

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA INTEGRADO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIOLOGIA TROPICAL E RECURSOS NATURAIS**

**ABUNDÂNCIA NATURAL DE ^{15}N EM SOLOS E FOLHAS DE ÁREAS
DE CAMPINA E CAMPINARANA DA RESERVA BIOLÓGICA DA
CAMPINA – INPA, REGIÃO DE MANAUS, AMAZONAS.**

Sílvia Fernanda Mardegan

Manaus – Amazonas

Março, 2007

Sílvia Fernanda Mardegan

**ABUNDÂNCIA NATURAL DE ^{15}N EM SOLOS E FOLHAS DE ÁREAS
DE CAMPINA E CAMPINARANA DA RESERVA BIOLÓGICA DA
CAMPINA – INPA, REGIÃO DE MANAUS, AMAZONAS.**

Orientador: Dr. Niro Higuchi

Dissertação apresentada ao Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais do convênio INPA/UFAM, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

**Manaus – AM
Março, 2007**

M322 Mardegan, Sílvia Fernanda

Abundância natural de ^{15}N em folhas e solos de áreas de campina e campinarana da Reserva Biológica da Campina – INPA, região de Manaus, Amazonas / Sílvia Fernanda Mardegan – Manaus: INPA/UFAM 2007.
75f. il.

Dissertação (Mestrado) – INPA/UFAM, Manaus, 2007.

Orientador: Dr. Niro Higuchi

Área de concentração Ecologia.

1. Formações vegetais sobre areia branca. 2. Isótopos estáveis.
3. Ciclagem de N. 4. Disponibilidade de nitrogênio. 5. Fontes de N.
6. Reserva Biológica da Campina (AM). I. Título.

CDD 19ª 634.95

Sinopse:

Foram analisadas as abundâncias naturais de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) de oito espécies arbóreas que co-existem em campina e campinarana, bem como suas epífitas (quando presentes) e os solos onde se desenvolviam, visando observar se a variação em algumas características destas formações vegetais e dos solos onde elas se desenvolvem refletem em variações nas composições isotópicas, indicando diferenciação quanto às estratégias utilizadas para a obtenção do N.

Palavras-chave:

Formações vegetais sobre areia branca, Isótopos estáveis, Ciclagem de N, Disponibilidade de nitrogênio, Fontes de N.

A meus pais, razão da minha existência e
eterno incentivo da minha caminhada.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas, pela formação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos e financiamento de parte deste trabalho.

Ao Dr. Niro Higuchi, meu orientador, por toda a atenção, apoio, orientação e ensinamentos recebidos ao longo destes dois anos.

Ao Dr. Luiz Antônio Martinelli, por toda a atenção e confiança dedicadas e por me apresentar ao fascinante mundo dos isótopos.

Ao Dr. Joaquim dos Santos, pelo apoio sempre presente durante o período das coletas.

A todos que me ajudaram no trabalho de campo: Caroço, Chicó, Romeu, Sérgio e Wanderley. Sem vocês, este trabalho não teria nem saído do papel.

A todos os pesquisadores, funcionários e amigos do Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA), pela realização das análises, bem como pela acolhida durante o período em que convivi com vocês.

À Gabriela Nardoto, não somente pela acolhida calorosa, mas também por toda ajuda, apoio e incentivo oferecidos, essenciais para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos pesquisadores: Dr. João Ferraz (INPA/CPST), Dr. Luiz Antônio de Oliveira e Dr. Luiz Augusto Gomes de Souza (INPA/CPCA), pela ajuda valiosa durante o decorrer desta dissertação.

A Adriano Nogueira, Liliane Teixeira e Villany Carneiro, por toda a atenção e auxílio durante o desenvolvimento desta dissertação.

Aos colegas e amigos de mestrado, doutorado e iniciação científica do Laboratório de Manejo Florestal, em especial à Roseana, pela ajuda no período de preparo das

amostras, e à Eleonora, por todas as sugestões e críticas durante a execução deste trabalho e, principalmente, pelos bons momentos de convívio.

