queimadas freqüentes estão alterando a proporção entre plantas lenhosas e gramíneas na área estudada, apoiando o que anteriormente já foi observado por Scholes e Archer (1997) e Moreira (2000) em outras áreas de Cerrado.

### 3 CONCLUSÕES

A maioria das espécies arbóreas de leguminosas não fixa N nas florestas de terra-firme. Nas demais áreas, os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  das plantas se sobrepuserem à faixa de valores (entre 0 e 2‰) onde leguminosas nodulíferas possivelmente estariam obtendo N através da FBN, não sendo possível afirmar quais espécies de leguminosas estariam fixando N da atmosfera através da técnica isotópica. Na Amazônia, o estilo de vida com alto requerimento de N das leguminosas parece estar relacionado a uma alta eficiência na assimilação de N simultaneamente a uma maior eficiência no uso da água. Por outro lado, no cerrado *s.s.*, onde as leguminosas apresentaram um  $\delta^{13}\text{C}$  foliar menor que as não-leguminosas, essas plantas, para manter o estilo de vida com alto requerimento de N, provavelmente apresentam uma capacidade fotossintética ( $A_{\text{max}}$ ) mais elevada, o que estaria sendo feito sob o custo de uma maior perda de água, num ambiente sob estresse tanto hídrico como nutricional.

Na Amazônia Central, a topografia local foi um fator determinante na distribuição dos nutrientes associado com a textura do solo e a inundação sazonal no baixio. A composição isotópica de N também variou com o tipo de vegetação (floresta de terra-firme no platô x campinarana). Portanto, sob o mesmo regime de precipitação os valores de  $\delta^{15}\text{N}$  refletiram as diferenças na ciclagem de N entre os tipos de vegetação e solo. Para as florestas de terra-firme em áreas de platô ao longo da Bacia Amazônica brasileira, à medida que a duração da estação seca diminui e a precipitação anual aumenta, aparentemente ocorre um aumento na reciclagem e conservação do N mineral. No entanto, o fato da concentração foliar de N ter sido semelhante entre as florestas de terra-firme e, apesar das diferenças no  $\delta^{15}\text{N}$  foliar entre essas florestas, elas são naturalmente enriquecidas em  $^{15}\text{N}$ , sugerindo que N não está em baixo suprimento nessas florestas. Para a Amazônia, de uma forma geral, diferenças na abertura relativa do ciclo do N (magnitude das entradas e saídas versus a quantidade de N dentro do sistema) parecem contribuir mais significativamente para a variação do  $\delta^{15}\text{N}$  relacionada à fertilidade do solo, enquanto as diferenças no fracionamento durante as perdas de N contribuem mais significativamente na variação do  $\delta^{15}\text{N}$  associada à distribuição das chuvas.

No cerrado *s.s.*, o nitrogênio é um importante limitante, parcialmente por causa do histórico do fogo. No entanto, os resultados confirmaram uma significativa limitação por N nesse ecossistema independentemente do regime de queima aplicado. Apesar da alta variabilidade no  $\delta^{15}\text{N}$ , as plantas de cerrado são empobrecidas em átomos de  $^{15}\text{N}$  em relação as plantas de floresta de terra-firme. O baixo suprimento de N no cerrado *s.s.* contrasta com os elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  associada ao N e P foliar das florestas de terra-firme. Assim, é possível confirmar que essas florestas de terra-firme em áreas de platô são ecossistemas ricos em N tendo um ciclo de N aberto quando comparado ao cerrado *s.s.* no Brasil Central, onde a grande variação no  $\delta^{15}\text{N}$  estaria refletindo mecanismos para sustentar tamanha diversidade de espécies nesse sistema pobre em nutrientes e submetido a uma forte sazonalidade hídrica.

## REFERÊNCIAS

- ABER, J.D. Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, Oxford, v. 7, n. 7, p. 220–224, July 1992.
- ADAMS, M.A.; GRIERSON, P.F. Stable isotopes at natural abundance in terrestrial plant ecology and ecophysiology: An update. **Plant Biology**, New York, v. 3, n. 4, p. 299-310, July 2001.
- AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. In: FITTER, A.; RAFAELLI, D. (Ed.). **Advances in Ecological Research**. San Diego: Academic Press, 2000. v. 30, p. 1-67.
- AIDAR, M.P.M.; SCHMIDT, S.; MOSS, G.; STEWART, G.R.; JOLY, C.A. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 26, n. 3, p. 389-399, Mar. 2003.
- ALDER, D.; SILVA, J.N.M. An empirical cohort model for management of Terra Firme forests in the Brazilian Amazon. **Forest Ecology and Management**, Oxford, v. 130, n. 1/3, p. 141-157, May 2000.
- ALLEN, O.N.; ALLEN, E.K. **The Leguminosae – a source book of characteristics, uses, and nodulation**. Madison: The University of Wisconsin press, 1981. 811 p.
- AMUNDSON, R.; AUSTIN, A.T.; SCHUUR, E.A.G.; YOO, K.; MATZEK, V.; KENDALL, C.; UEBERSAX, A.; BRENNER, D.; BAISDEN, W.T. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 17, n. 1, 1029/2002GB001903, Mar. 2003.
- ANDRADE, Z.; CUENCA, G.; ESCALANTE, G. Preliminary studies on mycorrhizal status and morphology of arbuscular mycorrhizae of some native plant species from La Gran Sabana, Venezuela. In: AZCON-AGUILAR, C.; BAREA, J.M. (Ed.). In: EUROPEAN SYMPOSIUM ON MYCORRHIZAS. Brussel: European Commission, 1996. p. 67-70.
- ARAUJO, A.P.; TEIXEIRA, M.G.; DEALMEIDA, D.L. Phosphorus efficiency of wild and cultivated genotypes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L) under biological nitrogen fixation. **Soil Biology & Biochemistry**, Oxford, v. 29, n. 5/6, p. 951-957, May-Jun. 1997.
- ATTIWILL, P.M.; ADAMS, M.A. Nutrient cycling in forests. **New Phytologist**, New York, v. 124, n. 4, p. 561-582, Aug. 1993.
- AUSTIN, A.T.; VITOUSEK, P.M. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. **Oecologia**, New York, v. 113, n. 4, p. 519-529, Feb. 1998.

