

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS**  
Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia  
Tropical e Recursos Naturais

**INFLUÊNCIA DA TOPOGRAFIA NA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO**  
**MINERAL E NA ASSIMILAÇÃO DE NITRATO POR ÁRVORES DA FLORESTA**  
**DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

**GABRIELA FARIAS ASMUS**

**Manaus, Amazonas**

**Mai 2008**

**GABRIELA FARIAS ASMUS**

**INFLUÊNCIA DA TOPOGRAFIA NA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO  
MINERAL E NA ASSIMILAÇÃO DE NITRATO POR ÁRVORES DA FLORESTA  
DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL**

Orientador: Ph.D. Flavio Jesus Luizão

Co-orientador: D.Sc. José Francisco de Carvalho Gonçalves

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

**Manaus, Amazonas**

**Mai 2008**

## FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA DO INPA

A836

Asmus, Gabriela Farias

Influência da topografia na disponibilidade de nitrogênio mineral e na assimilação de nitrato por árvores da floresta de terra firme da Amazônia central/Gabriela Farias Asmus ---  
Manaus : [s.n.], 2008.

viii, 34f.: il.

Dissertação (mestrado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2008

Orientador:Flavio Jesus Luizão

Área de concentração: Ecologia

1. Ciclagem de nutrientes. 2. Topografia. 3. Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, AM). I. Título.

CDD 19. ed.574.52642

### **Sinopse:**

Estudou-se a disponibilidade de nitrogênio mineral e assimilação de nitrato por *Scleronema micranthum* (Malvaceae) e *Protium hebetatum* (Burseraceae), duas espécies arbóreas que co-habitam os diferentes ambientes topográficos da Reserva Florestal Adolpho Ducke. As espécies foram analisadas quanto às concentrações de nitrogênio foliar, nitrato foliar e atividade da enzima redutase do nitrato, no sentido de investigar a hipótese de que a topografia exerce influência sobre a distribuição das formas de N no solo e, consequentemente, nas concentrações no tecido foliar e na assimilação de  $\text{NO}_3^-$ .

### **Palavras-chave:**

Nutrientes, topografia, nitrato, redutase do nitrato.

*Cipó caboclo tá subindo na virola  
Chegou a hora do pinheiro balançar  
Sentir o cheiro do mato da imburana  
Descansar morrer de sono na sombra da barriguda  
De nada vale tanto esforço do meu canto  
Pra nosso espanto tanta mata haja vão matar  
Tal mata Atlântica e a próxima Amazônica  
Arvoredos seculares impossível replantar*

*Que triste sina teve cedro nosso primo  
Desde de menino que eu nem gosto de falar  
Depois de tanto sofrimento seu destino  
Virou tamborete mesa cadeira balcão de bar  
Quem por acaso ouviu falar da sucupira  
Parece até mentira que o jacarandá  
Antes de virar poltrona porta armário  
Mora no dicionário vida eterna milenar*

*Quem hoje é vivo corre perigo  
E os inimigos do verde da sombra, o ar  
Que se respira e a clorofila  
Das matas virgens destruídas vão lembrar  
Que quando chegar a hora  
É certo que não demora  
Não chame Nossa Senhora  
Só quem pode nos salvar é*

*Caviúna, cerejeira, baraúna  
Imbuia, pau-d'arco, solva  
Juazeiro e jatobá  
Gonçalo-alves, paraíba, itaúba  
Louro, ipê, paracaúba  
Peroba, massaranduba  
Carvalho, mogno, canela, imbuzeiro  
Catuaba, janaúba, aroeira, araribá  
Pau-fero, anjico amargoso, gameleira  
Andiroba, copaíba, pau-brasil, jequitibá*

*Matança (Xangai, 1982)*

## AGRADECIMENTOS

Ao professor e amigo Valdely Knupp, pelo incentivo à realização deste excelente curso de mestrado em ares tão distantes das estradas do Sul;

Ao orientador Flávio Luizão, pela acolhida em sua temática de trabalho e pela disponibilidade do tempo mesmo quando inexistente;

Ao co-orientador José Francisco C. Gonçalves, pelo conhecimento incrível de fisiologia vegetal e pela leitura cuidadosa de meus textos;

À Claudia Keller, pelo excelente trabalho como coordenadora do curso de ecologia;

À estimada secretária de curso, Beverly... Pela disposição, pela resolução dos problemas, pelas lembranças dos prazos e pelo empréstimo da linha telefônica...

Aos auxiliares de campo Cunha e Osmar, mestres da peconha e do podão, pela amizade e pela disposição física para percorrer as trilhas (intermináveis!) da Reserva Ducke;

Aos colegas do Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal, pelo companheirismo no campo e laboratório. No final, fizeram toda a diferença!

Aos demais “luizões e luizetes” pelo mutualismo de informação e amizade;

Aos anjos Raimundo e Jonas... Pelos ensinamentos e pelas dicas de sobrevivência no Laboratório Temático de Solos e Plantas;

À logística do LBA: Ruth, Rubenildo, Natan, Ricardo e Thiago... Ainda devo aquele pé-de-moleque...

À pesquisadora Carolina Castilho pelo empréstimo do banco de dados;

Aos amigos da ecologia pela intensidade do convívio, por compartilhar os momentos de tensão, estudos e festa;

Aos amigos “Bruninho”, “Marelena” e “Ghidinho”... pelo cotidiano de cafés, jantas, conversas e amizade sincera;

Ao amigo e namorado Daní, motivo de minhas saudades, por topar compartilhar a rede, a vida e todo o mais que vem no pacote;

À *Dona Rosa* e *Seu Guilherme*, responsáveis por toda a minha trajetória;

Aos programas LBA e PELD pelo financiamento;

À CAPES pela concessão da bolsa.

## RESUMO

As condições de relevo, em pequena escala, não são homogêneas nas florestas de terra firme da Amazônia central. Platôs, vertentes e baixios são três categorias topográficas que possuem peculiaridades quanto à físico-química do solo, gerando ambientes distintos para o crescimento em tipo e biomassa da vegetação. Neste trabalho, comparou-se a disponibilidade de N mineral em solo florestal e a sua assimilação por duas espécies arbóreas nativas co-existent nas mesmas categorias topográficas. *Scleronema micranthum* (Malvaceae) é considerada uma espécie oportunista-clímax no processo de sucessão florestal, e a copa de sua árvore geralmente atinge o dossel. *Protium hebetatum* (Burseraceae) é considerada clímax, e sua copa é geralmente restrita ao sub-bosque. A topografia foi fator de influência na disponibilidade de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  do solo; entretanto, os valores de N foliar,  $\text{NO}_3^-$  foliar e atividade da enzima RN não foram relacionados às diferenças na disponibilidade de N mineral. Árvores de *S. micranthum* apresentaram maiores concentrações de N foliar e maiores valores de atividade da enzima RN em comparação à espécie *P. hebetatum*. Por outro lado, árvores de *P. hebetatum* apresentaram maiores concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar. As diferenças encontradas entre as espécies *S. micranthum* e *P. hebetatum* sugerem diferentes estratégias no uso do N, possivelmente associadas às categorias ecológicas no processo de sucessão florestal e às posições distintas das copas no extrato vertical da floresta.

## ABSTRACT

On a small scale, relief conditions are not homogeneous in *terra firme* rainforests of the central Amazonia. Plateaus, slopes and valleys are topographical categories that have peculiarities regarding soil characteristics, creating different environments for growth in vegetation types and biomass. In this work, the availability of mineral nitrogen in forest soil and its acquisition by two native tree species co-existing in the same topographic categories was compared. *Scleronema micranthum* (Malvaceae) is considered a climax-opportunist specie in forest succession and its leaves usually reach the canopy. *Protium hebetatum* (Burseraceae) is considered climax in forest succession and it usually occupies understory position. Topography was an influential factor of soil  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  availability; however, total N,  $\text{NO}_3^-$  and NR activity in leaves were not related to differences in this mineral N availability. *S. micranthum* trees showed higher concentrations of leaf N and higher values of NR enzyme activity when compared to *P. hebetatum*. On the other hand, *P. hebetatum* trees showed higher  $\text{NO}_3^-$  concentrations in leaves. Differences between the species *S. micranthum* and *P. hebetatum* suggest different strategies in the use of N, probably associated to their ecological categories in forest succession and to their distinct positions in the vertical extract of the forest.

.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	i
RESUMO .....	ii
ABSTRACT .....	iii
SUMÁRIO.....	iv
RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	1
INTRODUÇÃO.....	2
MATERIAL E MÉTODOS.....	6
<i>Área de estudo</i> .....	6
<i>Escolha das espécies</i> .....	7
<i>Delineamento amostral</i> .....	9
<i>Variação dos atributos do solo nas categorias topográficas</i> .....	9
<i>Material para análises</i> .....	11
Solo.....	11
Folhas .....	12
<i>Análises Laboratoriais</i> .....	12
Determinação das concentrações de N mineral do solo.....	12
Determinação de nitrato foliar .....	13
Determinação da concentração de N foliar.....	13
Determinação da atividade da enzima redutase do nitrato (RN) .....	13
<i>Análises estatísticas</i> .....	14
RESULTADOS .....	14
<i>Variação da disponibilidade de N mineral nas categorias topográficas</i> .....	14
<i>Variação das concentrações de N foliar nas categorias topográficas</i> .....	15
<i>Variação das concentrações de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> nas categorias topográficas</i> .....	16
<i>Atividade da RN</i> .....	17
<i>Correlações entre variáveis</i> .....	18
DISCUSSÃO .....	18
CONCLUSÕES .....	20
AGRADECIMENTOS.....	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22
ANEXOS.....	24
APÊNDICES .....	26



# INFLUÊNCIA DA TOPOGRAFIA LOCAL NA DISPONIBILIDADE DE NITROGÊNIO MINERAL E ASSIMILAÇÃO DE NITRATO POR ÁRVORES DA FLORESTA DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL\*

Gabriela F. Asmus, Flávio J. Luizão e José Francisco C. Gonçalves  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

## RESUMO

As condições de relevo, em pequena escala, não são homogêneas nas florestas de terra firme da Amazônia central. Platôs, vertentes e baixios são três categorias topográficas que possuem peculiaridades quanto à físico-química do solo, gerando ambientes distintos para o crescimento em tipo e biomassa da vegetação. Neste trabalho, comparou-se a disponibilidade de N mineral em solo florestal e a sua assimilação por duas espécies arbóreas nativas co-existentes nas mesmas categorias topográficas. *Scleronema micranthum* (Malvaceae) é considerada uma espécie oportunista-clímax no processo de sucessão florestal, e a copa de sua árvore geralmente atinge o dossel. *Protium hebetatum* (Burseraceae) é considerada clímax, e sua copa é geralmente restrita ao sub-bosque. A topografia foi fator de influência na disponibilidade de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  do solo; entretanto, os valores de N foliar,  $\text{NO}_3^-$  foliar e atividade da enzima RN não foram relacionados às diferenças na disponibilidade de N mineral. Árvores de *S. micranthum* apresentaram maiores concentrações de N foliar e maiores valores de atividade da enzima RN em comparação à espécie *P. hebetatum*. Por outro lado, árvores de *P. hebetatum* apresentaram maiores concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar. As diferenças encontradas entre as espécies *S. micranthum* e *P. hebetatum* sugerem diferentes estratégias no uso do N, possivelmente associadas às categorias ecológicas no processo de sucessão florestal e às posições distintas das copas no extrato vertical da floresta.

## ABSTRACT

On a small scale, relief conditions are not homogeneous in *terra firme* rainforests of the central Amazonia. Plateaus, slopes and valleys are topographical categories that have peculiarities regarding soil characteristics, creating different environments for growth in vegetation types and biomass. In this work, the availability of mineral nitrogen in forest soil and its acquisition by two native tree species co-existing in the same topographic categories was compared. *Scleronema micranthum* (Malvaceae) is considered a climax-opportunist specie in forest succession and its leaves usually reach the canopy. *Protium hebetatum* (Burseraceae) is considered climax in forest succession and it usually occupies understory position. Topography was an influential factor of soil  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  availability; however, total N,  $\text{NO}_3^-$  and NR activity in leaves were not related to differences in this mineral N availability. *S. micranthum* trees showed higher concentrations of leaf N and higher values of NR enzyme activity when compared to *P. hebetatum*. On the other hand, *P. hebetatum* trees showed higher  $\text{NO}_3^-$  concentrations in leaves. Differences between the species *S. micranthum* and *P. hebetatum* suggest different strategies in the use of N, probably associated to their ecological categories in forest succession and to their distinct positions in the vertical extract of the forest.