Aos colegas do Laboratório de Análises temáticas do solo e plantas, principalmente à Morgana e ao Kleber.

A meus queridos amigos e “filhos”, minha família em Manaus, por todos os bons momentos compartilhados nesses dois anos.

Ao Renato, meu companheiro de todas as horas; por mais uma vez estar ao meu lado, dando apoio, carinho e auxílio sempre que preciso. Mais uma etapa cumprida, o que seria praticamente impossível sem sua ajuda.

A meus queridos pais e irmão, por todo o carinho e dedicação incondicionais. Apesar da distância, o apoio de vocês sempre foi o estímulo necessário para continuar caminhando.

Aos demais amigos e familiares, por toda a torcida.

E a todos que, de algum modo, foram imprescindíveis para a conclusão deste trabalho...

... MUITO OBRIGADA!

RESUMO

Formações vegetais de areia branca são caracterizadas por apresentar estrutura e funcionamento diferenciado em relação à floresta densa de terra-firme. Também apresentam uma menor disponibilidade de N e uma ciclagem mais fechada. O objetivo deste trabalho foi investigar os aspectos da ciclagem do nitrogênio em campinas e campinaranas, utilizando a abundância natural de ^{15}N de folhas e solos ocorrentes em um gradiente campina – campinarana – floresta densa, na Reserva Biológica de Campina – INPA, Manaus – AM. Foram medidas as abundâncias naturais de ^{15}N em solos e em oito espécies arbóreas que co-ocorrem nestas formações vegetais. As seguintes hipóteses foram levantadas: se a variação da fisionomia das formações vegetais influencia na composição isotópica das espécies; se há variação nos valores apresentados pelas formações vegetais sobre areia branca, indicando a utilização de diferentes estratégias para a obtenção de N; e quanto a abundância natural de ^{15}N desta vegetação difere em relação à floresta densa. Epífitas vasculares (Araceae, Bromeliaceae e Orchidaceae) que se desenvolviam nas árvores estudadas também tiveram suas composições isotópicas medidas, para comparar suas assinaturas às de suas hospedeiras e determinar quais as possíveis fontes de nitrogênio. Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das espécies arbóreas estudadas foram muito semelhantes aos observados em outros ambientes limitados por N, variando de -9,6 a +1,6 ‰. *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth (Caesalpiniaceae) apresentou valores mais enriquecidos do que as espécies não-leguminosas, que puderam ser divididas em dois grupos. Isto pode ser indício da utilização de fontes de N em diferentes profundidades, bem como da utilização de N oriundo da associação com fungos micorrízicos. Foi observado um enriquecimento progressivo nas assinaturas isotópicas das espécies na campinarana. Os baixos valores observados demonstram que a pluviosidade e a temperatura não são os únicos fatores influenciando a composição isotópica destas formações vegetais. Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das epífitas foram mais enriquecidos do que os de suas hospedeiras, também sendo divididos em grupos de acordo com a principal fonte de N utilizada. A utilização de fontes diferenciadas parece ser uma estratégia comum tanto para as epífitas como para as árvores, uma vez que ambas se desenvolvem em ambientes nutricionalmente estressantes.