BATMANIAN, G.J.; HARIDASAN, M. Primary production and accumulation of nutrients by the ground layer community of cerrado vegetation of Central Brazil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 88, n. 3, p. 437-440, 1985.

BONETTI, R.; OLIVEIRA, L.A.; MAGALHÃES, F.M.M. População de *Rhizobium* ssp. e ocorrência de micorriza V.A. em cultivos de essências florestais. **Pequisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 19, p. 137-142, 1984.

BONONI, V.L.R.; TRUFEN, S.F.B. Endomicorrizas vesículo arbusculares do cerrado da Reserva de Moji-Guaçú, São Paulo, Brasil. **Rickia**, São Paulo, v. 10, p. 55-84, 1983.

BOWLING, D.; McDOWELL, N.; BOND, B.; LAW, B.; EHLERINGER, J.  $^{13}\text{C}$  content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. **Oecologia**, New York, v. 131, p. 113-124, 2002.

BUENO, E. **Náufragos, traficantes e degredados**: as primeiras expedições ao Brasil, 1500-1531. Rio de Janeiro: Objetiva, 1998. 200 p.

BUSTAMANTE, M.M.C.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A. Aspectos comparativos de ciclaje de nutrientes entre bosques amazónicos de terra-firme y sabanas tropicales (Cerrado brasileiro). In: CABRERA, H.M. (Ed.). **Fisiologia Ecológica en Plantas**: mecanismos e respuestas a Estrés en los ecosistemas. Chile: EUV Valparaíso, 2004. p. 189-205.

BUSTAMANTE, M.M.C.; MEDINA, E.; ASNER, G.P.; NARDOTO, G.B.; GARCIA, D.M.. Nitrogen cycling in tropical and temperate savannas. **Biogeochemistry**, Dordrecht, No prelo.

BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A.; SILVA, D.A.; CAMARGO, P.B.; KLINK, C.A.; DOMINGUES, T.F.; SANTOS, R.V. N-15 natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4, p. S200-S213, 2004a.

CHAPIN, D.M.; BLISS, L.C.; BLEDSOE, L.J. Environmental-Regulation of nitrogen-fixation in a high arctic lowland ecosystem. **Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique**, Ottawa v. 69, n. 12, p. 2744-2755, Dec. 1991.

CHAPIN, F.S.III. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 11, p. 33-260, 1980.

CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; SCHIMEL, D.S.; FISHER, H.; HOWARTH, R.W.; HEDIN, L.O.; PERAKIS, S.S.; LATTY, E.F.; VON FISCHER, J.C.; ELSEROD, A.; WASSON, M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen ( $\text{N}_2$ ) fixation in natural ecosystems. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 13, n. 2, p. 623-645, Jun. 1999.

CREWS, T.E. Phosphorus Regulation of Nitrogen-Fixation in a Traditional Mexican Agroecosystem. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 21, n. 3, p.141-166, 1993.

CREWS, T.E. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, n. 1/3, p. 233-246, Jul. 1999.

CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**. 2 ed. New York: The New York Botanical Gardens, 1988. 566 p.

CUEVAS, E. Soil versus biological controls on nutrient cycling in Terra Firme forests. In: McCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.E. (Eds.). **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. New York: Oxford University Press, 2001. cap 4, p. 53-67.

CUEVAS, E.; MEDINA, E. Nutrient dynamics within amazonian forest ecosystems. I. nutrient flux in fine litter fall and efficiency of nutrient utilization. **Oecologia**, New York, v. 68, p. 466-472, 1986.

CURTIS, J.T.; McINTOSH, R.P. The interrelationships of certain analytic and synthetic phytosociological characters. **Ecology**, Washington, v. 31, p. 434-455, 1950.

DAVIDSON, E.A.; KINGERLEE, W. A global inventory of nitric oxide emissions from soils. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 48, p. 37-50. 1997.

DAVIDSON, E.A.; KELLER, M.; ERICKSON, H.E.; VERCHOT, L.V.; VELDKAMP, E. Testing a conceptual model of soil emissions of nitrous and nitric oxides. **Bioscience**, Washington, v. 50, n. 8, p. 667-680, Aug. 2000.

DAVIDSON, E.A.; ISHIDA, F.Y.; NEPSTAD, D.C. Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, n. 5, p. 718-730, May. 2004.

DAWSON, T.E.; MAMBELLI, S.; PLAMBOECK, A.H.; TEMPLER, P.H.; TU, K.P. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, p. 507-559. 2002.

DÖBEREINER, J.; CAMPELO, A.B. Importance of legumes and their contribution to tropical agriculture. In: HARDY, R.W.F.; GIBSON, A.H. (Ed.). **A treatise of dinitrogen fixation. Section IV: Agronomy and Ecology**. New York: Wiley, 1977. p. 191-220.