**Palavras-chave:** nutrientes, redutase do nitrato, árvores tropicais

**Keywords:** nutrients, nitrate reductase, tropical trees

\* Artigo a ser submetido para a revista Journal of Tropical Ecology

## INTRODUÇÃO

A bacia Amazônica é coberta pelo maior remanescente de florestas tropicais do domínio terrestre (Herrera, 1985), que ocupa uma extensão de aproximadamente  $5,4 \cdot 10^6 \text{ km}^2$  distribuídos entre 9 países da América setentrional (Soares-Filho *et al.*, 2006). O funcionamento dessas florestas é realizado a partir da dinâmica dos seus ciclos biogeoquímicos, garantindo a sobrevivência, o crescimento da floresta e a manutenção de seus serviços ambientais (Herrera, 1985; Fearnside, 2003). Dentre esses ciclos biogeoquímicos destaca-se o ciclo do nitrogênio (N), que é o nutriente utilizado em maior quantidade pelos organismos e, portanto, alvo de preocupações quando alterações na floresta implicam em menor disponibilidade deste elemento para os vegetais.

Em florestas tropicais, reconhecidas por seus solos quimicamente pobres (Salati *et al.*, 1984; Schubart *et al.*, 1984), a ciclagem do N exhibe algumas particularidades. Primeiramente, a maioria do N utilizado pelas plantas é derivado da decomposição da matéria orgânica (Luizão *et al.*, 1999), que exhibe baixa relação C:N e é particularmente abundante nos solos amazônicos sob floresta (Luizão *et al.*, 1989; Keller *et al.*, 2004). Em segundo, os fluxos de N que perpassam o sistema solo-planta-atmosfera envolvem grandes quantidades deste nutriente, fato explicado pelas altas taxas de fixação, pela contribuição considerável da chuva na deposição atmosférica e pela grande quantidade de biomassa incorporada na vegetação (Jordan *et al.*, 1982). Por último, mesmo após distúrbios como derrubada e queima, os ecossistemas sucessionais florestais exibem mecanismos eficientes de conservação do ciclo do N, recuperando progressivamente suas propriedades conforme avançam os processos de sucessão secundária (Davidson *et al.*, 2007).

A substituição dos ecossistemas florestais por áreas de agricultura e pastagens geralmente associadas ao uso de fogo - provoca grandes alterações nos processos envolvidos na ciclagem do N na Amazônia (Davidson *et al.*, 2007). A derrubada inicial da floresta ocasiona diminuições nas taxas de mineralização e nitrificação, com perdas por lixiviação do nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) proveniente da mineralização e perdas de óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) durante o processo de nitrificação (Piccolo *et al.*, 1994, Neill *et al.*, 1997). Como agravante, as emissões de  $\text{N}_2\text{O}$  em áreas de pastagens são três vezes maiores do que nas florestas que as originaram (Luizão *et al.*, 1989), contribuindo significativamente para o aumento de gases associados ao efeito estufa (Fearnside, 2003). É sabido que o  $\text{N}_2\text{O}$  emitido naturalmente pela floresta totaliza  $0,1\text{-}1,3 \times 10^{12} \text{ g N/ano}$ , valores que representam cerca de 15 % das emissões globais naturais deste gás (Melillo *et al.*, 2001). Assim, a quantificação das concentrações de N em

florestas tropicais tem se tornado importante no cenário das mudanças climáticas globais, especialmente na Amazônia, um bioma extenso e com grande variabilidade de tipos florestais.

Dentre os tipos de vegetação nativa identificados na Amazônia, as florestas de terra firme são as mais expressivas (Pires & Prance, 1985), cobrindo cerca de 96% do solo amazônico de terra firme e abrigando uma biomassa de cerca de  $7 \times 10^{16}$  g de carbono (C) (Houghton *et al.*, 2001; Meirelles-Filho, 2004). Mesmo parecendo homogêneas, as florestas de terra firme abrigam ambientes bastante distintos em relação à fitofisionomia e à biomassa florestal, até mesmo em pequena escala, onde há variabilidade na biomassa florestal, nutrição, textura e drenagem dos solos (Luizão *et al.*, 2004; Castilho *et al.*, 2006).

O relevo das florestas de terra firme da Amazônia central é moldado pelo seu intenso sistema hidrográfico, tornando a superfície do solo ondulada (Borelli, 2005). As partes mais elevadas deste relevo são os *platôs*, caracterizados por latossolos (solos amarelos álicos), argilosos, porém permeáveis, atingindo cerca de quatro metros de profundidade (Chauvel *et al.*, 1987). Nas partes mais baixas deste relevo encontram-se os *baixios*, de solos arenosos (espodossolos), onde os igarapés de águas pretas ricas em matéria orgânica determinam a paisagem. Condições intermediárias entre baixios e platôs são consideradas *vertentes*, áreas da floresta de terra firme cuja inclinação (em conjunto com a altitude) implica solos ora semelhantes aos platôs, ora semelhante aos baixios (Chauvel *et al.*, 1987). Embora este relevo não apresente grande amplitude de variação na altitude (Meirelles-Filho, 2004), ele relaciona-se às diferentes vegetações que compõem as florestas de terra firme da Amazônia (Guillaumet & Kahn, 1982; Ribeiro *et al.*, 1999), podendo produzir diferenças marcantes nos processos de transformação do N no solo (Luizão *et al.*, 2004).

Nas florestas tropicais inalteradas, as concentrações de N inorgânico no solo estão predominantemente sob a forma de  $\text{NO}_3^-$  ou contém  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{NO}_3^-$  em proporções semelhantes (Piccolo *et al.*, 1994; Neill *et al.*, 1997; Neill *et al.*, 1999). É sabido que estas concentrações variam de acordo com a sazonalidade, apresentando maiores valores ao final da estação seca (Neill *et al.* 1997), e variam de acordo com a umidade e granulometria do solo. Independente da localidade estudada, solos com maior conteúdo de argila apresentam maior umidade, maiores concentrações de N inorgânico e maiores taxas de mineralização e nitrificação. Inversamente, solos arenosos possuem as menores concentrações de N inorgânico e menores taxas dos processos ligados ao ciclo do N (Neill *et al.*, 1997; Baker *et al.*, 2003; Luizão *et al.*, 2004; Castilho *et al.*, 2006). É sabido, também, que a topografia local é um fator de influência na granulometria e umidade do solo, que por sua vez, são associadas aos estoques e dinâmica do N (Luizão *et al.*, 2004). Segundo Luizão *et al.* (2004), solos florestais em ambientes de

platô e vertente apresentam concentrações de N mineral significativamente maiores do que solos em ambientes de baixo.

Embora o N seja relativamente abundante nos solos amazônicos e aparentemente não seja fator limitante para o crescimento da vegetação (Jordan *et al.*, 1982; Barrios & Herrera, 1994), há evidências de que a distribuição heterogênea deste nutriente afeta a distribuição das espécies vegetais (Costa *et al.*, 2005) e da biomassa aérea ao longo da floresta (Laurance *et al.*, 2001; Castilho *et al.*, 2006).

O N no solo apresenta-se como uma mistura de formas orgânicas e inorgânicas, cujas proporções sofrem mudanças diurnas, sazonais (Miller & Cramer, 2004) e espaciais (Garbin *et al.*, 2006). Nas florestas de terra firme da Amazônia a maior parte do N (aproximadamente 98 %) encontra-se na forma orgânica, predominantemente, sob a forma de aminoácidos (Alfaia, 2006). É sabido que as plantas possuem um amplo espectro de fontes de N disponíveis em solução no solo tais como nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), amônio ( $\text{NH}_4^+$ ), aminoácidos e até mesmo proteínas (Paungfoo-Lonhienne *et al.*, 2008). Ainda não existem estudos demonstrando a forma preferencial de N assimilável pelas espécies arbóreas nativas da Amazônia, mas perante as altas taxas de mineralização reconhecidas em suas florestas (Neill *et al.*, 1997), acredita-se que as formas inorgânicas  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  sejam as mais utilizadas pela vegetação. Uma exceção pode ser estabelecida para as espécies que estabelecem associações com bactérias fixadoras de N molecular ( $\text{N}_2$ ) e com fungos micorrízicos, que acessam o N orgânico que não é diretamente disponível para as raízes das plantas (Miller & Cramer, 2004). Em particular, as relações micorrízicas são descritas para um grande número de espécies florestais da Amazônia (Oliveira *et al.*, 1999).

O  $\text{NO}_3^-$  absorvido pelas raízes precisa ser reduzido antes de ser incorporado nos aminoácidos que compõem a estrutura protéica da planta (Stewart *et al.*, 1986; Marschner, 1993). Este processo de assimilação é realizado em três etapas, cada qual mediada por uma enzima assimilatória específica. Inicialmente, o  $\text{NO}_3^-$  é reduzido a  $\text{NO}_2^-$  pela ação da enzima redutase do nitrato (RN), envolvendo o ganho de dois elétrons. Na etapa subsequente, o  $\text{NO}_2^-$  formado é reduzido a  $\text{NH}_4^+$  pela ação da enzima redutase do nitrito (RNi), envolvendo o ganho de mais quatro elétrons. Por último, o  $\text{NH}_4^+$  é adicionado a esqueletos de carbono para produzir uma variedade de aminoácidos por meio do ciclo GS/GOGAT (Miller & Cramer, 2004).

A atividade da enzima RN pode ser considerada uma indicadora da capacidade da planta em assimilar o  $\text{NO}_3^-$  (Stewart *et al.*, 1986). Fatores como disponibilidade hídrica e luminosa, temperatura e poluentes têm influência sobre a atividade da RN. Entretanto, o

principal fator ambiental reconhecido na regulação da RN é a disponibilidade de seu substrato – o  $\text{NO}_3^-$  (Marschner, 1993; Tischner, 2000). Na maioria das plantas, ambas as raízes e folhas são capazes de reduzir o  $\text{NO}_3^-$  adquirido. A redução do  $\text{NO}_3^-$  nas raízes se utiliza da energia gerada pela respiração mitocondrial. Por outro lado, a redução do nitrato nas folhas se utiliza da energia gerada pelo fotossistema I durante o processo de fotossíntese, significando, portanto, uma competição pela energia destinada à construção dos esqueletos de carbono da planta (Smirnoff & Stewart 1985). Assim, o sítio preferencial de redução do  $\text{NO}_3^-$  (raízes ou folhas) pode ter um impacto importante na economia de carbono pela planta, gerando conseqüências ecológicas relacionadas à sua adaptação a condições de sombra ou exposição à luz (Marschner, 1993; Smirnoff & Stewart 1985).

Ao longo do processo evolutivo, as plantas adotaram diferentes estratégias para aumentar sua eficiência no uso do N. Assim, as espécies florestais podem exibir comportamentos diversos quanto ao uso de N, conferidas a níveis de aquisição do solo, sítio preferencial de assimilação (raiz ou folhas), transporte na planta e forma de investimento do N assimilado (Kronzucker *et al.*, 1997; Kronzucker *et al.*, 2003, Aidar *et al.*, 2003). É sabido que as taxas de  $\text{NH}_4^+$  tendem a aumentar em relação às taxas de  $\text{NO}_3^-$  durante o processo de sucessão (Kronzucker *et al.*, 2003). Espécies pioneiras possuem alto conteúdo de N foliar, alta capacidade de responder ao incremento de N disponível no solo e alta capacidade de assimilação de  $\text{NO}_3^-$  nas folhas (Aidar *et al.*, 2003). Entretanto, a baixa eficiência na assimilação de  $\text{NH}_4^+$  reportada para as pioneiras acaba excluindo-as competitivamente de um ambiente sucessional tardio (com predominância de  $\text{NH}_4^+$ ), sendo substituídas por espécies tardias melhor adaptadas à aquisição desta forma de N (Kronzucker *et al.*, 2003).

A maioria dos estudos abordando o uso de N por árvores florestais da Amazônia tem como alvo espécies de interesse comercial sob regime de plantio ou espécies pioneiras e secundárias iniciais da sucessão com potencial para recuperação de áreas degradadas (Santos Jr. *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2006). Estes trabalhos analisaram as concentrações totais de N nas folhas de espécies como medida de qualidade nutricional do substrato e relacionaram as concentrações foliares deste nutriente com taxas fotossintéticas. Em contrapartida, não existem informações sobre a aquisição e assimilação de N por espécies arbóreas nativas de florestas maduras, consideradas secundárias tardias ou clímax no processo de sucessão florestal.