ABSTRACT

Vegetations growing on white-sand soils, which are known as “campinas” are very much different of those on terra-firme dense forests, in terms of structure and dynamics. In addition, soils of “campina” are very poor in nutrients, presenting a more closed cycling. The aim of this work was to investigate the dynamics of N-cycling using the ^{15}N natural abundance of leaf and soil. The studied site was a gradient “campina” to “campinarana” (transition between “campina” and dense forest) vegetation at Reserva Biológica da Campina of INPA. It was determined the ^{15}N natural abundance of the soils and eight tree species that co-occur in the site. The main questions were: does the vegetation physiognomy influence the isotopic composition of the studied tree species? If there is a variation, is it influenced by the use of many strategies to acquire N-sources? And how different is “campina” ^{15}N natural abundance in relation to dense forest? Vascular epiphytes (Araceae, Bromeliaceae and Orchidaceae) that were present in the studied trees had their isotopic composition determined as well in order to compare their own signatures with their host ones and to determine their possible N sources. The $\delta^{15}\text{N}$ values for the studied tree species were very similar to those found in other N-limited ecosystems, ranging from -9,6 to +1,6 ‰. *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth (Caesalpiniaceae) had more enriched values than the non-leguminous species, which could have been divided into two groups. This could be an evidence of the use of N sources on different depths or even from micorrizal fungi association. It was observed a progressive enrichment in the isotopic signatures toward “campinarana” site. The observed values showed that rainfall and temperature are not the unique factor influencing the isotopic composition of these vegetations. Epiphytes $\delta^{15}\text{N}$ values were higher than their host trees ones, also being divided into groups accordingly to the main N source acquired. The use of different N sources seems to be a common strategy for both epiphytic plants and tree species, since they occur in nutritionally stressed environments.

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
LISTA DE TABELAS	xii
LISTA DE FIGURAS	xiv
1 INTRODUÇÃO	1
2 HIPÓTESES	2
3 OBJETIVOS	3
3.1 OBJETIVO GERAL	3
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	3
4 REVISÃO DA LITERATURA	4
4.1 CAMPINAS AMAZÔNICAS	4
4.1.1 <u>Localização e Distribuição</u>	4
4.1.2 <u>Histórico e Classificação</u>	5
4.1.3 <u>Vegetação</u>	6
4.1.4 <u>Fatores limitantes</u>	8
4.2 NITROGÊNIO	10
4.3 ISÓTOPOS DE NITROGÊNIO E SEU USO EM ESTUDOS DE ECOLOGIA	12
5 MATERIAL E MÉTODOS	15
5.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	15
5.1.1 <u>Localização e descrição da área</u>	15

5.1.2 <u>Clima</u>	16
5.1.3 <u>Solos</u>	16
5.2 COLETA DE DADOS	17
5.2.1 <u>Material botânico</u>	18
5.2.2 <u>Solos</u>	20
5.3 ANÁLISES DOS DADOS	21
5.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	22
6 RESULTADOS	23
6.1 SOLOS.....	23
6.2 VEGETAÇÃO ARBÓREA.....	28
6.3 EPÍFITAS VASCULARES.....	35
7 DISCUSSÃO	40
7.1 DIFERENÇAS NO FUNCIONAMENTO DA CICLAGEM DAS FORMAÇÕES VEGETAIS ESTUDADAS.....	40
7.2 RELAÇÃO ENTRE O $\delta^{15}\text{N}$ DE EPÍFITAS VASCULARES E SUAS ÁRVORES HOSPEDEIRAS.....	51
8 CONCLUSÃO	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55
APÊNDICE A – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional para as folhas de árvores estudadas.....	65

APÊNDICE B – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional dos solos das áreas estudadas.....	71
APÊNDICE C – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional das epífitas estudadas.....	73

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Lista das espécies analisadas e suas respectivas famílias.....	19
Tabela 2	Lista das espécies de epífitas analisadas e suas respectivas famílias.....	20
Tabela 3	Caracterização físico-química dos solos superficiais sob os diferentes tipos de formação vegetal da Reserva Biológica da Campina.....	24
Tabela 4	Valores médios (\pm DP) e variações encontradas para a concentração de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ nas folhas das espécies estudadas.....	29
Tabela 5	Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas plantas amostradas nos 4 transectos, sendo $p < 0,05$ indício de diferenças significativas entre os valores observados em cada transecto.....	30
Tabela 6	Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores de concentrações de $\delta^{15}\text{N}$ foliar ao longo das diferentes distâncias nos transectos, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.....	32
Tabela 7	Concentração total de N foliar, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ (média \pm DP) observados nas epífitas e em suas árvores hospedeiras.....	35
Tabela 8	Teste de comparação das médias (Tukey) das concentrações de N total foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.....	38
Tabela 9	Teste de comparação das médias (Tukey) das concentrações de N total foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.....	39
Tabela 10	Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores obtidos para a razão C/N das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.....	39
Tabela 11	Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.....	40