DOMINGUES, T.F. **Photosynthetic gas exchange in eastern Amazonian primary rain forest and pasture ecosystems**. 2005. 138p. Tese (Doutorado) – Departament of Biology – Inversity of Utah, Salt Lake City. 2005.

EHLERINGER, J.R.; RUNDEL, P.W. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. In: RUNDEL, P.W.; EHLERINGER, J.R.; NAGY, K.A. (Eds.). **Stable isotopes in ecological research. Ecological Studies 68**. New York: Springer-Verlag, 1989. p. 1-15.

EHLERINGER, J.R.; HALL, A.E.; FARQUHAR, G.D. **Stable isotopes and plant carbon-water relations**. New York: Academic Press, 1993. 555 p.

EITEN, G. The Cerrado vegetation of Central Brazil. **Botanical Review**, New York, v. 38, p. 201-341, 1972.

EITEN, G. Vegetação do cerrado. In: PINTO, M.N. (Org.). **Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas**. Brasília: Universidade de Brasília, 1994. p. 17-73.

Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. Brasília: EMBRAPA, 1999. 370 p.

EVANS, J.R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C-3 plants. **Oecologia**, New York, v. 78, n. 1, p. 9-19, 1989.

EVANS, J.H.; BURRIS, R.H. Highlights in biological nitrogen fixation during the last 50 years. In: STACEY, G.; BURRIS, R.H.; EVANS, H.J. (Eds.). **Biological Nitrogen Fixation**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992. p.1-42.

EVANS, R.D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science**, London, v. 6, n. 3, p. 121-126, Mar. 2001.

EVANS, R.D.; BLOOM, A.J.; SUKRAPANNA, S.S.; EHLERINGER, J.R. Nitrogen isotope composition of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill, cv.T5) grown under ammonium or nitrate nutrition. **Plant and Cell Environment**, Oxford, v. 19, p. 1317-1323, Nov. 1996.

FARIA, S.M. DE; LIMA, H.C. DE. Additional studies of the nodulation status of legume species in Brazil. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 200, n. 2, p. 185-192, 1998.

FARIA, S.M. DE; LEWIS, G.P.; SPRENT, J.I.; SUTHERLAND, J.M. Occurrence of nodulation in the Leguminosae. **New Phytologist**, New York, v. 111, p. 607-619, Apr. 1989.

FARIA, S.M. DE; FRANCO, A.A.; JESUS, R.J.; MENANDRO, S.; BAITELLO, J.B.; MUCCI, E.S.F.; DÖBEREINER, J.; SPRENT, J.I. New nodulating legume trees from south-east Brazil. **New Phytologist**, New York, v. 98, p. 317-328, 1984.

FELFILI, J.M.; SILVA JUNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; MACHADO, J.W.B.; WALTER, B.M.T.; SILVA, P.E.N.; HAY, J.D. Análise comparativa da florística e fitossociologia da vegetação arbórea do cerrado sensu stricto na Chapada Pratinha, D.F. Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, São Paulo, v. 6, p. 27-46, 1993.

FIELD, C.; MOONEY, H.A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: GIVNISH, T.J. (Ed.). **On the Economy of Plant Form and Function**. New York: Cambridge University Press, 1983. p. 25-55.

FILOSO, S.; MARTINELLI, L.A.; HOWARTH, R.W.; BOYER, E.W.; DENTENER, F. Human Activities Changing the N Cycle in Brazil. **Biogeochemistry**, Dordrecht. No prelo.



GALLOWAY, J.N.; DENTENER, F.; CAPONE, D.G.; BOYER, E.W.; HOWARTH, R.W.; SEITZINGER, S.P.; ASNER, G.P.; CLEVELAND, C.; GREEN, P.; HOLLAND, E.; KARL, D.M.; MICHAELS, A.F.; PORTER, J.H.; TOWNSEND, A.; VOROSMARTY, C. Nitrogen cycles: Past and future. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 70, n. 2, p. 153-226, Sep. 2004.

GALLOWAY, J.N.; SCHLESINGER, W.H.; LEVY, H.; MICHAELS, A.; SCHNOOR, J.L. Nitrogen-Fixation - Anthropogenic Enhancement-Environmental Response. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 9, n. 2, p. 235-252, Jun. 1995.

GARTEN, C.T.; VAN MIEGROET, H. Relationships between soil nitrogen dynamics and natural  $^{15}\text{N}$  abundance in plant foliage from Great Smoky Mountain National Park. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v. 24, n. 8, p. 1636-1645, Aug. 1994.

GEHRING, C. **The role of biological nitrogen fixation in secondary and primary forests of Central Amazonia**. 2003. 216 p. Tese (Doutorado) - Rheinische Friedrich-Wilhelm Universität, Bonn, 2003.

GOEDERT, W.J. Management of the Cerrado Soils of Brazil - a Review. **Journal of Soil Science**, Oxford, v. 34, n. 3, p. 405-428, 1983.

GUEHL, J.M.; DOMENACH, A.M.; BERAU, M.; BARIGAH, T.S.; CASABIANCA, H.; FERHI, A.; GARBAYE, J. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana: a dual isotope approach ( $\delta\text{N-15}$  and  $\delta\text{C-13}$ ). **Oecologia**, New York, v. 116, n. 3, p. 316-330, Sep. 1998.

HANDLEY, L.L.; RAVEN, J.A. The Use of Natural Abundance of Nitrogen Isotopes in Plant Physiology and Ecology. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 15, n. 9, p. 965-985, Dec. 1992.

HARIDASAN, M. Nutrient cycling as a function of landscape and biotic characteristics in the Cerrados of Central Brazil. In: McCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.E. (Ed.). **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. New York: Oxford University Press, 2001. cap 5, p. 68-83.