Considerando a importância da caracterização dos estoques e do uso do N por espécies florestais da Amazônia e enfatizando o fato de que suas florestas crescem sobre relevo bastante variável, este trabalho investigou a hipótese de que a topografia influencia na

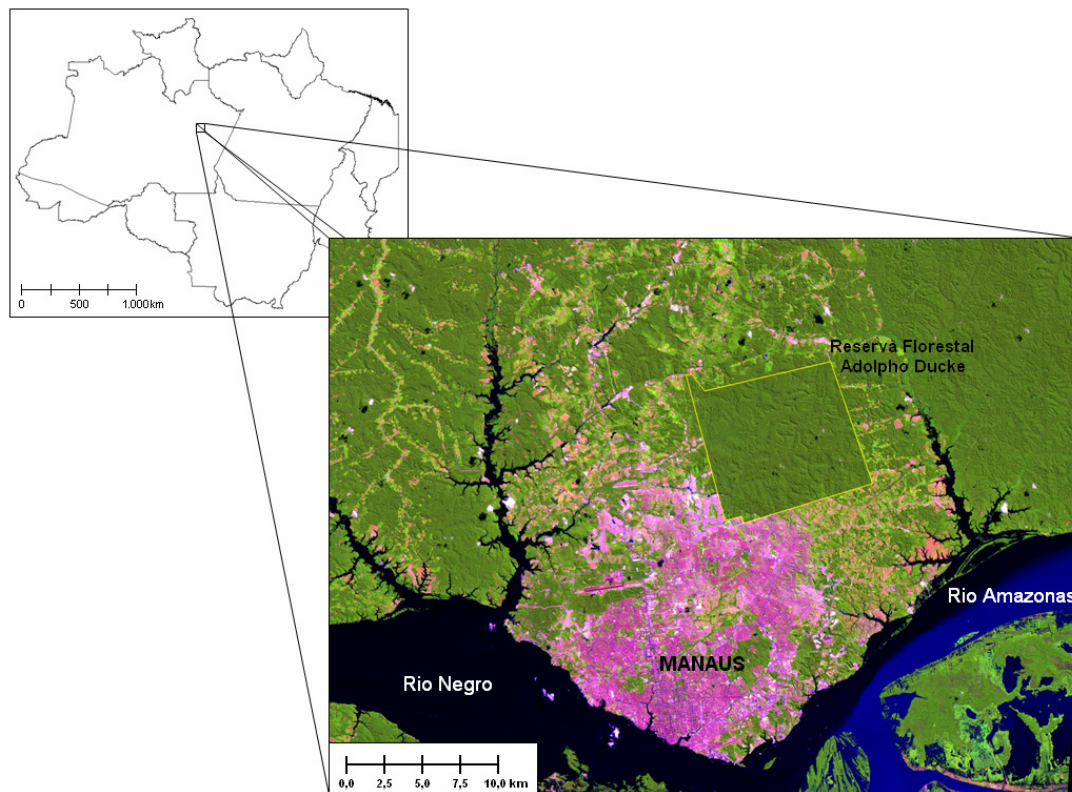
disponibilidade de N mineral do solo e que espécies arbóreas habitantes da mesma situação topográfica possuem diferenciações quanto às concentrações de  $\text{NO}_3^-$  e N foliar. A partir disto, foram estabelecidos três objetivos: (i) quantificar a disponibilidade de N mineral num solo florestal de topografia variável; (ii) investigar se espécies co-habitando uma mesma situação topográfica diferem quanto às suas concentrações de  $\text{NO}_3^-$  e N foliar; e (iii) se as espécies diferenciam-se quanto à sua atividade da enzima RN.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Área de estudo

O trabalho de campo foi conduzido na Reserva Florestal Adolpho Ducke do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (02° 55' S e 59° 59'O). A área localiza-se ao norte da cidade de Manaus (AM), protegendo 100 km<sup>2</sup> de floresta tropical úmida de terra firme não-alterada. Segundo a classificação de Köppen, o clima da área é Afi: A- Clima tropical praticamente sem inverno, a temperatura do mês mais frio nunca é inferior a 18 °C; f – Chuvas durante todo o ano; i – Indica isotermia, e as oscilações anuais de temperatura média não chegam a 5 °C (Ribeiro, 1976). A média anual de precipitação na Reserva é 2429 mm, com maior concentração de chuvas nos meses de março, abril e maio. Os picos de menor precipitação são alcançados nos meses de agosto e setembro (Marques-Filho *et al.*, 1981).

O relevo da Reserva Adolpho Ducke é ondulado com uma variação altitudinal de 70 metros entre os platôs e as partes mais baixas (Castilho *et al.*, 2006). Os *platôs*, localizados nas áreas mais altas, caracterizam-se por apresentarem solos argilosos bem drenados e pobres em nutrientes (Ribeiro *et al.*, 1999). Suas florestas abrigam a maior biomassa quando comparadas com outros ambientes da Reserva, com dossel de 35-40 m, presença de numerosas árvores emergentes e sub-bosque repleto de palmeiras acaules (Ribeiro *et al.*, 1999; Castilho *et al.*, 2006). Os *baixios* são os ambientes localizados nas planícies aluviais ao longo dos igarapés. Seus solos são arenosos e periodicamente encharcados, com acúmulo de sedimentos. O dossel mede 20-35 m, com poucas árvores emergentes de 40 m ou mais, e o sub-bosque é denso e formado por palmeiras acaules e ervas de áreas encharcadas (Ribeiro *et al.*, 1999). As *vertentes* localizam-se sobre as paisagens colinosas dissecadas, com solos argilosos nas partes mais altas e areno-argilosos nas mais baixas. O dossel alcança entre 23-35 m, com poucas árvores emergentes.



**Figura 1.** Amazônia Legal (mapa acima) e localização da Reserva Ducke (detalhe). Imagem Landsat TM 3,4,5 (2006), cedida pelo SIG-LAB/ INPA.

### Escolha das espécies

As espécies *Protium hebetatum* Daly (Burseraceae) e *Scleronema micranthum* Ducke (Malvaceae<sup>1</sup>) foram selecionadas por representarem as espécies arbóreas mais frequentes da Reserva e pertencerem a duas famílias dominantes na Amazônia central (Ribeiro *et al.*, 1994; Ribeiro *et al.*, 1999). De acordo com sua distribuição, nenhuma das espécies aparenta demonstrar preferência por um dos ambientes topográficos da floresta, sendo ambas abundantes em toda a extensão da Reserva.

A família Burseraceae comporta arbustos ou mais frequentemente árvores, de distribuição pantropical (Souza & Lorenzi, 2005). Uma das principais características da família é a resina aromática encontrada em folhas e troncos, que confere importância econômica na fabricação de cosméticos e medicamentos. No Brasil ocorrem sete gêneros e

<sup>1</sup> Tradicionalmente, o gênero *Scleronema* era considerado pertencente à família Bombacaceae. Os recentes trabalhos em filogenia evidenciaram que a distinção das famílias Malvaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae e Bombacaceae é insustentável, e por esta razão os gêneros que a compunham estão sendo tratados entre as Malvaceae (Souza & Lorenzi, 2005).

cerca de 60 espécies, a maioria nativa da região amazônica (Souza & Lorenzi, 2005). *Protium* (“breu”) é um gênero representado por 31 espécies na Reserva Ducke (Ribeiro *et al.*, 1999). Dentre elas, *P. hebetatum* é a mais freqüente.

A família Malvaceae compreende ervas, arbustos, lianas ou árvores, de distribuição pantropical, incluindo cerca de 250 gêneros e 4200 espécies. No Brasil, ocorrem cerca de 80 gêneros e 400 espécies (Souza & Lorenzi, 2005). A espécie *S. micranthum* (cardeiro) é a única representante do gênero *Scleronema* na Reserva Ducke. É uma árvore de grande porte, com potencial econômico para a indústria madeireira da região amazônica (Ribeiro *et al.*, 1999).

De acordo com Ferraz *et al.* (2004), características como período reprodutivo, tamanho da semente, alcance de dispersão, taxas de recrutamento (envolvendo aspectos como dormência e dessecamento), longevidade no habitat e densidade básica da madeira permitem agrupar as espécies florestais amazônicas como pioneiras, oportunistas e clímax no processo de sucessão florestal. Neste sentido, *S. micranthum* pode ser considerada oportunista-clímax e *P. hebetatum* pode ser considerada clímax na sucessão (Tabela 1). Como características adicionais, foram reportadas relações micorrízicas para a espécie *S. micranthum*, embora esta presença não tenha sido relacionada a incrementos nos nutrientes foliares da espécie (Oliveira *et al.*, 1999).

**Tabela 1.** Características ecológicas e fenológicas das espécies escolhidas para amostragem na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	<i>Scleronema micranthum</i>	<i>Protium hebetatum</i>
<b>Distribuição na Reserva</b>	Freqüente, todos os ambientes	Freqüente, todos os ambientes
<b>Número total de indivíduos (DAP &gt; 10 cm) contabilizados nos limites da Reserva</b>	314	435
<b>Posição no extrato vertical da floresta</b>	grande porte, atinge o dossel	médio porte, típica de sub-bosque
<b>Estação reprodutiva</b>	Contínua	anual; eventualmente bianual
<b>Meses de floração</b>	todos os meses do ano	julho a janeiro
<b>Tamanho fruto</b>	muito grande (257 cm <sup>3</sup> )	tamanho médio (15 cm <sup>3</sup> )
<b>Tamanho semente</b>	muito grande (117 cm <sup>3</sup> )	tamanho médio (6 cm <sup>3</sup> )
<b>Sementes por fruto</b>	uma a duas as sementes	um ou dois pirênios
<b>Forma de dispersão</b>	barocoria	endozoocoria
<b>Dormência</b>	não	não
<b>Tempo de germinação e estabelecimento da plântula</b>	dez semanas	cinco semanas
<b>Longevidade no habitat</b>	Curta	??

Fontes: Alencar, 1996; Ribeiro *et al.*, 1999; Castilho, 2001 (dados não publicados); Ferraz *et al.*, 2004; Camargo *et al.*, 2008.



## Delineamento amostral

A Reserva Ducke possui um sistema de parcelas permanente que cobre praticamente toda a área da reserva: são 72 parcelas de 1 ha (250 m x 40 m), implantadas de forma a obedecer às curvas de nível do terreno. Cada parcela possui informações de cotas de altitude, inclinação média, estrutura da vegetação, granulometria e química do solo superficial (0-10 cm), que são de domínio público e podem ser acessadas pela Internet em [www.ppbio.inpa.gov.br](http://www.ppbio.inpa.gov.br) (PPBIO, 2006). Quinze destas parcelas foram selecionadas no presente estudo para a realização das coletas, sendo cinco determinadas em ambientes de baixio, cinco em ambientes de platô e cinco em ambientes de vertente.

## Variação dos atributos do solo nas categorias topográficas

As três categorias topográficas são bem distintas quanto às variáveis do solo da Reserva Ducke. Em relação à granulometria e umidade, as parcelas escolhidas em ambientes de platô apresentam maior conteúdo de argila, menor conteúdo de areia e maior teor de umidade do solo (Tabela 2). Por outro lado, parcelas localizadas nos baixios apresentam menor conteúdo de argila, maior conteúdo de areia e menor teor de umidade do solo. As vertentes apresentam valores intermediários, com diferenças significativas para praticamente todos os parâmetros comparados aos platôs e aos baixios, exceto para os valores referentes aos teores de silte.

**Tabela 2.** Altitude, inclinação, umidade e granulometria do solo (0-10 cm) das parcelas selecionadas para execução do estudo na Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	<i>Platô</i>	<i>Vertente</i>	<i>Baixio</i>
Altitude (m)	90 ± 17,4 <sup>a</sup>	71 ± 7,4 <sup>b</sup>	51 ± 8,6 <sup>c</sup>
Inclinação (graus)	9 ± 3,5 <sup>a</sup>	19 ± 6,2 <sup>b</sup>	12 ± 6,3 <sup>a</sup>
Umidade (g H <sub>2</sub> O g <sup>-1</sup> solo seco)	0,3 ± 0,04 <sup>a</sup>	0,2 ± 0,06 <sup>b</sup>	0,1 ± 0,04 <sup>c</sup>
Argila (%)	75 ± 16,7 <sup>a</sup>	39 ± 17,5 <sup>b</sup>	7 ± 2,9 <sup>c</sup>
Areia (%)	22 ± 16,7 <sup>c</sup>	58 ± 17,6 <sup>b</sup>	91 ± 3,3 <sup>a</sup>
Silte (%)	3 ± 0,8 <sup>a</sup>	4 ± 0,9 <sup>a</sup>	1 ± 0,6 <sup>b</sup>

Os valores representam médias ± desvio-padrões de cinco parcelas em cada categoria topográfica. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem estatisticamente pelo Teste de Tukey ao nível de 5 % de probabilidade (Fonte: modificado de PPBIO, 2006).

Os nutrientes totais do solo também variam entre as categorias topográficas platôs, vertentes e baixios (Tabela 3). As maiores concentrações de N são encontradas nos platôs,

associadas a uma maior atividade de mineralização do N orgânico nestes ambientes (Luizão *et al.*, 2004) ou menor imobilização pelos microorganismos do solo.

O valor médio de N total das parcelas selecionadas para estudo na Reserva Ducke é 1,6 mg N g<sup>-1</sup> solo seco, semelhante aos valores reportados para outras florestas de terra firme da Amazônia. Neill *et al.* (1997) e Neill *et al.* (1999) encontraram valores entre 1,09 e 2,37 mg N g<sup>-1</sup> solo seco em florestas crescendo sobre Latossolos Amarelos e Espodosolos arenosos no sudoeste Amazônico. Na Amazônia central, Laurance *et al.* (1999) encontraram 1,6 mg N g<sup>-1</sup> solo seco em Latossolos Amarelos e Johnson *et al.* (2001) encontraram 1,3 mg N g<sup>-1</sup> solo seco em Argissolos.