Tabela 12	Processos, fluxos e eficiência do uso do nitrogênio, N inorgânico no solo e taxas de mineralização e nitrificação das duas formações vegetais estudadas.....	47
------------------	--	----

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Imagem aérea da cidade de Manaus e seus arredores, indicando a localização da Reserva da Campina - INPA (A) e foto aérea em infravermelho, mostrando a mancha de campina aberta no interior da mesma (B). Fonte: SIGLAB – INPA (A) e B.W. Nelson (B).....	15
Figura 2	Pluviometria média mensal (1986 – 2004) da Estação da CEPLAC (Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira), localizada a 02° 33' S e 60° 01' W, BR 174, Manaus, Amazonas..	16
Figura 3	Esquema da disposição dos transectos na área de estudo para as coletas de solo e material botânico.....	18
Figura 4	Variação na concentração de N total (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ (C) (médias \pm desvio-padrão) ao longo dos perfis de solo da área estudada	25
Figura 5	Relação entre a profundidade e $\delta^{15}\text{N}$ (A), N total (B) e razão C/N (C).....	26
Figura 6	Variação na concentração de N total (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ (C) (médias \pm DP) nas diferentes distâncias ao longo dos transectos da área estudada.....	27
Figura 7	Relação entre a concentração de N foliar e $\delta^{15}\text{N}$ foliar.....	30
Figura 8	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (médias \pm DP) das oito espécies estudadas. Letras sobrescritas indicam diferenças significativas nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies (Teste de Tukey; $p < 0,05$).....	31
Figura 9	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) encontrados para as diferentes distâncias ao longo dos transectos da área estudada.....	32
Figura 10	Valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ obtidos para cada uma das espécies analisadas. Letras sobrescritas indicam diferenças significativas entre os transectos teste de Tukey; ($p < 0,05$).....	34
Figura 11	Concentração de N foliar (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (C) (médias \pm DP) observados nas árvores e epífitas analisadas.....	36
Figura 12	$\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) de <i>A. heterophylla</i> e suas epífitas.....	37

Figura 13 $\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) de *A. heterophylla* e das três famílias de epífitas analisadas..... 38

1 INTRODUÇÃO

As formações vegetais que ocorrem sobre areia branca na Amazônia, representada por campinas e campinaranas (formação vegetal mais desenvolvida em função das melhores condições apresentadas pelo ambiente), ocorrem em uma extensão de 34 mil km² (Lisboa, 1975; Braga, 1979) e apresentam um grande número de espécies endêmicas (Rodrigues, 1961). De um modo geral, quando comparadas à floresta densa de terra-firme, apresentam a dominância de uma ou poucas espécies perenes, distribuição mais esparsa, árvores tortuosas e de porte reduzido que possuem esclerofilia pronunciada (Klinge & Medina, 1979).

O escleromorfismo é uma resposta fisiológica à condição de stress nutricional ao qual esta formação vegetal está submetida, uma vez que se desenvolvem sobre solos extremamente arenosos (Anderson, 1981; Pires & Prance, 1985; Medina *et al.*, 1990; Richards, 1996). Os intensos processos de lixiviação ao quais são submetidos e algumas características intrínsecas, como a elevada acidez, levam estes solos a apresentar uma baixa disponibilidade de nutrientes (Cuevas & Medina, 1986, Proctor, 1999). Dentre estes nutrientes encontra-se o nitrogênio, considerado fator ecologicamente determinante da produtividade do ecossistema e desenvolvimento vegetal.