HE, X.H.; CRITCHLEY, C.; BLEDSOE, C. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). **Critical Reviews in Plant Sciences**, New York, v. 22, n. 6, p. 531-567, 2003.

HIGUCHI, N.; dos SANTOS, J.; RIBEIRO, R.J.; FREITAS, J.V.; VIEIRA, G.; CÖIC, A.; BIOT, Y. Crescimento e Incremento de uma Floresta Amazônica de Terra-Firme Manejada. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE BIOMASSA E NUTRIENTES FLORESTAIS, 1997, Manaus. **BIONTE - Biomassa e Nutrientes Florestais**. Manaus : INPA, 1997., p. 89-132.

HOBBIE, E.A.; MACKO, S.A.; SHUGART, H.H. Interpretation of nitrogen isotope signatures using the NIFTE model. **Oecologia**, New York, v. 120, n. 3, p. 405-415, Aug. 1999.

HOERING, T.C. Variations of nitrogen-15 abundance in naturally occurring substance. **Science**, Washington, v. 122, p. 1233-1234, 1955.

HÖGBERG, P. Tansley review No 95 - N-15 natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, New York, v. 137, n. 2, p. 179-203, 1997.

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente. **Parques Nacionais**. Brasília: IBAMA, 1998. 240 p.

KARAMANOS, R.E.; RENNIE, D.A. Changes in Natural N-15 Abundance Associated with Pedogenic Processes in Soil .2. Changes on Different Slope Positions. **Canadian Journal of Soil Science**, Ottawa, v. 60, n. 2, p. 365-372, 1980.

KAUFFMAN, J.B.; CUMMINGS, D.L.; WARD, D.E. Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian cerrado. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, n. 3, p. 519-531, Sep. 1994.

KAUFFMAN, J.B.; CUMMINGS, D.L.; WARD, D.E. Fire in the Brazilian Amazon. 2. Biomass, nutrient pools and losses in cattle pastures. **Oecologia**, New York, v. 113, n. 3, p. 415-427, Feb. 1998.

KELLER, M.; VARNER, R.; DIAS, J.D.; SILVA, H.; CRILL, P.; OLIVEIRA JUNIOR, R.C.; ASNER, G.P. Soil-Atmosphere Exchange of Nitrous Oxide, Nitric Oxide, Methane, and Carbon Dioxide in Logged and Undisturbed Forest in the Tapajós National Forest, Brazil. **Earth Interactions**, Washington. No prelo.

LACLAU, J.P.; TOUTAIN, F.; M'BOU, A.T.; ARNAUD, M.; JOFFRE, R.; RANGER, J. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese Eucalyptus plantations. **Annals of Botany**, Oxford, v. 93, n. 3, p. 249-261, Mar. 2004.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa, 2000. 531 p.

LEITÃO, M.R.S. Fixação biológica do nitrogênio por espécies arbóreas. In: VARGAS, M.A.T.; HUNGRIA, M. (Eds.). **Biologia dos solos dos Cerrados**. Brasília: EMBRAPA, 1997. p. 155-186.

LUIZÃO, F.J. **Ecological studies in contrasting forest types in central Amazonia**. 1995. 288 p. Tese (Doutorado) – University of Stirling, Stirling, 1995.

LUIZÃO, F.J.; MATSON, P.A.; LIVINGSTON, G.; LUIZÃO, R.C.C.; VITOUSEK, P.M. Nitrous oxide flux following tropical land clearing. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 3, n. 3, p. 281-285, 1989.

LUIZÃO, R.C.C. **Soil Biological Studies in Contrasting Types of Vegetation in Central Amazonian Rain Forest**. 1994. 204 p. Thesis (PhD) – University of Stirling, Stirling, 1994.

LUIZÃO, R.C.C.; LUIZAO, F.J.; PAIVA, R.Q.; MONTEIRO, T.F.; SOUSA, L.S.; KRUIJT, B. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, n. 5, p. 592-600, May. 2004.

MAGALHÃES, F.M.M.; MAGALHÃES, L.M.S.; OLIVEIRA, L.A.; DÖBEREINER, J. Ocorrência de de nodulação em leguminosas florestais de terra firme nativas da região de Manaus. **Acta Botânica**, São Paulo, v. 12, n. 3, p. 509-514, 1982.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas**. Princípios e aplicações. 2 ed. Piracicaba: POTAFOS, 1997. 319 p.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2.ed. San Diego: Academic Press, 1995. 902 p.

MARTINELLI, L.A.; ALMEIDA, S.; BROWN, I.F.; MOREIRA, M.Z.; VICTORIA, R.L.; FILOSO, S.; FERREIRA, C.A.C.; THOMAS, W.W. Variation in nutrient distribution and potential nutrient losses by selective logging in a humid tropical forest of Rondônia, Brazil. **Biotropica**, Lawrence, v. 32, n. 4, p. 597-613, Dec. 2000.

MARTINELLI, L.A.; PICCOLO, M.C.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E.; MCDOWELL, W.; ROBERTSON, G.P.; SANTOS, O.C.; TRESEDER, K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, n. 1/3, p. 45-65, Jul. 1999.

MATSON, P.A.; MCDOWELL, W.H.; TOWNSEND, A.R.; VITOUSEK, P.M. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, n. 1/3, p. 67-83, Jul. 1999.

McKEY, D. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: SPRENT, J.L.; McKEY, D. (Ed.). **Advances in legume systematics**: Part 5—The Nitrogen Factor. Kew: Royal Botanic Gardens, 1994. p. 211–228.