**Tabela 3.** Concentração de nutrientes e outras características químicas do solo em diferentes categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	<i>Platô</i>	<i>Vertente</i>	<i>Baixio</i>
N (mg g <sup>-1</sup> )	2,6 ± 0,5 <sup>a</sup>	1,2 ± 0,7 <sup>b</sup>	0,9 ± 0,5 <sup>b</sup>
P (mg dm <sup>-3</sup> )	2,4 ± 0,9 <sup>b</sup>	2,4 ± 1,1 <sup>b</sup>	3,6 ± 1,1 <sup>a</sup>
K (mg dm <sup>-3</sup> )	27,6 ± 6,5 <sup>a</sup>	20 ± 5,4 <sup>a</sup>	19,2 ± 5,4 <sup>a</sup>
Ca (c mol dm <sup>-3</sup> )	0,04 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,04 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,04 ± 0,01 <sup>a</sup>
Mg (c mol dm <sup>-3</sup> )	0,05 ± 0,03 <sup>a</sup>	0,02 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,03 ± 0,02 <sup>a</sup>
Al (c mol dm <sup>-3</sup> )	2,01 ± 0,3 <sup>a</sup>	1,6 ± 0,4 <sup>ab</sup>	1,4 ± 0,4 <sup>b</sup>
Cu (mg dm <sup>-3</sup> )	0,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,2 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,1 ± 0,0 <sup>a</sup>
Fe (mg dm <sup>-3</sup> )	216 ± 70 <sup>a</sup>	196 ± 130 <sup>ab</sup>	53 ± 37 <sup>b</sup>
Mn (mg dm <sup>-3</sup> )	0,7 ± 0,5 <sup>a</sup>	0,7 ± 0,5 <sup>a</sup>	0,7 ± 0,3 <sup>a</sup>
Na (mg dm <sup>-3</sup> )	14,2 ± 3,1 <sup>a</sup>	11 ± 3,8 <sup>a</sup>	9,4 ± 1,5 <sup>a</sup>
Zn (mg dm <sup>-3</sup> )	0,4 ± 0,1 <sup>a</sup>	0,5 ± 0,2 <sup>a</sup>	0,6 ± 0,2 <sup>a</sup>
Al + H (c mol dm <sup>-3</sup> )	11 ± 1,5 <sup>a</sup>	8,7 ± 1,9 <sup>ab</sup>	8,5 ± 2,7 <sup>b</sup>
C:N (0-10 cm)	14,4 ± 1,4 <sup>b</sup>	20,8 ± 9,9 <sup>b</sup>	26,4 ± 11,7 <sup>a</sup>
pH (H <sub>2</sub> O)	4,0 ± 0,1 <sup>a</sup>	4,0 ± 0,1 <sup>a</sup>	3,9 ± 0,1 <sup>a</sup>

Os valores representam médias ± desvio-padrões de cinco parcelas. Médias com letras iguais nas linhas não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5 % de probabilidade (Fonte: modificado de PPBIO, 2006).

Além do N, os únicos elementos que apresentam concentrações estatisticamente diferentes entre as categorias topográficas são alumínio (Al), ferro (Fe) e fósforo (P), possivelmente associados às diferentes condições de umidade entre os locais (Laurance *et al.*, 2001). As maiores concentrações de fósforo (P) são observadas nos baixios, condizente com o menor teor de umidade no solo nesta época de coleta. Em contrapartida, as maiores concentrações de alumínio (Al) e Ferro (Fe) são observadas nos platôs, onde há maior teor de umidade do solo. As concentrações de P estão associadas à presença de sítios de ligação catiônica na matéria orgânica (MO) (Marschner, 1993). Embora não tenha sido quantificada neste estudo, é sabido que os platôs abrigam maiores quantidades de MO em relação aos

demais ambientes topográficos (Luizão *et al.*, 2004). Assim, a menor disponibilidade de (P) nos ambientes de platô está possivelmente associada à sua fixação na MO do solo.

### **Seleção de indivíduos**

A seleção dos indivíduos foi facilitada por um banco de dados que compila informações de levantamento florístico e mapeamento de todas as espécies lenhosas encerradas nas parcelas permanentes da Reserva Florestal Adolpho Ducke (Castilho, 2001, dados não publicados). Assim, de cada parcela selecionada foram escolhidas quatro unidades amostrais (árvores) pertencentes à espécie *P. hebetatum* e quatro pertencentes à espécie *S. micranthum*. No total, foram amostradas 120 árvores adultas com diâmetro medido na altura do peito (DAP) superior a 15 cm.

### **Material para análises**

As coletas foram realizadas no segundo semestre de 2007, período que representa a estação de menor umidade na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Marques-Filho *et al.*, 1981). Foram obtidos resultados sobre concentrações de  $\text{NH}_4^+$  e  $\text{NO}_3^-$  do solo sob área de influência da copa de cada unidade amostral, N total e  $\text{NO}_3^-$  das folhas e atividade da enzima RN. As coletas referentes ao solo concentraram-se entre os meses de julho e setembro, com precipitação média mensal de 180 mm e temperatura média de 25,7 °C. As coletas referentes ao material vegetal foram realizadas entre os meses de outubro e novembro, com precipitação média mensal de 130 mm e temperatura média de 26,4 °C.

### *Solo*

A determinação do N mineral foi realizada no solo superficial (profundidade 0-10 cm) sob área de influência da copa das árvores amostradas. Cinco sub-amostras foram coletadas com o auxílio de um trado de jardim e homogeneizadas, resultando numa amostra composta representativa para cada árvore amostrada. No total foram coletadas 120 amostras de solo (oito por parcela). As amostras foram armazenadas em sacos plásticos e transportadas para o Laboratório Temático de Solo e Planta (INPA) em isopor com gelo. A partir de sua coleta, foi padronizado período de 72 h para o processamento das amostras refrigeradas.

### *Folhas*

O acesso à copa para coleta das folhas foi realizado por técnicos escaladores. Com o auxílio de um podão foram retirados três ramos de cada árvore selecionada, todos provenientes do terço superior da copa. Destes ramos foram selecionadas folhas maduras completamente expandidas e em bom estado fitossanitário, isto é, com pouca ou nenhuma injúria causada por herbivoria, parasitismo ou infecção micótica/ virótica. As amostras foram armazenadas em sacos de papel e levadas à estufa (50° C) para secagem.

Para análise da enzima RN, foi retirado um ramo proveniente do terço superior da copa de cada árvore escolhida. Tão logo caíssem ao chão, os ramos eram imediatamente etiquetados e transferidos para caixa térmica contendo garrafas plásticas com gelo, que mantiveram as folhas refrigeradas até o momento da análise.

O horário e as condições climáticas das coletas foram padronizados, assim como a certificação de que não havia espécies leguminosas nas proximidades da unidade amostral escolhida. Todas as folhas foram coletadas em dias de sol e na faixa de horário entre 09h-12h.

### **Análises Laboratoriais**

As análises dos teores de N mineral do solo e  $\text{NO}_3^-$  foliar foram feitas no Laboratório Temático de Solos e Plantas (INPA). A análise de N foliar foi realizada pela EMBRAPA Agropecuária Oeste - Dourados/MS (ver PIATV, 2008). A análise relativa à atividade enzimática da RN foi realizada no Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal (INPA).

#### *Determinação das concentrações de N mineral do solo*

Amostras de 20 g de solo fresco foram homogeneizadas (60 rpm) em 40 ml de extrator  $\text{K}_2\text{SO}_4$  0,5 M. Em seguida, a solução foi centrifugada e o sobrenadante filtrado; em separado, 10 g de solo foram secos em estufa para distinção de percentual de umidade. As determinações de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  foram realizadas pelo método colorimétrico. A concentração de  $\text{NO}_3^-$  foi determinada da pela adição de  $\text{C}_9\text{H}_8\text{O}_4$  5 % seguido por NaOH 4 M e em seguida as absorbâncias foram lidas no comprimento de onda 410 nm. Por sua vez a concentração de  $\text{NH}_4^+$  foi determinada pela adição de solução composta de salicilato de sódio 3,4 %, citrato de sódio 2,5 %, tartarato de sódio 2,5 % e nitroprussinato 0,01 %; seguida pela adição de solução de NaOH 5 %. Por último, as absorbâncias foram lidas no comprimento de onda 655 nm (Ingram & Anderson, 1993).

#### *Determinação de nitrato foliar*

A análise do nitrato nas folhas foi realizada de acordo com o método de Cataldo *et al.* (1975), com pequenas modificações. Folhas das duas espécies foram secas em estufa (50 °C) e trituradas em moinho até obtenção de pó fino. A extração do  $\text{NO}_3^-$  foi realizada pela suspensão de 0,05 g da amostra em 5 ml de água deionizada, seguida pela incubação durante uma hora na temperatura de 100 °C. Depois, as amostras foram centrifugadas (3000 rpm) e filtradas por meio de papel Whatman 42 para obtenção de extrato translúcido. Alíquotas de 100  $\mu\text{L}$  do extrato foram homogeneizadas em 200  $\mu\text{L}$  de solução de ácido salicílico 5 % em ácido sulfúrico, seguida pela adição de 4700  $\mu\text{L}$  de solução de NaOH 2M. Por último, as absorvâncias foram lidas em  $\lambda = 410 \text{ nm}$ .

#### *Determinação da concentração de N foliar*

O N foliar foi determinado pelo método de *Kjeldahl*. 0,1 g de folhas secas e moídas foram submetidas à digestão sulfúrica; em seguida, 0,1 ml de extrato da amostra foi homogeneizado em 20 ml de água destilada, levando-se ao balão de destilação, com adição de 15 ml de NaOH 40 %. O condensador do destilador recebeu 10 ml de  $\text{H}_3\text{BO}_3$ . Assim, o N na forma de amônia é liberado e capturado pelo  $\text{H}_3\text{BO}_3$ . Com a destilação finalizada, a solução foi titulada com ácido sulfúrico padrão (EMBRAPA, 1998).

#### *Determinação da atividade da enzima redutase do nitrato (RN)*

A análise da atividade da enzima RN foi feita de acordo com Stewart *et al.* (1986). Dos ramos coletados no campo e mantidos em baixa temperatura foram seccionadas folhas maduras e em bom estado fitossanitário. A partir destas folhas, discos foliares (diâmetro = 0,5 cm) foram obtidos, submersos em água, evitando a oxidação do material. Para cada espécie foi estipulada uma relação massa de matéria fresca/área de disco foliar: 0,1 g de folha de breu equivalem a 24 discos foliares; 0,1 g de folha de cardeiro equivalem a 28 discos foliares. Assim, o equivalente a 0,1 g do material vegetal fresco foi transferido para tubos de ensaio (15 ml) contendo 2,5 mL de solução de incubação composta de fosfato de potássio 0,1M, pH 7,5; álcool n-propílico 1,5 % e  $\text{KNO}_3$  0,1 M. Os tubos foram submetidos ao vácuo por 10 min e levados ao banho-maria para incubação de 60 min na ausência de luz. Alíquotas de 1 mL foram separadas para teste espectrofotométrico do nitrito. Para tanto, 1 mL de sulfanilamida 1 % em HCl 1,5 N foi adicionado às amostras; seguido pela adição de 1 mL de N-2-naftil etileno 0,05 % para desenvolvimento de cor rósea. Por último, as leituras de absorvância foram feitas a  $\lambda = 540 \text{ nm}$ . A atividade da enzima foi expressa em  $\mu \text{ mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1} \text{ MF}$ .

## **Análises estatísticas**

Neste trabalho, a topografia (categorias platô, vertente e baixio) representou as *variáveis categóricas*. As concentrações de N mineral, as concentrações de N foliar,  $\text{NO}_3^-$  foliar e atividade da enzima RN representaram *variáveis contínuas*.

Para investigar se as concentrações foliares de  $\text{NO}_3^-$ , as concentrações totais de N foliar e a atividade da enzima RN (fatores dependentes) são diferentes de acordo com a topografia (fator independente), foram realizadas ANOVA simples com testes posteriores de Tukey a 5 % de probabilidade. Para esta análise, as identidades das espécies que co-habitam as mesmas condições de topografia foram ignoradas.

Para saber se as concentrações foliares de  $\text{NO}_3^-$ , as concentrações totais de N foliar e a atividade da enzima RN (fatores dependentes) para as espécies *P. hebetatum* e *S. micranthum* são diferentes de acordo com a topografia, foram realizadas ANOVA de dois fatores com testes posteriores de Tukey a 5 % de probabilidade.