Em função da existência de lacunas no entendimento acerca das estratégias utilizadas por plantas de campina e campinarana para acessar o nitrogênio pouco disponível, estudos que possibilitem uma melhor compreensão sobre estes processos são de grande importância. Neste contexto, as análises isotópicas são uma ferramenta cada vez mais empregada em estudos de ecologia, principalmente em estudos de ciclagem de nutrientes, uma vez que os principais elementos utilizados nestas análises são componentes fundamentais da matéria orgânica. A utilização de análises das abundâncias naturais de isótopos estáveis ($\delta^{15}\text{N}$) em compartimentos-chave dos ecossistemas, como folhas e solo, pode vir a ser uma ferramenta útil para o entendimento dos padrões da dinâmica no processo de obtenção de N em ambientes

com deficiência mineral. Por fornecer medidas integradas sobre a dinâmica de nitrogênio ao longo do tempo, com o uso do $\delta^{15}\text{N}$ é possível descrever a dinâmica de entradas e saídas de nitrogênio do sistema de suas entradas e saídas no ambiente (Högberg, 1997; Nardoto, 2005).

Uma melhor compreensão dos processos e das estratégias que regem a ciclagem de N nestas formações vegetais, aliada aos conhecimentos acerca de sua composição florística, pode tornar possível o desenvolvimento de práticas que visem sua conservação, evitando a degradação e perda de espécies únicas deste ecossistema. Desta forma, visando analisar a dinâmica da ciclagem de nitrogênio por meio das assinaturas das abundâncias de isótopos estáveis de ^{15}N de formações vegetais que ocorrem sobre areia branca e compará-las com padrões até hoje observados em florestas de terra-firme, foram analisadas amostras de folhas e solos de espécies que co-ocorrem em um gradiente de formação vegetal campina-campinarana na Reserva Biológica da Campina – INPA, região de Manaus, AM.

2 HIPÓTESES

Com isso, as seguintes hipóteses foram levantadas:

1. Há variação entre o $\delta^{15}\text{N}$ das plantas que co-ocorrem em campina e campinarana ao longo dos transectos em função da alteração das condições ambientais dos mesmos;
2. Há uma grande variação nos valores apresentados pela formação vegetal sobre areia branca, como observado no cerrado, indicando a utilização de diferentes estratégias para a obtenção de N;

3. Diferentes tipos de solo e fisionomia influenciam na abundância natural do ^{15}N de formações vegetais que se desenvolvem sob o mesmo regime de precipitação que a floresta densa de terra-firme, indicando que as plantas que se desenvolvem sobre areia branca, sob condições de baixa disponibilidade de N, são mais empobrecidas em átomos de ^{15}N do que as plantas de floresta densa de terra-firme, ricas em nitrogênio;
4. A composição isotópica das orquídeas deve ser mais empobrecida em ^{15}N , em função da menor disponibilidade de N e maior dependência de N oriundo de fontes atmosféricas;
5. Diferentes famílias de epífitas têm acesso a diferentes fontes de N, apresentando diferentes estratégias para sua obtenção, refletindo em diferentes composições isotópicas.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

O objetivo do presente trabalho foi investigar os aspectos da ciclagem do nitrogênio em campinas e campinaranas, por meio da abundância natural do ^{15}N , em plantas e solos ocorrentes em um gradiente entre estas formações vegetais e a floresta densa de terra-firme, na reserva Biológica da Campina – INPA, Manaus, Amazonas.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Examinar a concentração de N e o $\delta^{15}\text{N}$ no sistema solo-planta, onde o $\delta^{15}\text{N}$ representa uma medida integrada da dinâmica do N ao longo do tempo;

- Examinar a concentração de N e o $\delta^{15}\text{N}$ das epífitas que ocorriam sobre as árvores amostradas, para verificar quais estratégias por elas utilizadas para obtenção de N;
- Analisar as abundâncias de ^{15}N em plantas que co-existem nos dois tipos de formação vegetal, para verificar se a variação nas condições ambientais (como menor incidência luminosa, maior abundância de serapilheira e disponibilidade de água) influencia as composições isotópicas das plantas;
- Confrontar os resultados obtidos com dados já existentes para floresta densa de terra-firme, na tentativa de verificar se há a existência de um padrão de funcionamento semelhante entre estas formações vegetais.