MEDINA, E. Nutrient balance and physiological processes at leaf level. In: MEDINA, E.; MOONEY, H.A.; VÁSQUEZ-YANES, C. (Eds.). **Physiological ecology of plants of the wet tropics**. The Hague: Dr. W. Junk Publication, 1984. p. 139-154.

MEDINA, E. Nutrients: Requirements, conservation, and cycles of nutrients in the herbaceous layer. In: WALKER, B.H. (Ed.). **Determinants of tropical savannas**. Oxford: IRL Press, 1987. p. 39-65. (IUBS Monographies series 3)

MEDINA, E.; CUEVAS, E. Eficiencia de utilización de nutrientes por plantas lenhosas: Eco-fisiologia de bosques de San Carlos de Rio Negro. **Scientia Guianae**, Caracas, v.11, p.51-70, 2000.

MELILLO, J.M. Carbon and Nitrogen interactions in the terrestrial biosphere: anthropogenic effects. In: WALKER, B.; STEFFEN, W. (Ed.). **Global Change and Terrestrial Ecosystems**. Cambridge: University Press, 1996. p. 431-450. (IGBP book series 2)

MENDONÇA, R.C. DE; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JUNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FIGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. Flora vascular do Cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: EMBRAPA, 1998. cap. 7, p. 289-556.

MICHELSSEN, A.; SCHMIDT, I.K.; JONASSON, S.; QUARMBY, C.; SLEEP, D. Leaf N-15 abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. **Oecologia**, New York, v. 105, n. 1, p. 53-63, Jan. 1996.

MIRANDA, J.C.C.; MIRANDA, L.N. Efeito de fungos micorrízicos arbusculares nativos de cerrado no crescimento da soja adubada com nitrogênio ou inoculada com *Rhizobium*. In: PEREIRA, R.C.; NASSER, L.C.B. (Eds.). INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON TROPICAL SAVANNAS. 1996. Proceedings. Brasília: EMBRAPA, 1996. p. 393-395.

MOREIRA, A.G. Effects of fire protection on savanna structure in Central Brazil. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 27, n. 4, p. 1021-1029, Jul. 2000.

MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. **Microbiologia e bioquímica do solo**. Lavras: UFLA, 2002. 626 p.

MOREIRA, F.M.S.; SILVA, M.F. DA; FARIA, S.M. DE. Occurrence of Nodulation in Legume Species in the Amazon Region of Brazil. **New Phytologist**, New York, v. 121, n. 4, p. 563-570, 1992.

NADELHOFFER, K.J.; FRY, B. Nitrogen isotope studies in forested ecosystems. In: LAJTHA, K.; MICHENER, R.H. (Eds.). **Stable isotopes in ecology and environmental science**. Oxford: Blackwell, 1994. p. 22-44.

NADELHOFFER, K.J.; SHAVER, G.; FRY, B.; GIBLIN, A.; JOHNSON, L.; MCKANE, R. N-15 natural abundances and N use by tundra plants. **Oecologia**, New York, v. 107, n. 3, p. 386-394, Aug. 1996.

NARDOTO, G.B. **Efeitos de queimadas na mineralização de nitrogênio e em processos de ciclagem de nutrientes em uma área de cerrado stricto sensu**. 2000. 90 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília. 2000.

NARDOTO, G.B.; BUSTAMANTE, M.M.C. Effects of fire on soil nitrogen dynamics and microbial biomass in savannas of Central Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 8, p. 955-962, ago. 2003.

NARDOTO, G.B.; BUSTAMANTE, M.M.C.; PINTO, A.S.; KLINK, C.A. Nutrient use efficiency at ecosystems and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. **Journal of Tropical Ecology**, New York. No prelo.

NELSON, B.W.; OLIVEIRA, A.A.DE. Área Botânica. In: CAPOBIANCO, J.P.R.; VERÍSSIMO, A.; MOREIRA, A.; SAWYER, D.; SANTOS, I. DOS; PINTO, L.P. (Orgs.). **Biodiversidade da Amazônia brasileira: avaliação, uso sustentável e repartição de benefícios**. São Paulo: Estação Liberdade – Instituto Sócio Ambiental, 2001. 540 p.

NEPSTAD, D.C.; MOUTINHO, P.R.S.; MARKEWITZ, D. The recovery of biomass, nutrient stocks, and deep-soil functions in secondary forests. In: McCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.L. (Eds.). **The Biogeochemistry of the Amazon Basin**. New York: Oxford University Press, 2001. cap 9, p. 139-155.

NEU, V. **Influência da cobertura vegetal na ciclagem de nutrientes via solução do solo na região de Manaus – AM**. 2005. 110 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) – Campus Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2005.

OMETTO, J.P.H.B.; FLANAGAN, L.B.; MARTINELLI, L.A.; MOREIRA, M.Z.; HIGUCHI, N.; EHLERINGER, J.R. Carbon isotope discrimination in forest and pasture ecosystems of the Amazon Basin, Brazil. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 16, n. 4, p. 1109, Dec. 2002.

OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; DOMINGUES, T.F.; BERRY, J.A.; ISHIDA, F.Y.; MAZZI, E.; HIGUCHI, N.; FLANAGAN, L.B.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L.A. The stable carbon and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon region, Brazil. **Biogeochemistry**, Dordrecht. No prelo.

PERSSON, J.; HÖGBERG, P.; EKBLAD, A.; HÖGBERG, M.; NORDGREN, A.; NÄSHOLM, T. Nitrogen acquisition from inorganic and organic sources by boreal forest plants in the field **Oecologia**, New York, v. 137, n. 2 p. 252–257, Oct. 2003.