Para saber se as variáveis  $\text{NO}_3^-$ , N e RN (fatores dependentes) diferem entre as duas espécies (fatores independentes), foram realizadas ANOVA simples com testes posteriores de Tukey a 5 % de probabilidade.

Para testar correlações entre as concentrações de N foliar e atividade da RN; entre concentrações de N foliar e concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar; entre atividade da RN e concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar e entre N mineral e atividade da RN foram realizadas correlações simples de *Pearson*. Foram consideradas positivas as correlações com  $r > 0,05$ .

Independentemente da análise estatística aplicada, utilizou-se o programa estatístico SYSTAT 10 (SPSS Inc., 2000).

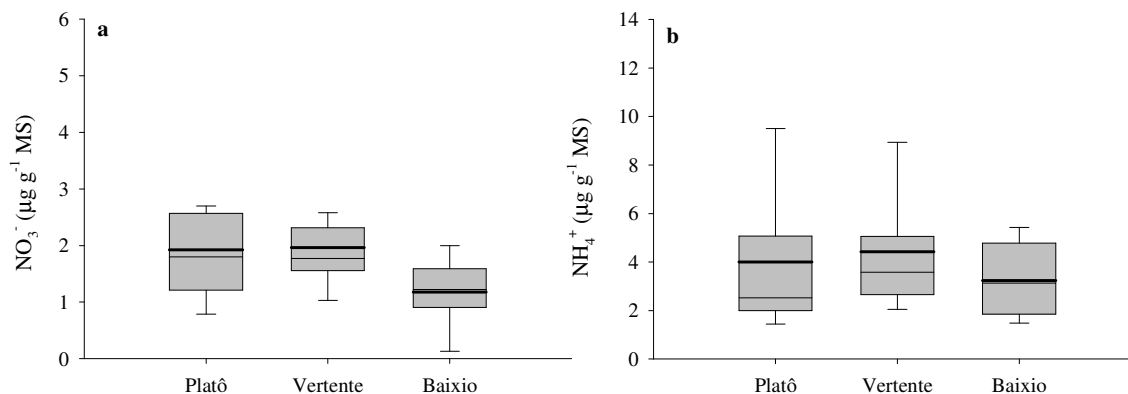
## **RESULTADOS**

### **Variação da disponibilidade de N mineral nas categorias topográficas**

A disponibilidade de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  em solo florestal não foi homogênea entre as diferentes situações topográficas estudadas na Reserva Ducke (Figura 2). Em relação às concentrações de  $\text{NO}_3^-$ , as categorias topográficas diferiram estatisticamente entre si (ANOVA,  $F = 12,7$  ;  $p < 0,001$ ). Áreas de baixio apresentaram concentrações de  $\text{NO}_3^-$  ( $1,2 \pm 0,6 \mu\text{g g}^{-1}$ ) significativamente menores ( $p < 0,001$ ) do que as áreas de platô ( $2,0 \pm 0,9 \mu\text{g g}^{-1}$ ) e significativamente menores ( $p < 0,001$ ) do que as áreas de vertente ( $2,0 \pm 0,8 \mu\text{g g}^{-1}$ )

(Figura 2). Entretanto, áreas de platô não diferiram estatisticamente das áreas de vertente ( $p > 0,05$ ).

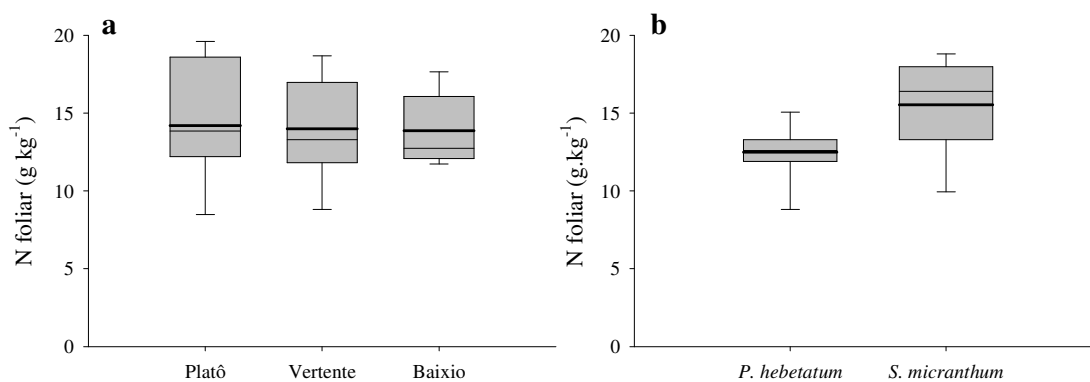
Por outro lado, para a forma  $\text{NH}_4^+$ , as categorias topográficas não diferiram estatisticamente entre si (ANOVA,  $F = 2,59$ ;  $p > 0,05$ ), com concentrações de  $4,1 \pm 3,1 \mu\text{g g}^{-1}$  (platôs);  $4,5 \pm 2,6 \mu\text{g g}^{-1}$  (vertentes) e  $3,2 \pm 1,5 \mu\text{g g}^{-1}$  (baixios) (Figura 2).



**Figura 2.** Concentrações de N mineral ( $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$ ) nas diferentes categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke ( $n = 40$ ). São apresentadas as médias (linha grossa), as medianas (linha delgada) e o erro-padrão das médias.

### Variação das concentrações de N foliar nas categorias topográficas

Comparando as categorias topográficas quanto aos valores de N total analisado nas folhas (sem se fazer a distinção de espécies), observou-se que as concentrações não são diferentes estatisticamente (ANOVA,  $F = 0,1$ ;  $p > 0,05$ ) entre árvores do platô, vertente e baixo (Figura 3a).



**Figura 3.** (a) Concentrações de N total em folhas de árvores localizadas nas três categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke ( $n = 18$ ); (b) Concentrações de N total em folhas das espécies estudadas ( $n = 27$ ). São apresentadas as médias (linha grossa), as medianas (linha delgada) e o erro-padrão das médias.

Considerando-se o fator espécie, *S. micranthum* não exibiu diferenças para os valores de N foliar de acordo com a categoria topográfica (ANOVA,  $F = 0,7$ ;  $p > 0,05$ ). A espécie *P. hebetatum*, seguindo a mesma tendência, também não apresentou diferenças significativas entre seus valores (ANOVA,  $F = 0,1$ ;  $p > 0,05$ ).

Comparando-se as espécies quanto às concentrações de N foliar, *S. micranthum* apresentou médias estatisticamente superiores (ANOVA,  $F = 7,6$ ;  $p < 0,05$ ) a *P. hebetatum* (Figura 3b, Tabela 4).

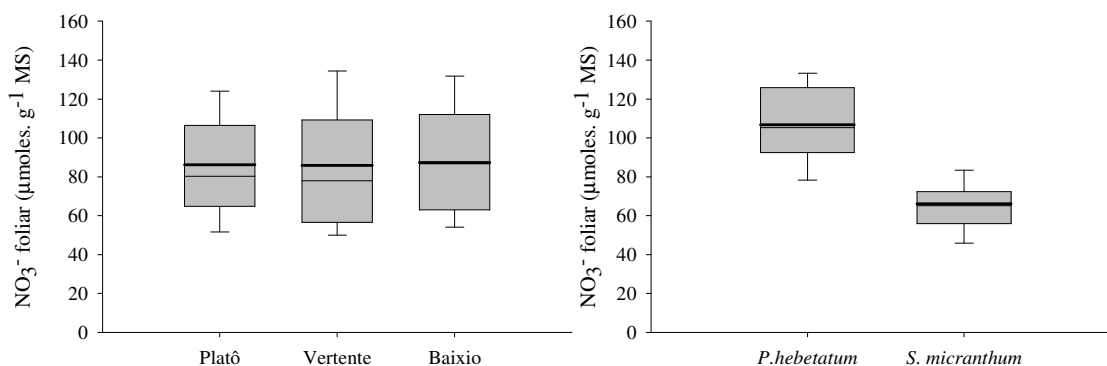
**Tabela 4.** Concentrações de N ( $\text{g kg}^{-1}$ ) em folhas de duas espécies arbóreas que co-habitam as mesmas categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	<i>Platô</i>	<i>Vertente</i>	<i>Baixio</i>
<i>S. micranthum</i>	$16 \pm 3$ <sup>a A</sup>	$15 \pm 3$ <sup>a A</sup>	$14 \pm 3$ <sup>a A</sup>
<i>P. hebetatum</i>	$12 \pm 3$ <sup>b A</sup>	$13 \pm 3$ <sup>a A</sup>	$13 \pm 1$ <sup>a A</sup>

Os valores representam médias  $\pm$  desvios-padrão de 20 árvores. Letras minúsculas diferentes nas colunas significam que houve diferença estatística entre as espécies de árvores, letras maiúsculas diferentes nas linhas significam que houve diferença estatística entre categorias topográficas (Tukey;  $p < 0,05$ ).

### Varição das concentrações de $\text{NO}_3^-$ nas categorias topográficas

Os resultados revelaram que os valores médios de  $\text{NO}_3^-$  foliar das árvores medidas não foram diferentes (ANOVA,  $F = 0,611$ ;  $p > 0,05$ ) entre as três posições topográficas da reserva Ducke (Figura 4). A média dos valores das concentrações de  $\text{NO}_3^-$  medidos nas árvores de platô foi  $86 \pm 26 \mu\text{mol g}^{-1}$ ; a média das árvores de vertente foi  $86 \pm 32 \mu\text{mol g}^{-1}$ ; e a média das árvores de baixio foi  $95 \pm 28 \mu\text{mol g}^{-1}$ .



**Figura 4.** (a) Concentrações de  $\text{NO}_3^-$  em folhas de árvores localizadas nas três categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke ( $n = 18$ ); (b) Concentrações de  $\text{NO}_3^-$  em folhas das espécies estudadas ( $n = 27$ ). São apresentadas as médias (linha grossa), as medianas (linha delgada) e o erro-padrão das médias.



Analisando-se as espécies em separado, a mesma tendência foi observada. Os valores de  $\text{NO}_3^-$  foliar de *P. hebetatum* não diferiram entre platôs, vertentes e baixios (ANOVA,  $F = 0,6$ ;  $p > 0,05$ ); assim também foi observado em *S. micranthum* (ANOVA,  $F = 1,0$ ;  $p > 0,05$ ).

As duas espécies de árvores estudadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke, *P. hebetatum* e *S. micranthum*, apresentaram concentrações diferentes de  $\text{NO}_3^-$  (ANOVA,  $F = 42,7$ ;  $p < 0,001$ ) em seus tecidos foliares. Os maiores valores foram encontrados para *P. hebetatum* ( $108 \pm 25 \mu\text{moles NO}_3^- \text{ g}^{-1} \text{ MS}$ ), cerca de 40% mais altos do que o observado para *S. micranthum* ( $69 \pm 17 \mu\text{moles NO}_3^- \text{ g}^{-1} \text{ MS}$ ) (Figura 4b, Tabela 5).

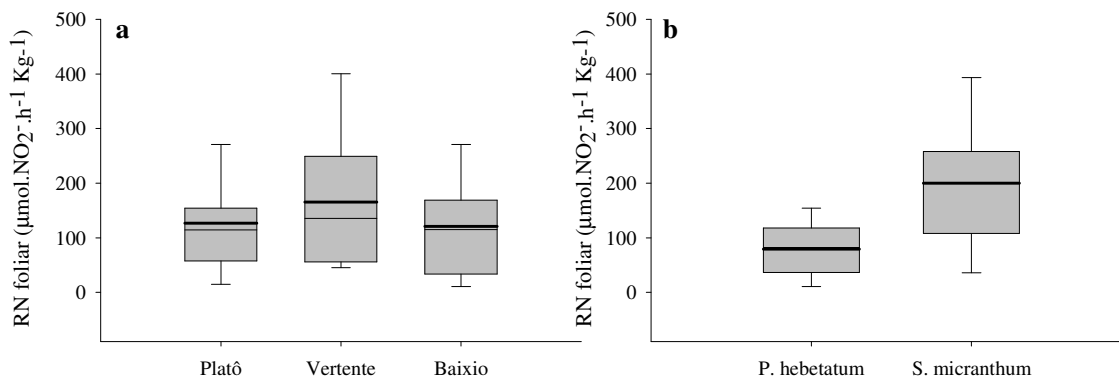
**Tabela 5.** Concentrações de  $\text{NO}_3^-$  ( $\mu\text{moles NO}_3^- \text{ g}^{-1} \text{ MS}$ ) em folhas de duas espécies arbóreas que cohabitam as mesmas categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	Platô	Vertente	Baixio
<i>P. hebetatum</i>	$101 \pm 17^{aA}$	$108 \pm 31^{aA}$	$115 \pm 25^{aA}$
<i>S. micranthum</i>	$70 \pm 24^{bA}$	$64 \pm 11^{bA}$	$75 \pm 12^{bA}$

Os valores representam médias  $\pm$  desvios-padrão de 20 árvores. Letras minúsculas diferentes nas colunas significam que houve diferença estatística entre as espécies de árvores, letras maiúsculas diferentes nas linhas significam que houve diferença estatística entre categorias topográficas (Tukey;  $p < 0,01$ ).