4 REVISÃO DA LITERATURA

4.1 CAMPINAS AMAZÔNICAS

4.1.1 Localização e Distribuição

Comunidades clímax com dominância de poucas espécies ocorrem em todas as principais divisões geográficas das florestas pluviais, abrangendo desde áreas com alguns hectares a até centenas de quilômetros quadrados de extensão (Richards, 1996). No caso da Amazônia, a heterogeneidade dos seus mais de 3 milhões de km^2 de floresta densa de terra-firme é interrompida, muitas vezes, por “ilhas” de um tipo de formação vegetal que contrasta com sua exuberância pela diferença de porte, estrutura e fisionomia: são as campinas amazônicas, que cobrem uma área de 34 mil km^2 (Lisboa, 1975; Braga, 1979). As campinas podem estar associadas a rios ou não, desenvolvendo-se em terrenos de baixa declividade, sobre solos muito pobres de areia

branca exposta (Rodrigues, 1961; Klinge & Medina, 1979; Anderson, 1981). Ocorrem desde o sopé dos Andes até à Ilha de Marajó (Richards, 1996), principalmente em áreas do médio e alto rio Negro, onde se apresentam em grandes extensões, e nas porções centro-leste da Amazônia, onde ocorrem em áreas diminutas. São também encontradas em algumas regiões do rio Solimões (São Paulo de Olivença), região do alto e médio rio Urubu (Ducke, 1944), Serra de Tumuc-Humac (Rodrigues, 1961), Guiana (Rodrigues, 1961; Richards, 1996; Klinge & Medina, 1979), Suriname (Klinge & Medina, 1979) e Venezuela (Ducke, 1940, Klinge & Medina, 1979; Jordan, 1985a). Formações vegetais de areia branca são encontradas em outras áreas de floresta pluvial, como na África (Klinge & Medina, 1976), Ásia e Austrália (Richards, 1996). Rodrigues (1961), contudo, afirma que as semelhanças entre as campinas amazônicas e estas outras formações se restringem apenas à estrutura, não havendo similaridade florística, apresentando as campinas amazônicas uma composição florística exclusiva e um elevado nível de endemismo. Richards (1996) atribui as semelhanças fisionômicas entre tipos de formação vegetal de localidades muito distantes à diferenciação edáfica paralela destas comunidades vegetais, mesmo quando ocorrem em condições climáticas diferentes.

4.1.2 Histórico e Classificação

Segundo Lisboa (1975), Spruce foi o primeiro a descrever as campinas do alto rio Negro, denominando-as de caatingas (“mata clara”), distinguindo-as em dois tipos: caatinga baixa (campina) e caatinga alta (campinarana). Enquanto este termo foi adotado por outros autores no Brasil (Ducke, 1945; Ducke & Black, 1954; Vieira & Oliveira-Filho, 1962; Pires, 1973), alguns autores, como Veloso (1962), preferiram utilizar o termo savana para denominar esta formação vegetal, principalmente a formação mais aberta dominante no alto rio Negro. A utilização destes dois termos é inapropriada, uma vez que “caatinga” faz alusão à formação vegetal típica do Nordeste, diferindo das campinas quanto à ecologia, flora, biologia, estrutura e fisionomia

(Rodrigues; 1961), e “savana” além de ser a principal formação florística que ocorre no cerrado brasileiro, é também a denominação de outros tipos vegetacionais da própria Amazônia (Takeuchi, 1960a, 1960b).

O mesmo autor, tentando tornar a classificação deste ecossistema mais precisa, propôs reunir os termos “campina” e “caatinga” sob a denominação única de campina. Esta nova denominação foi aceita por Rodrigues (1961), que passou a utilizar os termos “campina”, “campinarana” e “mata rala” para descrever a caatinga baixa, média e rala, respectivamente. Apenas Lisboa (1975), ao revisar profundamente o assunto, classificou as formações vegetais de areia branca da Amazônia como campinas amazônicas, subdividindo-as em campina e campinarana do alto rio Negro e da Amazônia Central, em função da observação, no alto rio Negro de maiores índices de altitude e precipitação observados e da ocorrência freqüente de palmeiras, principalmente *Mauritella aculeata* (caraná).