PICCOLO, M.C.; NEILL, C.; CERRI, C.C. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 162, n. 1, p. 61-70, May. 1994.

PICCOLO, M.C.; NEILL, C.; MELILLO, J.M.; CERRI, C.C.; STEUDLER, P.A. N-15 natural abundance in forest and pasture soils of the Brazilian Amazon Basin. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 182, n. 2, p. 249-258, May 1996.

PINTO, A.S.; BUSTAMANTE, M.M.C.; KISSELLE, K.; BURKE, R.; ZEPP, R.; VIANA, L.T.; VARELLA, R.F.; MOLINA, M. Soil emissions of N<sub>2</sub>O, NO, and CO<sub>2</sub> in Brazilian Savannas: Effects of vegetation type, seasonality, and prescribed fires. **Journal of Geophysical Research-Atmospheres**, Washington, v. 107, n. 20, p. 57, 2002.

PIVELLO, V.R.; COUTINHO, L.M. Transfer of macro-nutrients to the atmosphere during experimental burnings in an open cerrado (Brazilian savanna). **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 8, p. 487-497, 1992.

PRADO, H DE. **Solos do Brasil: gênese, morfologia, classificação, levantamento, manejo agrícola e geotécnico**. Piracicaba: H. do Prado/USP, 2003. 275 p.

QUILCHANO, C.; EGIDO, J.A.; GONSALEZ, M.I. Climate sequence of soils developed on granites in the Sierra de Gata, Salamanca, Spain. **Arid Soil Research Rehabilitation**, Bristol, v. 9, n. 3, p. 385-397, Jul-Sep. 1995.

RANZANI, G. Identificação e caracterização de alguns solos da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 10, n. 1, p. 7-41, 1980.

REATTO, A.; CORREIRA, J.R.; SPERA, S.T. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Ed.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: EMBRAPA, 1998. cap 2, p. 47-86.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; UHL, C. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. **Functional Ecology**, Oxford, v. 9, n. 1, p. 65-67, Feb. 1995.

REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WALTERS, M.B. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. **Functional Ecology**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 948-958, Dec. 1998.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S.; UHL, C. Photosynthesis-Nitrogen relations in Amazonian tree species. 1. Patterns among species and communities. **Oecologia**, New York, v. 97, n. 1, p. 62-72, Feb. 1994.

RESENDE, J.C.F. **A ciclagem de nutrientes em áreas de Cerrado e a influência de queimadas controladas**. 2001. 121 p. Tese (Doutorado em Ecologia) - Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília. 2001.

RIBEIRO, J.E.L.S.; HOPKINS, M.J.C.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C.A.; COSTA, M.A.S.; BRITO, J.M.; SOUZA, M.A.D.; MARTINS, L.H.P.; LOHMANN, L.G.; ASSUNÇÃO, P.A.C.L.; PEREIRA, E.C.; SILVA, C.F.; MESQUITA, M.R.; PROCÓPIO, L.C. **Flora da Reserva Ducke: guia de identificação uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. Manaus: INPA/DFID, 1999. 816 p.

RICE, A.H.; PYLE, E.H.; SALESKA, S.R.; HUTYRA, L.; PALACE, M.; KELLER, M.; CAMARGO, P.B.; PORTILHO, K.; MARQUES, D.F.; WOFSY, S.C. Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4 Supplement, p. S55-S71, Aug. 2004.

RICHTER, D.D.; BABBAR, L.I. Soil diversity in the tropics. **Advances in Ecological Research**, Durham, v. 21, p. 315-389, 1991.

ROBINSON, D. Delta N-15 as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology & Evolution**, Londres, v. 16, n. 3, p. 153-162, Mar. 2001.

ROCHA, H.R. DA; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; MENTON, M.C.; PINTO, L.D.V.O.; FREITAS, H.C.DE; FIGUEIRA, A.M.S. Seasonality of water and heat flux over a tropical forest in eastern Amazonia. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, n. 4 Supplement, p. S22-S32, Aug. 2004.

ROGGY, J.C.; PREVOST, M.F.; GARBAYE, J.; DOMENACH, A.M. Nitrogen cycling in the tropical rain forest of French Guiana: comparison of two sites with contrasting soil types using delta N-15. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 15, n. 1, p. 1-22, Jan.1999a.

ROGGY, J.C.; PREVOST, M.F.; GOURBIERE, F.; CASABIANCA, H.; GARBAYE, J.; DOMENACH, A.M. Leaf natural N-15 abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. **Oecologia**, New York, v. 120, n. 2, p. 171-182, Aug.1999b.

SALGADO-LABOURIAU, M.L.; VICENTINI, K.R.F. Fire in the Cerrado 32,000 years ago. **Current Research in the Pleistocene**, Sussex, v.2, p.85-87, Mar. 1994.

SANTIAGO, L.S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S.J.; MULKEY, S.S. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. **Oecologia**, New York, v. 139, n. 4, p. 495-502, May 2004.

SARMIENTO, G. Ecología de pastizales y sabanas en América Latina. In: SARMIENTO, G.; CABIDO, M. (Ed.). **Biodiversidad y funcionamiento de pastizales y sabanas em América Latina**. Caracas: CYTED y CIELAT, 1996. p. 231-244.

SATO, M.N.; GARDA, A.A.; MIRANDA, H.S. Effects of fire on the mortality of woody vegetation in Central Brazil. In: VIEGAS, D. X. (Ed.). In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON FOREST FIRE RESEARCH, 3. 1998. Luso: University of Coimbra, 1998. p. 1777-1784.