### Atividade da RN

Os valores médios para os platôs foram  $127 \pm 91 \mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ ; para as vertentes foram  $171 \pm 135 \mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ ; e para os baixios foram  $121 \pm 99 \mu\text{mol NO}_2^- \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ . A atividade da enzima RN não foi estatisticamente diferente (ANOVA;  $F = 1,1$ ;  $p > 0,05$ ) entre as três categorias topográficas (Figura 5a). Analisando-se as atividades enzimáticas de *S. micranthum* e de *P. hebetatum* em separado, também não foi encontrada variação ( $P > 0,05$ ) entre as categorias platôs, vertentes e baixios.



**FIGURA 5.** (a) Atividade da enzima RN em folhas de árvores localizadas nas três categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke ( $n = 18$ ); (b) Atividade da enzima RN em folhas das espécies *P. hebetatum* e *S. micranthum* ( $n = 27$ ). São apresentadas as médias (linha grossa), as medianas (linha delgada) e o erro-padrão das médias.

Comparando-se as duas espécies arbóreas, *S. micranthum* apresentou valores de atividades enzimáticas estatisticamente superiores (ANOVA,  $F = 22,6$ ;  $p < 0,001$ ) aos da espécie *P. hebetatum*. Entretanto, o teste múltiplo de Tukey revelou que esta diferença é atribuída aos valores obtidos nas vertentes, única categoria topográfica que revelou diferenças entre as espécies (Tabela 6).

**Tabela 6.** Atividade da enzima RN ( $\mu\text{mol NO}_2^- \text{h}^{-1} \text{Kg}^{-1}$ ) em folhas de duas espécies arbóreas que co-habitam as categorias topográficas da Reserva Florestal Adolpho Ducke.

	<i>Platô</i>	<i>Vertente</i>	<i>Baixio</i>
<i>S. micranthum</i>	$160 \pm 109^{aA}$	$279 \pm 111^{aA}$	$162 \pm 117^{aA}$
<i>P. hebetatum</i>	$93 \pm 58^{aA}$	$64 \pm 25^{bA}$	$80 \pm 62^{aA}$

Os valores representam médias  $\pm$  desvios-padrão de 9 árvores. Letras minúsculas diferentes nas colunas significam que houve diferença estatística entre as espécies de árvores, letras maiúsculas diferentes nas linhas significam que houve diferença estatística entre categorias topográficas (Tukey;  $p < 0,01$ ).

### Correlações entre variáveis

A matriz de correlação de *Pearson* avaliou correlações individuais entre as variáveis mensuradas neste estudo, isto é, N mineral do solo, N foliar,  $\text{NO}_3^-$  foliar e atividade da RN. Como resultado, não foram estabelecidas correlações entre as variáveis. As concentrações de  $\text{NO}_3^-$  do solo não se correlacionaram com as concentrações de N foliar ( $r = 0,1$ ); não se correlacionaram com as concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar ( $r = 0,2$ ); tampouco se correlacionaram à atividade da RN ( $r = 0,03$ ). As concentrações de  $\text{NH}_4^+$  do solo também não se correlacionaram às concentrações de N foliar ( $r = 0,09$ ), nem às atividades da RN ( $r = 0,03$ ). As concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar também não foram correlacionadas à atividade da RN ( $r = 0,33$ ).

## DISCUSSÃO

Vários estudos têm apontado a topografia como fator de influência na distribuição de nutrientes no solo de uma floresta (Luizão *et al.*, 2004), na distribuição de grupos de plantas (Vormisto *et al.*, 2001; Costa *et al.*, 2005) e na distribuição de biomassa aérea (Laurance *et al.*, 1999; Castilho *et al.*, 2006). De fato, as categorias platôs, vertentes e baixios são bem delimitadas em relação à textura do solo, que por sua vez é associada à drenagem, às

concentrações de nutrientes e, portanto, à fertilidade do local, gerando ambientes bastante distintos para o crescimento da vegetação.

As reservas de  $\text{NO}_3^-$  e de  $\text{NH}_4^+$  no solo dependem da taxa de mineralização, do consumo e das perdas de N mineral (Larcher, 1995). Assim, as concentrações destas reservas no solo refletem o balanço dos processos supracitados, indicando, também, a qualidade nutricional do substrato sobre o qual a vegetação cresce. Neste trabalho, realizado durante a estação seca, as concentrações de N inorgânico no solo sob floresta foram encontradas predominantemente sob a forma de  $\text{NH}_4^+$ . Os valores observados foram ligeiramente menores do que os valores já reportados em florestas tropicais maduras, possivelmente devido às diferenças nos tipos de solo das áreas estudadas. Em diferentes florestas de terra firme de Rondônia (Sudoeste amazônico), por exemplo, as concentrações médias de  $\text{NO}_3^-$  na camada superficial do solo (0-10 cm) no período seco variam entre 6,7 – 10,9  $\mu\text{g}^{-1}$  nos solos argilosos e entre 2,9 e 8,4  $\mu\text{g}^{-1}$  nos solos arenosos (Neill *et al.*, 1997); já as concentrações médias de  $\text{NH}_4^+$  variam entre 9,1 – 10,6 nos solos argilosos e entre 1,5 – 5,0  $\mu\text{g}^{-1}$  nos solos arenosos (Neill *et al.*, 1997). Além da Amazônia, outros estudos em florestas tropicais também associaram as concentrações de N à granulometria do solo. Baker *et al.* (2003), por exemplo, reportaram baixas concentrações de N nos baixios arenosos de Gana.

As maiores concentrações de  $\text{NO}_3^-$  observadas neste trabalho foram reportadas para solos de platôs e vertentes (que correspondem às áreas mais argilosas do relevo) e as menores concentrações foram reportadas para os baixios (áreas arenosas). Para a forma  $\text{NH}_4^+$  este trabalho não observou diferenças estatísticas entre os valores referentes às categorias topográficas, possivelmente devido à alta variabilidade entre os valores. Entretanto, a tendência observada é que platôs e vertentes detenham maiores concentrações de  $\text{NH}_4^+$  quando comparados aos baixios. Estas mesmas tendências foram observadas por Luizão *et al.* (2004) em floresta de terra firme da Amazônia central, apesar de não especificada a época de coleta amostral.

As concentrações de nutrientes foliares estão geralmente associadas à sua disponibilidade no solo (Marshner, 1993). Assim, havia expectativa de que o aumento gradual nas concentrações de N mineral do solo num gradiente baixio-platô fosse acompanhado por maiores concentrações de N total nas folhas das árvores. Entretanto, ao contrário do esperado, as categorias topográficas não se correlacionaram aos conteúdos de N total foliares das árvores crescendo sob influência de seu solo. Fato semelhante foi observado por Schimann *et al.* (2008), onde árvores com diferentes preferências quanto à forma de N inorgânico utilizado não acompanham a heterogeneidade do solo em relação às formas de N mineral disponíveis.

Assim, fatores mais fortes do que a disponibilidade de N mineral dirigem a aquisição e assimilação do N pelas espécies arbóreas, possivelmente resultantes de adaptações adquiridas durante o processo evolutivo das plantas.

Este trabalho comparou duas espécies ecologicamente diferentes que coexistem nos mesmos ambientes da floresta de terra firme. *S. micranthum*, além de estar entre as árvores de dossel, é classificada como oportunista-clímax no processo de sucessão florestal. Por outro lado, *P. hebetatum* ocupa uma posição de sub-bosque no extrato vertical da floresta, além de ser classificada como clímax na sucessão. Assim, os valores de N observados para as espécies são possivelmente relacionados a diferentes estratégias de uso do N.

Espécies clímax ou de ambientes com menor luminosidade apresentam níveis relativamente baixos de atividade de RN nas folhas e nas raízes e assimilam  $\text{NH}_4^+$  como fonte preferencial de N (Aidar *et al.* 2003). De fato, a atividade da enzima RN nas folhas de *P. hebetatum* foi menor do que a apresentada por *S. micranthum*. Além disso, também é possível que *P. hebetatum* tenha preferência pela aquisição do nitrogênio sob a forma  $\text{NH}_4^+$  em detrimento da forma  $\text{NO}_3^-$ , fato documentado para diversas arbóreas florestais (Gessler *et al.*, 1998; Garbin, 2005), em especial, arbóreas pioneiras e secundárias iniciais no processo de sucessão (Aidar *et al.*, 2003; Kronzucker *et al.*, 2003).

Acredita-se que as diferenciações encontradas nas concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar entre as espécies estejam associadas à diferenças no metabolismo de assimilação do N. A espécie arbórea *S. micranthum*, por exemplo, apresentou baixas concentrações de  $\text{NO}_3^-$  em seus tecidos foliares, sugerindo que uma diferenciação fisiológica seja responsável por uma maior rapidez na assimilação do  $\text{NO}_3^-$ , diluindo suas concentrações no tecido foliar. De fato, os valores de atividade da enzima RN para *S. micranthum* foram bastante superiores aos valores exibidos por *P. hebetatum*. Assim, é possível que a espécie *S. micranthum* seja mais eficiente no uso do nitrogênio do que *P. hebetatum*, assimilando rapidamente o  $\text{NO}_3^-$  e incorporando-o prontamente em sua estrutura orgânica.

## CONCLUSÕES

Corroborando trabalhos anteriores, a topografia mostrou-se um fator de influência na distribuição de N mineral ao longo do solo florestal. As áreas de maior altitude do relevo (Platôs), associadas a maiores conteúdos de argila e maior teor de umidade do solo na estação seca, detiveram as maiores concentrações de N mineral. Inversamente, as áreas de menor

altitude (Baixios), associadas a solos arenosos e com menor teor de umidade na estação seca, apresentaram as menores concentrações de N mineral. Mesmo crescendo em condições nutricionais diferentes, as espécies arbóreas não parecem responder às diferentes concentrações de  $\text{NO}_3^-$  e  $\text{NH}_4^+$  disponíveis em solo florestal, não apresentando variações nas concentrações de N foliar, atividade da enzima RN ou concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar de acordo com a categoria topográfica.

Comparações entre os valores mensurados para *P. hebetatum* e *S. micranthum* demonstraram diferenças claras entre as duas espécies, possivelmente relacionadas às suas posições no extrato vertical da copa. *S. micranthum*, árvore de dossel, apresentou atividade da RN bastante elevada em comparação à *P. hebetatum*, espécie típica de sub-bosque. As concentrações de N foliar, apesar de fracamente correlacionadas à atividade da RN, também foram maiores para *S. micranthum*. As concentrações de  $\text{NO}_3^-$  foliar, pelo contrário, foram consideravelmente maiores para a espécie *P. hebetatum*. Estes resultados sugerem que apesar de compartilharem o mesmo ambiente nutricional, as espécies possuem diferentes estratégias no uso do N.

Tornam-se necessários estudos adicionais em ambiente controlado para comprovar a suposta predileção de *P. hebetatum* por  $\text{NH}_4^+$ , assim como para quantificar as proporções com que a redução do  $\text{NO}_3^-$  é feita em folhas e raízes das espécies estudadas.

## AGRADECIMENTOS

Este trabalho contou com o financiamento do programa “Pesquisa Ecológica de Longa Duração” (PELD, Proc. CNPq 520039/98-0) e do projeto “Experimento de Larga Escala da interação Biosfera-atmosfera da Amazônia” (LBA/ Milênio, Proc. CNPq 420199/05-5).