4.1.2 Vegetação

As campinas amazônicas são caracterizadas pela dominância de uma ou poucas espécies perenes distribuídas de maneira esparsa. Em sua maioria, apresentam porte reduzido, árvores tortuosas, escleromorfismo pronunciado e estrato inferior composto de arbustos, principalmente os gêneros *Miconia* (Rubiaceae) e *Pagamea* (Melastomataceae), sendo *Pagamea duckei* endêmica desta formação vegetal (Rodrigues, 1961; Lisboa, 1975; Klinge & Medina, 1979; Braga, 1981). Há uma baixa ocorrência de herbáceas e plântulas no solo e as lianas são escassas, não contribuindo para a estrutura da formação vegetal (Richards, 1996).

O dossel não apresenta uma cobertura vegetal uniforme, o que permite uma grande entrada de luz solar neste ambiente. A alta intensidade de luz recebida, aliada à estrutura de árvores, como *Aldina heterophylla* (Caesalpiniaceae), favorece a ocorrência de grande quantidade de epífitas nas campinas, como musgos, orquídeas, bromélias, algumas pteridófitas, aráceas e cactos (Takeuchi, 1960a; Lisboa, 1975; Braga, 1981), desempenhando um papel de grande importância na ciclagem de

nutrientes nestes ambientes, por fixar cerca de 5 a 20 kg N.ha⁻¹.ano⁻¹ (Salati *et al.*, 1982). Outra característica das campinas é a ocorrência de líquens (Guillamet, 1987; Richards, 1996), principalmente do gênero *Cladonia*, nos solos, formando uma manta sobre grandes áreas de areia sendo sua presença decisiva para o estabelecimento inicial de novas espécies (Anderson *et al.*, 1975).

Nas adjacências das campinas, passa a ocorrer uma gradual alteração na composição e estrutura da formação vegetal, agora apresentando uma estratificação mais complexa, com grupos isolados de árvores de porte mais elevado (com alturas superiores a 10 m, podendo chegar a 20 m) e colonização dos espaços de areia por árvores mais jovens e arbustos (Rodrigues, 1961, Guillamet, 1987), além de serem observados aumentos nos índices de umidade do ar e do solo (Braga, 1981) e afloramento de lençóis freáticos (Lisboa, 1975). Esta formação vegetal com porte mais desenvolvido, favorecida por melhores condições no ambiente, é denominada campinarana (“falsa campina”), caracterizada por apresentar uma formação vegetal relativamente mais contínua (Anderson *et al.*, 1975), principalmente em relação à campina. Anderson (1981) afirma que a campinarana é uma variação da floresta densa em solos arenosos, apresentando uma maior diversidade de espécies do que a campina e, conseqüentemente, menor endemismo. A campinarana apresenta muitas espécies que ocorrem na campina (Rodrigues, 1961), sendo considerada um tipo de transição entre a formação vegetal de campina e a floresta densa (Braga, 1981). Como campina e campinarana formam um *continuum* sucessional (Anderson *et al.*, 1975; Pires & Prance, 1985) e a distinção entre as duas formações vegetais é bastante difícil, normalmente o termo campinarana é utilizado somente para especificar a porção mais desenvolvida do gradiente ambiental (Lisboa, 1975).

Apesar disso, Anderson *et al.* (1975) e Braga (1981), utilizam a denominação campina aberta e sombreada para facilitar a divisão entre estes dois ambientes, sendo difícil a distinção entre campina sombreada e campinarana, uma vez que ocorre uma alteração gradual da estrutura e composição da formação vegetal (Anderson *et al.*, 1975). A transição de campinarana para floresta densa é bem-definida; a campinarana apresenta um estrato herbáceo quase que ausente (Guillamet, 1987), enquanto que a floresta possui um estrato de subarbustos denso e mais contínuo, além de apresentar

palmeiras, o que não ocorre nas campinas e campinaranas. A produção e a quantidade de serapilheira cobrindo os solos também são diferenças marcantes entre estes ambientes, como observado por Medina e Cuevas (2000), em plantas de San Carlos de Río Negro: as campinas apresentam uma produção de $207 \text{ g.m}^2.\text{ano}^{-1}$ de serapilheira, contra $399 \text{ g m}^2 \text{ ano}^{-1}$, na campinarana, que também apresenta menores taxas de decomposição que a campina (Jordan, 1985b; Medina *et al.*, 1990).