SCHIMEL, D.S.; EMANUEL, W.; RIZZO, B.; SMITH, T.; WOODWARD, F.I.; FISHER, H.; KITTEL, T.G.F.; McKEOWN, R.; PAINTER, T. ROSENBLOOM, N.; OJIMA, D.S.; PARTON, W.J.; KICKLIGHTER, D.W.; McGUIRE, A.D.; MELILLO, J.M.; PAN, Y.; HAXELTINE, A.L PRENTICE, C.; PRENTICE, C.; SITCH, S.; HIBBARD, K.; NEMANI, R.; PIERCE, L.; RUNNINGS, S.; BORCHERS, J.; CHANEY, J.; NEILSON, R.; BRASWELL, B.H. Continental scale variability in ecosystem processes: Models, data, and the role of disturbance. **Ecological Monographs**, Washington, v. 67, n. 2, p. 251-271, May 1997.

SCHLESINGER, W.H. **Biogeochemistry – an analysis of global change**. 2.ed. New York: Academic Press, 1997. 588 p.

SCHMIDT, S.; STEWART, G.R. Delta<sup>15</sup>N values of tropical savanna and monsoon forest species reflect root specialisations and soil nitrogen status. **Oecologia**, New York, v. 134, n. 4, p. 569-577, Mar. 2003.

SCHOLES, R.J.; ARCHER, S.R. Tree-grass interactions in savannas. **Annual Review Ecological Systems**, Palo alto, v. 28, p. 517-544, 1997.

SCHUUR, E.A.G.; MATSON, P.A. Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. **Oecologia**, New York, v. 128, n. 3, p. 431-442, Aug. 2001.

SHEARER, G.; KOHL, D.H. N<sub>2</sub>-Fixation in Field Settings - Estimations Based on Natural N-15 Abundance. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood Victoria, v. 13, n. 6, p. 699-756, 1986.

SILVA, D.M.L. **Dinâmica de nitrogênio em microbacias no Estado de São Paulo**. 2005. 124 p. Tese (Doutorado em Ciências – área de concentração: Química na Agricultura e no Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

SILVEIRA, A.P.D. DA. Ecologia de fungos micorrízicos arbusculares. In: MELO, I.S. DE; AZEVEDO, J.L. (Eds.). **Ecologia microbiana**. Jaguariúna: EMBRAPA-CNPMA, 1998. p. 61-86.

SILVER, W.L.; NEFF, J.; MCGRODDY, M.; VELDKAMP, E.; KELLER, M.; COSME, R. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. **Ecosystems**, New York, v. 3, n. 2, p. 193-209, Mar-Apr. 2000.

SIQUEIRA, J.O.; COLOZZI FILHO, A.; OLIVEIRA, E.; SCHENK, N.C. Ocorrência de micorrizas vesículo-arbusculares em agro e ecossistemas naturais do Estado de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 24, p. 1499-1506, dez. 1989.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry – The principles and practice of statistics in biological research**. New York: W.H. Freeman, 1997. 887 p.

SOLBRIG, O.T. The diversity of the savanna ecosystem. In: SOLBRIG, O.T.; MEDINA, E.; SILVA, JA. (Ed.). **Biodiversity and savanna ecosystem processes**. Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. p. 1-27.

SPRENT, J.I.; GEOGHEGAN, I.E.; WHITTY, P.W.; JAMES, E.K. Natural abundance of N-15 and C-13 in nodulated legumes and other plants in the cerrado and neighbouring regions of Brazil. **Oecologia**, New York, v. 105, n. 4, p. 440-446, Mar. 1996.

STATSOFT, INC. **STATISTICA. Statistica 6.0.**, 2004. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>>.



STOCK, J.B.; STOCK, A.M.; MOTTONEN, J.M. Signal Transduction in Bacteria. **Nature**, London, v. 344, n. 6265, p. 395-400, Mar. 1990.

SYLVESTER-BRADLEY, R.; OLIVEIRA, L.A.; PODESTA FILHO, J.A. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum* spp. in representative soils of Central Amazonia. **Agroecosystems**, New York, v. 6, p. 249-266, Mar. 1980.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. Redwood City: The Benjamin/Cummings Publishing, 1991. 565 p.

TELLES, E.C.C. **Dinâmica de carbono no solo influenciada pela textura, drenagem, mineralogia e carvões em florestas primárias na região centro-oriental da Amazônia**. 2002. 114 p. Tese (Doutorado em Ciências) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

TELLES, E.C.C.; CAMARGO, P.B. DE; MARTINELLI, L.A.; TRUMBORE, S.E.; COSTA, E.S. SANTOS, J.; HIGUCHI, N.; OLIVEIRA, R.C. Influence of soil texture on carbon dynamics and storage potential in tropical forest soils of Amazonia. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 17, n. 2, 1029/2002GB001953, May 2003.

TRIBUZI, E.S. **Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO<sub>2</sub> na Amazônia Central**. 2005. 84p. Tese (Doutorado) – Campus Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 2005.

VERCHOT, L.V.; DAVIDSON, E.A.; CATTANIO, J.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**, Washington, v. 13, n. 1, p. 31-46, Mar. 1999.

VIEIRA, S.; DE CAMARGO, P.B.; SELHORST, D.; DA SILVA, R.; HUTYRA, L.; CHAMBERS, J.Q.; BROWN, I.F.; HIGUCHI, N.; DOS SANTOS, J.; WOFSEY, S.C.; TRUMBORE, S.E.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, New York, v. 140, n. 3, p. 468-479, Aug. 2004.