Agradecimentos especiais à pesquisadora Carolina Castilho pela disponibilização de banco de dados com mapeamento das espécies florestais da Reserva Florestal Adolpho Ducke e aos pesquisadores Marcos Pereira M. Aidar e Joaquim A. G. da Silveira pelo empréstimo de protocolos laboratoriais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aidar, M. P. M., Schimidt, S., Stewart, R. & Joly, C. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment* **26**: 389-399.
- Alencar, J. C. 1996. Fenologia de cinco espécies arbóreas tropicais de sapotaceae correlacionada a variáveis climáticas na Reserva Ducke, Manaus, AM. *Acta Amazonica* **24**(3/4): 161-182.
- Alfaia, S. S. 2006. Caracterização e distribuição das formas de nitrogênio orgânico em três solos da Amazônia Central. *Acta Amazônica* **36**(2):135-140.
- Barrios, E. & Herrera, R. 1994. Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest: soil nitrogen mineralization and nitrification. *Journal of Tropical Ecology* **10**: 339-416.
- Baker, T.R., Burslem, D.F.R.P. & Swaine, M.D. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional environmental scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of tropical ecology* **19**: 109-125.
- Borelli, D. L. 2005. Aziz Ab'Sáber: problemas da Amazônia brasileira. *Estudos avançados* **19**(53): 7-35.
- Camargo; J. L. C.; Ferraz, I. D. K.; Mesquita, R. M.; Santos; B. A. & Brum, H. 2008. Guia de Propágulos e Plântulas da Amazônia – volume I. J. L. C. Camargo & I. D. K. Ferraz (eds.). INPA, Manaus, xxx p.
- Castilho, C. V., Magnusson, W., Araújo, R. N., Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Lima, A. P. & Higuchi, N. 2006. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* **234**: 85-96.
- Cataldo, D.A., Haroon, M., Schader, L. E. & Youngs, V. L. 1975. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **6**: 71-80.
- Costa, F. R. C.; Magnusson, W. & Luizão, R. C. 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology* **93**: 863-878.
- Chauvel, A., Lucas, Y. & Boulet, R. 1987. On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, central Amazonia, Brazil. *Experientia* **43**: 234-241.
- EMBRAPA, 1998. Manual de Métodos de Análise de Solo. Embrapa, Rio de Janeiro, 212 p.
- Fearnside, P. M. 2003. Emissões de gases de efeito estufa oriundas da mudança do uso da terra na Amazônia brasileira. In: Fearnside, P. M. (ed.). A Floresta Amazônica nas Mudanças Globais. INPA, Manaus: 45-68.

- Garbin, L. M. 2005. Caracterização das relações entre *Araucaria angustifolia* e nitrogênio inorgânico. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-graduação em Ecologia, UFRGS, Porto Alegre. 135 p.
- Garbin, L. M., Zandavalli, R. B. & Dillenburg, L. R. 2006. Soil Patches of inorganic nitrogen in subtropical Brazilian plant communities with *Araucária angustifolia*. *Plant and Soil* **286**: 323-337.
- Gessler, A.; Schneider, S.; Von Sengbusch, D.; Weber, P.; Hanemann, U.; Huber, C.; Rothe, A.; Kreuzer, K. & Rennenberg, H. 1998. Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. *New Phytologist* **138**(2): 275-285.
- Guillaumet, J. & Kahn, F. 1982. Structure et dynamisme de la forêt. *Acta Amazonica* **12**(3): 61-77.
- Herrera, R. 1985. Nutrient Cycling in Amazonian Forests. In: Amazonia. Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (eds.). Pergamon Press, Oxford: 95-105.
- Houghton, R. A., Lawrence, K. T., Hackler, J. L. & Brown, S. 2001. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biology* **7**: 731-746.
- Jordan, C., Caskey, W., Herrera, R., Escalante, G., Montagnini, F., Todd, R. & Uhl, C. 1982. The nitrogen cycle in a "terra firme" rainforest on oxisol in the Amazon territory of Venezuela. *Plant and Soil* **67**: 325-332.
- Johnson, C. M., Vieira, I. C. G., Zarin, D. J., Frizano, J. & Johnson, A. H. 2001. Carbon and nutrients storage in primary and secondary forests in eastern Amazonia. *Forest Ecology and Management* **147**: 245-252.
- Keller, M., Alencar, A., Asner, G. P., Braswell, B., Bustamante, M. M. C., Davidson, E., Feldpausch, T., Fernandes, E., Goulden, M., Kabat, P., Kruijt, B., Luizão, F., Miller, S., Markewitz, D., Nobre, A. D., Nobre, C. A., Filho, N. P., Rocha, H., Dias, P. S., von Randow, C. & Vourlitis, G. L. 2004. Ecological research in the Large-Scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia: early results. *Ecological Applications* **14**(4): S3-S16.
- Kronzucker, H. J., Siddiqi, M. Y. & Glass, A. D. M. 1997. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature* **385**(2): 59-64.
- Kronzucker, H. J., Siddiqi, M. Y., Glass, A. D. M. & Britto, D. T. 2003. Root ammonium transport efficiency as a determinant in forest determination patterns: an hypothesis. *Physiologia Plantarum* **117**: 164-170.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Austria: Springer, 506 p.
- Laurance, W. F., Fearnside, P. M., Laurance, S. G., Delamonica, P., Lovejoy, T. E., Rankin-de Merona, J. M., Chambers, J. Q. & Gascon, C. 1999. Relationship between soils and

- Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* **118**: 127-138.
- Luizão, F., Matson, P., Livingston, G., Luizão, R. & Vitousek, P. 1989. Nitrous oxide flux following tropical land clearing. *Global Biogeochemical Cycles* **3**(3): 281-285.
- Luizão, R. C. C., Luizão, F. J., Paiva, R. Q., Monteiro, T. F., Sousa, L. S. & Kruijt, B. 2004. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology* **10**: 592-600.
- Marques-Filho, A. O., Ribeiro, M. N. G., & Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke - Manaus - AM. IV. Precipitação. *Acta Amazonica* **11**(4): 759-768.
- Marschner, H. 1993. Mineral Nutrition of Higher Plants. London, Academic Press: 889 p.
- Meirelles-Filho, J. 2004. O livro de ouro da Amazônia: mitos e verdades sobre a região mais cobiçada do planeta. Rio de Janeiro, Ediouro: 398 p.
- Melillo, J.M., Steudler, P.A., Feigl, B. J., Neill, C., Garcia, D., Cerri, C.C., Piccolo, M.C. & Tian, H.Q. 2001. Nitrous oxide emission from forests and pastures of various ages in the Brazilian Amazon. *Journal of Geophysical Research* **106**(24): 34-179.
- Miller, A. J. & Cramer, M. D. Root nitrogen acquisition and assimilation. 2004. *Plant and Soil* **274**: 1-36.
- Neill, C., Piccolo, M. C., Cerri, C. C., Steudler, P. A., Melillo, J. & Brito, M. 1997. Net nitrogen mineralization and net nitrification rates in soils following deforestation for pasture across the southwestern Brazilian Amazon basin landscape. *Oecologia* **110**: 243-253.
- Neill, C., Piccolo, M. C., Melillo, J. M., Steudler, P. A. & Cerri, C. C. 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by <sup>15</sup>N pool dilution. *Soil Biology and Biochemistry* **31**: 567-572.
- Piccolo, M. C., Neill, C. & Cerri, C. C. 1994. Net nitrogen mineralization and net nitrification along a tropical forest-to-pasture chronosequence. *Plant and Soil*, **162**: 61-70.
- Oliveira, L. A.; Guitton, T. L. & Moreira, F. W. 1999. Relações entre colonizações por fungos micorrizicos arbusculares e teores de nutrientes foliares em oito espécies florestais da Amazônia. *Acta Amazonica* **29**(2):183-193.
- Paungfoo-Lonhienne, C., Lonhienne, T. G. A., Rentsch, D., Robinson, N., Christie, M., Webb, R. I., Gamage, H. K., Carroll, B. J., Schenk, P. M., & Schmidt, S. 2008. Plants can use protein as a nitrogen source without assistance from other organisms. *PNAS* **105**(11): 4524-4529.
- Pires, J. M & Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: Prance, G. T. & Lovejoy, T. E. Key environments: Amazonia. Pergamon Press, Oxford, p. 109-145.



- PIATV. 2008. “Programa Interlaboratorial de Análise de Tecido Vegetal”. <http://www.piatv.com.br/PBSiteSys2008.php>. Acessado em 04/02/2008.
- PPBIO. 2006. “Inventários das parcelas permanentes da Reserva Ducke.” <http://ppbio.inpa.gov.br/port/inventarios/ducke/terrestres>. Acessado em 12/01/2007.
- Ribeiro, J. E. L. S., Nelson, B. W., Silva, M. F., Martins, L. S. S. & Hopkins, M. 1994. Reserva Florestal Ducke - diversidade e composição da flora vascular. *Acta Amazonica* **24**: 19-30.
- Ribeiro, J. E. L. S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L. H. P., Lohmann, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E. C., Silva, C. F., Mesquita, M. R. & Procópio, L. C. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia central. Manaus, INPA: 798 p.
- Ribeiro, M. N. G. 1976. Aspectos climatológicos de Manaus. *Acta Amazônica* **6**(2): 229-233.
- Salati, E., Dourojeanni, M. J., Novaes, F. C., Schubart, H. O. R., Oliveira, A. E., Perritt, R. W. & Umana, J. C. 1984. Regional Studies of Transformation. *in*: Prance, G.T. & Lovejoy, T. E. *Amazonia*. Oxford, Pergamon Press: 479-493.
- Santos Jr., U. M., Gonçalves, J. F. C. & Feldpausch, T. R. 2006. Growth, leaf nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in central Amazonia. *Forest Ecology and Management* **226**: 299-309.
- Schubart, H. O. R.; Franken, W.; & Luizão, F. J. 1984. Uma floresta sobre solos pobres. *Ciência Hoje* **2**(10): 26-32.
- Schimann, H., Pontona, S., Hattenschwiler, S., Ferry, B., Lensi, R., Domenach, A., Roggy, J. 2008. Differing nitrogen use strategies of two tropical rainforest late successional tree species in French Guiana: Evidence from <sup>15</sup>N natural abundance and microbial activities. *Soil Biology & Biochemistry* **40**: 487-494.
- Silva, C. E. M., C. Gonçalves, J. F., Feldpausch, T. R., Luizão, F. J., Morais, R. R. O. & Ribeiro, G. 2006. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. *Acta Amazônica* **36**(4): 503-512.
- Smirnoff, N. & Stewart, G. R. 1985. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. *Physiologia Plantarum* **64**:133-140.
- Smith, C. K., Gholz, H. L. & Oliveira, F. 1998. Fine litter chemistry, early-stage decay, and nitrogen dynamics under plantations and primary forest in lowland Amazonia. *Soil Biology Biochemistry* **30**(14): 2159-2169.

- Soares-Filho, B. S., Nepstad, D. C., Curran, L. M., Cerqueira, G. C., Garcia, R. A., Ramos, C. A., Voll, E., McDonald, A.; Lefebvre, P. & Schlesinger, P. 2006. Modelling conservation in the Amazon basin. *Nature* **440**: 520-523.
- Souza, V. C. & Lorenzi, H. 2005. **Botânica sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da flora brasileira, baseado em AGP II. Nova Odessa, Instituto Plantarum, 640 p.
- Stewart, G. R., Popp, M., Holzappel, I., Stewart, J. A. & Dickie-Eskew, A. 1986. Localization of nitrate reduction in ferns and its relationship to environmental and physiological characteristics. *New Phytologist*, **104**(3): 373-384.
- Systat. 2000. Systat version 10. SPSS, Inc., USA.
- Tischner, R. 2000. Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants. *Plant, Cell and Environment* **23**: 1005-1024.

## **ANEXOS**

**Anexo 1.** Parcelas coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke: informações topográficas e atributos do solo.

<i>parcela</i>	<i>altitude</i> (m)	<i>inclinação</i> (m)	<i>categoria</i> <i>topográfica</i>	<i>argila</i> (%)	<i>silte</i> (%)	<i>areia</i> (%)	<i>pH</i> (H <sub>2</sub> O)	<i>C</i> (%)	<i>N</i> (%)	<i>C/N</i>	<i>P</i> (mg/dm <sup>3</sup> )	<i>K</i> (mg/dm <sup>3</sup> )
L1 3000	104	4,7	P	84,6	2,4	12,9	4,0	4,0	0,25	16	2	26
L7 2500	101	13	P	86,3	3,8	9,9	4,0	3,5	0,24	14	3	30
L5 1500	94	10	P	81,3	3,3	16,0	3,8	4,4	0,29	15	3	28
L3 4500	89	9,5	P	78,3	2,0	20,2	3,8	4,0	0,32	12	1	36
L5 5500	61	5,5	P	45,9	4,0	50,1	4,0	2,6	0,19	13	3	18
L2 3000	81	18	V	46,8	2,7	50,0	4,0	2,7	0,12	22	2	20
L3 5500	75	22	V	48,4	2,9	48,7	4,1	3,2	0,25	13	1	24
L1 5500	70	20	V	43,9	3,6	52,5	4,1	2,3	0,11	20	2	26
L7 7500	64	27	V	46,4	5,1	49,0	3,8	0,9	0,08	13	3	18
L8 2500	64	10	V	7,3	4,0	89,2	3,9	1,9	0,05	37	4	12
L3 1500	61	8,3	B	4,6	0,9	94,0	4,2	1,4	0,04	38	2	16
L6 1500	54	22	B	11,8	2,2	86,0	4,4	2,2	0,15	15	4	16
L3 2500	53	10	B	5,0	0,7	94,2	3,8	1,8	0,05	35	4	26
L2 7500	45	7,1	B	7,6	1,5	91,0	3,9	2,1	0,07	32	3	24
L5 7500	39	17	B	7,3	0,7	91,9	3,9	2,0	0,15	14	5	14

Fonte: modificado de PPBIO, 2006.