VITOUSEK, P.M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist**, New York, v. 119, n. 4, p. 553-572, 1982.

VITOUSEK, P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, Washington, v. 65, n. 1, p. 285-298, 1984.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD, R.L. Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 17, p. 137-167, 1986.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B.; MATSON, P.A. Variation in foliar  $^{13}\text{C}$  in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? **Oecologia**, New York, v. 84, p. 362-370, 1990.

VITOUSEK, P.M.; FARRINGTON, H. Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 37, n. 1, p. 63-75, Apr. 1997.

VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; MATSON, P.A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H.; TILMAN, D.G. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. **Ecological Applications**, Washington, v. 7, n. 3, p. 737-750, Aug. 1997.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B. Input/output balances and nitrogen limitation in terrestrial ecosystems. In: SCHULZE, E-D; HEIMANN, M.; HARRISON, S.; HOLLAND, E.; LLOYD, J.; PRENTICE, I.C.; SCHIMMEL, D. (Eds.). **Global Biogeochemical Cycles in the Climate System**. San Diego: Academic Press, 2001. p. 217-225.

VITOUSEK, P.M.; CASSMAN, K.; CLEVELAND, C.; CREWS, T.; FIELD, C.B.; GRIMM, N.B.; HOWARTH, R.W.; MARINO, R.; MARTINELLI, L.; RASTETTER, E.B.; SPRENT, J.I. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 57, n. 1, p. 1-45, Apr. 2002.

YONEYAMA, T.; MURAOKA, T.; MURAKAMI, T.; BOONKERD, N. Natural-Abundance of  $\text{N-15}$  in Tropical Plants with Emphasis on Tree Legumes. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 153, n. 2, p. 295-304, Mar.1993.

WAHLEN, S.C.; PHILLIPS, R.L.; FISHER, E.N. Nitrous oxide emission from an agricultural field fertilized with liquid lagoon swine effluent. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 14, p. 545-558, 2000.

WEITZ, A.M.; VELDKAMP, E.; KELLER, M.; NEFF, J.; CRILL, P.M. Nitrous oxide, nitric oxide, and methane fluxes from soils following clearing and burning of tropical secondary forest. **Journal of Physical and Geophysical Research**, Washington, v. 103, p. 28047-28058, Nov. 1998.

## **APÊNDICES**

**Ver CD ROM:**

APÊNDICE A – Planilha com dados brutos referente às análises isotópicas e nutricional para folha, serapilheira e solo de todas as áreas estudadas

APÊNDICE B - Planilha com dados brutos referente às análises físico-químicas de amostras de solo de Manaus-campinarana e São Gabriel

## **ANEXOS**

ANEXO A - Concentrações de N, P e Ca, e razões C/N, N/P e C/P (média e EP) para todos os indivíduos amostrados em cada área de estudo. Letras diferentes significam diferenças significativas entre as áreas (ANOVA e pos hoc Tukey;  $P < 0,05$ )

A1 – Região de Manaus, AM (Amazônia Central)

	<b>Manaus-platô</b>	<b>Manaus-baixio</b>	<b>Manaus-campinarana</b>
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	4,34 (0,12)a	0,36 (0,13)b	1,43 (0,18)b
<b>N</b> (g kg <sup>-1</sup> )	21,6 (0,37)a	17,4 (0,48)a	22,4 (0,77)a
<b>P</b> (g kg <sup>-1</sup> )	0,61 (0,02)a	0,68 (0,02)a	0,76 (0,05)a
<b>Ca</b> (g kg <sup>-1</sup> )	3,3 (0,3)a	4,4 (0,6)a	1,6 (0,2)b
<b>C/N</b>	25,0 (0,5)a	31,9 (0,9)b	25,6 (0,9)a
<b>N/P</b>	35,4 (1,3)a	26,3 (1,2)b	30,7 (1,5)b

A2 – Gradiente de precipitação ao longo da Amazônia brasileira

	<b>Santarém</b>	<b>Manaus-platô</b>	<b>São Gabriel</b>
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	7,47 (0,08)a	4,34 (0,12)b	3,41 (0,12)c
<b>N</b> (g kg <sup>-1</sup> )	27,5 (0,41)a	21,6 (0,37)a	23,2 (0,7)a
<b>P</b> (g kg <sup>-1</sup> )	0,96 (0,03)a	0,61 (0,02)b	0,83 (0,04)a
<b>Ca</b> (g kg <sup>-1</sup> )	7,7 (0,48)a	3,3 (0,28)b	3,2 (0,3)b
<b>C/N</b>	18,9 (0,3)a	25,0 (0,5)a	23,1 (0,7)a
<b>N/P</b>	29,8 (0,9)a	35,4 (1,3)b	28 (1,2)a

A3 – Floresta de terra-firme x cerrado *sensu stricto*

	<b>Santarém</b>	<b>Brasília-sem queima</b>	<b>Brasília-queimada</b>
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	7,47 (0,08)a	-0,98 (0,11)b	-0,86 (0,12)b
<b>N</b> (g kg <sup>-1</sup> )	27,5 (0,41)a	15,9 (0,4)b	14,9 (0,4)b
<b>P</b> (g kg <sup>-1</sup> )	0,96 (0,03)a	0,58 (0,03)b	0,6 (0,02)b
<b>Ca</b> (g kg <sup>-1</sup> )	7,7 (0,48)a	3,6 (0,2)b	6,3 (0,5)a
<b>C/N</b>	18,9 (0,3)a	34,3 (0,2)b	36,7 (0,8)b
<b>N/P</b>	29,8 (0,9)a	29,2 (1,1)a	25,2 (0,9)b

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)