**Anexo 2.** Parcelas coletadas na Reserva Florestal Adolpho Ducke: acidez trocável e elementos minerais.

<i>Parcela</i>	<i>Al+H</i> (c.mol/dm <sup>3</sup> )	<i>Ca</i> (c.mol/dm <sup>3</sup> )	<i>Mg</i> (c.mol/dm <sup>3</sup> )	<i>Al</i> (c.mol/dm <sup>3</sup> )	<i>Cu</i> (mg/dm <sup>3</sup> )	<i>Fe</i> (mg/dm <sup>3</sup> )	<i>Na</i> (mg/dm <sup>3</sup> )	<i>Mn</i> (mg/dm <sup>3</sup> )	<i>Zn</i> (mg/dm <sup>3</sup> )
L1 3000	11,6	0,05	0,04	1,6	0	126	14	0,6	0,4
L7 2500	10,8	0,05	0,04	2,2	0	307	16	0,7	0,2
L5 1500	11,6	0,02	0,06	2,2	0,2	207	17	0,6	0,4
L3 4500	13,3	0,04	0,1	2,2	0,4	182	15	1,5	0,6
L5 5500	9,7	0,03	0,01	1,8	0,2	261	9	0,3	0,4
L2 3000	8,7	0,03	0,04	1,5	0	91	9	0,3	0,3
L3 5500	9,7	0,07	0,03	1,75	0,4	214	16	1,3	0,5
L1 5500	10,2	0,03	0,04	1,7	0	195	13	1,1	0,3
L3 2500	12,9	0,03	0,06	1,9	0,1	10	11	0,8	0,4
L8 2500	5,5	0,03	0,01	1,0	0,2	79	6	0,3	0,7
L3 1500	6,1	0,02	0,03	0,9	0,1	45	7	0,7	0,6
L6 1500	7,0	0,04	0,04	1,3	0,1	111	10	0,7	0,8
L3 2500	12,9	0,03	0,06	1,9	0,1	10	11	0,8	0,4
L2 7500	8,3	0,04	0,04	1,5	0,1	40	10	1,2	0,4
L5 7500	8,5	0,05	0,01	1,3	0,1	62	9	0,3	0,4

Fonte: modificado de PPBIO, 2006.

## **APÊNDICES**

**Apêndice 1.** Concentrações de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) e amônia ( $\text{NH}_4^+$ ) no solo ( $\mu\text{g/g}$ ) sob influência da copa de 120 árvores amostradas no período de junho – agosto 2007.

<i>n</i> <sup>o</sup>	<i>Identificação</i>	<i>Topografia</i>	<i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> solo</i> ( $\mu\text{g/g}$ )	<i>NH<sub>4</sub><sup>+</sup> solo</i> ( $\mu\text{g/g}$ )
1	CARD 34670	Platô	0,61	8,24
2	CARD 34929	Platô	1,81	7,66
3	CARD 34896	Platô	1,80	11,51
4	CARD 34460	Platô	2,16	11,94
5	BREU 34605	Platô	1,61	9,38
6	BREU 34608	Platô	1,78	11,12
7	BREU 34611	Platô	1,57	9,44
8	BREU 34664	Platô	1,12	9,51
9	CARD 23063	Vertente	2,10	6,96
10	CARD 22620	Vertente	1,74	18,25
11	CARD 22361	Vertente	1,68	9,70
12	CARD 22934	Vertente	1,39	11,27
13	BREU 22858	Vertente	1,65	10,04
14	BREU 22937	Vertente	1,63	20,64
15	BREU 22834	Vertente	2,19	8,89
16	BREU 22359	Vertente	1,74	7,88
17	CARD 7614	Baixio	0,11	1,81
18	CARD 7622	Baixio	0,06	1,46
19	CARD 7629	Baixio	0,00	2,11
20	CARD 7753	Baixio	0,85	0,00
21	BREU 7469	Baixio	1,69	1,08
22	BREU 7601	Baixio	0,06	1,10
23	BREU 7483	Baixio	0,39	1,77
24	BREU 6962	Baixio	0,53	2,72
25	CARD 4843	Platô	0,94	1,70
26	CARD 5444	Platô	1,12	1,47
27	CARD 4919	Platô	0,94	1,57
28	CARD s/n,	Platô	0,61	1,86
29	BREU 5232	Platô	1,00	2,09
30	BREU 4858	Platô	0,70	1,44
31	BREU 5442	Platô	1,36	2,29
32	BREU 4913	Platô	1,40	3,14
33	CARD 40146	Platô	2,16	3,97
34	CARD 40142	Platô	2,70	2,48
35	CARD 39899	Platô	2,60	3,15
36	CARD 39904	Platô	2,70	3,79
37	BREU 40136	Platô	2,54	5,50
38	BREU 30133	Platô	4,58	2,77
39	BREU 39639	Platô	4,09	2,00
40	BREU 40034	Platô	1,28	2,37
41	CARD 14770	Baixio	1,66	1,68
42	CARD 14774	Baixio	1,06	2,26
43	CARD 14566	Baixio	0,75	1,71

## Apêndice 1: continuação

<i>n<sup>o</sup></i>	<i>Identificação</i>	<i>Topografia</i>	<i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> solo (µg/g)</i>	<i>NH<sub>4</sub><sup>+</sup> solo (µg/g)</i>
44	CARD 14865	Baixio	1,28	3,09
45	BREU 14667	Baixio	0,27	1,76
46	BREU 14906	Baixio	1,40	4,33
47	BREU 14855	Baixio	1,60	1,99
48	BREU 14857	Baixio	1,59	2,38
49	CARD 53997	Platô	2,62	2,56
50	CARD 54065	Platô	2,60	2,99
51	CARD 53971	Platô	2,15	2,95
52	CARD 53463	Platô	1,30	3,00
53	BREU 53862	Platô	2,30	5,44
54	BREU 53367	Platô	2,23	2,26
55	BREU 53896	Platô	8,03	10,01
56	BREU 53897	Platô	2,57	2,25
57	CARD 31457	Vertente	1,72	2,03
58	CARD 31702	Vertente	1,77	2,84
59	CARD 31664	Vertente	1,55	1,77
60	CARD 31656	Vertente	1,44	2,36
61	BREU 31741	Vertente	1,70	2,50
62	BREU 31682	Vertente	2,47	2,37
63	BREU 31573	Vertente	0,93	3,11
64	BREU 31257	Vertente	1,77	1,01
65	CARD 13339	Platô	1,40	2,50
66	CARD 13365	Platô	3,43	2,35
67	CARD 12942	Platô	1,19	1,34
68	CARD 12951	Platô	0,77	2,26
69	BREU 13075	Platô	1,67	1,36
70	BREU 13307	Platô	2,55	1,62
71	BREU 13206	Platô	2,66	2,00
72	BREU 13253	Platô	2,16	1,15
73	CARD 26605	Baixio	1,59	3,28
74	CARD 26660	Baixio	1,96	3,14
75	CARD 26535	Baixio	2,00	3,29
76	CARD 26649	Baixio	2,09	2,55
77	BREU 26362	Baixio	0,97	3,46
78	BREU 26604	Baixio	1,05	3,38
79	BREU 26573	Baixio	1,03	2,77
80	BREU 26565	Baixio	1,40	1,73
81	CARD 3164	Vertente	2,49	2,85
82	CARD s/n,	Vertente	2,34	3,24
83	CARD 4079	Vertente	1,82	3,99
84	CARD 3403	Vertente	1,57	2,59
85	BREU s/n,	Vertente	2,35	3,84
86	BREU 3476	Vertente	5,34	3,48
87	BREU 3450	Vertente	2,48	3,67
88	BREU 3375	Vertente	1,82	4,47



## Apêndice 1: continuação

<i>n<sup>o</sup></i>	<i>Identificação</i>	<i>Topografia</i>	<i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> solo (µg/g)</i>	<i>NH<sub>4</sub><sup>+</sup> solo (µg/g)</i>
89	CARD 11123	Vertente	1,01	3,40
90	CARD 11119	Vertente	1,67	2,21
91	CARD 12284	Vertente	1,44	3,07
92	CARD 11093	Vertente	1,05	3,69
93	BREU 11147	Vertente	0,87	4,86
94	BREU 11131	Vertente	2,23	3,14
95	BREU 11129	Vertente	1,03	4,17
96	BREU 11096	Vertente	3,36	3,44
97	CARD 45600	Vertente	2,57	4,05
99	CARD 45834	Vertente	2,18	2,01
100	CARD 45816	Vertente	3,59	2,46
101	BREU 45841	Vertente	1,78	3,37
102	BREU 45839	Vertente	2,13	4,88
103	BREU 45737	Vertente	1,48	5,07
104	BREU 45705	Vertente	1,90	5,00
105	CARD 38754	Baixio	1,66	3,89
106	CARD 38559	Baixio	1,08	3,12
107	CARD 38598	Baixio	1,26	3,86
108	CARD 38701	Baixio	2,38	4,76
109	BREU 38554	Baixio	1,34	4,82
110	BREU 38555	Baixio	1,17	4,78
111	BREU 38057	Baixio	1,54	4,75
112	BREU 38706	Baixio	1,23	2,39
113	CARD 47354	Baixio	0,90	6,15
114	CARD 47659	Baixio	1,01	4,78
115	CARD 47595	Baixio	1,22	5,46
116	CARD 47607	Baixio	1,22	5,80
117	BREU 47488	Baixio	2,61	5,12
118	BREU 47146	Baixio	0,90	4,78
119	BREU 47179	Baixio	1,22	4,78
120	BREU 47605	Baixio	1,12	5,46

**Apêndice 2.** Concentrações de N ( $\text{g kg}^{-1}$ ) total e  $\text{NO}_3^-$  ( $\mu\text{mol g}^{-1}$ ) foliares e atividade da enzima Redutase do Nitrato ( $\mu\text{mol NO}_2^- \text{h}^{-1} \text{kg}^{-1}$ ) para cada árvore amostrada no período de novembro – dezembro de 2007.

<i>n<sup>o</sup></i>	<i>Identificação</i>	<i>N total foliar</i> ( $\text{g kg}^{-1}$ )	<i>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> foliar</i> ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$ )	<i>Redutase do nitrato</i> ( $\mu\text{mol NO}_2^- \text{h}^{-1} \text{kg}^{-1}$ )
2	CARDEIRO 34929	11,9	128,18	143,45
3	CARDEIRO 34896	19,6	67,80	216,74
4	CARDEIRO 34460	18,6	72,37	384,36
5	BREU 34605	14,0	68,71	140,04
6	BREU 34608	12,3	119,95	15,61
8	BREU 34664	13,3	97,99	117,88
9	CARDEIRO 23063	16,8	72,37	292,88
10	CARDEIRO 22620	8,8	54,98	475,27
11	CARDEIRO 22361	18,5	72,37	431,52
14	BREU 22937	13,3	92,45	82,08
15	BREU 22834	12,9	50,41	62,77
16	BREU 22359	20,4	87,01	101,97
17	CARDEIRO 7614	14,7	67,80	200,83
18	CARDEIRO 7622	12,6	87,01	150,27
19	CARDEIRO 7629	15,8	56,82	25,27
21	BREU 7469	11,9	138,24	112,77
22	BREU 7601	12,6	89,75	95,72
23	BREU 7483	12,9	90,67	11,097
33	CARDEIRO 40146	19,6	55,90	108,18
34	CARDEIRO 40142	18,6	44,92	135,92
35	CARDEIRO 39899	15,1	55,90	92,53
37	BREU 40136	19,3	102,56	153,11
38	BREU 30133	12,6	106,22	111,63
39	BREU 39639	13,7	123,60	97,65
49	CARDEIRO 53997	10,2	87,92	117,88
50	CARDEIRO 54065	18,2	87,92	384,36
51	CARDEIRO 53971	17,6	62,31	216,74
54	BREU 53367	13	163,86	140,04
55	BREU 53896	12,3	130,92	143,45
56	BREU 53897	12,1	102,56	15,61
65	CARDEIRO 13339	15,2	79,69	258,22
67	CARDEIRO 12942	8,9	52,24	36,06
68	CARDEIRO 12951	16,4	79,69	65,04
69	BREU 13075	12,6	107,14	36,63
70	BREU 13307	4,7	105,31	158,22
71	BREU 13206	9,1	80,60	10,53
81	CARDEIRO 26605	11,6	81,52	258,22
83	CARDEIRO 26660	13,3	64,13	65,04
84	CARDEIRO 26535	15,4	82,43	36,06
86	BREU 26362	12,6	111,71	158,22
87	BREU 26604	8,8	94,33	36,63
88	BREU 26573	11,9	112,63	10,53
90	CARDEIRO 3164	17,5	56,82	207,53
91	CARDEIRO 4079	16,8	45,84	169,02
92	CARDEIRO 3403	18	55,90	168,84
93	BREU 3476	12,6	96,16	96,05
95	BREU 3450	13,7	103,48	54,18
97	BREU 3375	8,8	126,35	47,46