4.1.4 Fatores limitantes

Mesmo desenvolvendo-se em condições climáticas ótimas para o desenvolvimento da floresta, as campinas e campinaranas possuem uma cobertura vegetal restrita, resposta aos diversos fatores estressantes aos quais estão submetidas (Pires & Prance, 1985). Dentre estes fatores, a seca fisiológica em decorrência do stress hídrico e as características dos solos onde se desenvolvem (Anderson, 1981; Pires & Prance, 1985; Medina *et al.*, 1990; Richards, 1996), agem de maneira isolada ou atuam em conjunto na estruturação e fisionomia destas comunidades vegetais (Brüning, 1973 *apud* Richards, 1996). O stress fisiológico no qual estas formações vegetais se encontram pode ser evidenciado por algumas características de sua fisionomia, como a ocorrência de árvores anãs de porte raquítico, xeromorfismo pronunciado e a presença de folhas escleromórficas, (normalmente) pequenas, grossas, brilhantes e coriáceas, que se dispõem ereta ou obliquamente, na tentativa de reduzir as perdas por transpiração (Brüning, 1973 *apud* Richards, 1996; Anderson, 1981; Jordan, 1985a Proctor, 1999). Todavia, campinas e campinaranas se desenvolvem em climas sempre úmidos, com elevados índices de precipitação (Proctor, 1999) e ausência de uma fase seca severa (Brüning, 1973 *apud* Richards, 1996), além de serem uma formação vegetal perene e cuja fase de senescência das folhas não ocorre no período mais seco, diferindo de formações vegetais que sofrem secas sazonais (Medina *et al.*, 1990).

Dentre os outros possíveis fatores estressantes que influenciam estas formações vegetais está a pequena profundidade do lençol freático (Pires & Prance, 1985). Os autores consideram que se o lençol se localiza muito próximo à superfície, seu afloramento pode ocorrer na estação chuvosa (em decorrência dos índices de precipitação mais elevados), tornando o solo encharcado e criando um ambiente anaeróbico, o que impede que as raízes se desenvolvam e consigam respirar. Já se o lençol freático é muito profundo, a água escoar rapidamente pelo perfil arenoso em direção a este, e as raízes não conseguem captar água por capilaridade, levando a uma seca periódica.

No entanto, o escleromorfismo das folhas de campina é, geralmente, atribuído à deficiência de nutrientes inorgânicos disponibilizados para as plantas (Santos & Ribeiro, 1975; Luizão, 1995). Ferri (1960), ao estudar alguns aspectos fisiológicos (comportamento estomático, déficit de água e taxas de transpiração) de 27 espécies de campina, observou que a redução de água não foi um fator limitante, atribuindo a deficiência de nutrientes ao caráter xeromórfico da formação vegetal. O mesmo foi ressaltado por Medina *et al.* (1990), ao observar que as folhas de dossel de campina e campinarana em São Carlos do rio Negro (Venezuela) apresentaram os mesmo padrões em relação à anatomia e às concentrações foliares em relação à formação vegetal do Mediterrâneo, que apresentam xeromorfismo em decorrência da escassez de nutrientes, concluindo que a esclerofilia é uma consequência da seleção e evolução da formação vegetal em solos com pobreza de nutrientes. Segundo Lisboa (1975), o escleromorfismo é um efeito adaptativo para solos deficientes em nutrientes, possibilitando que as plantas desenvolvam um mecanismo de defesa contra ataques de predadores, auxiliando-as a suportar a grande pressão ecológica a que estão submetidas. Richards (1996) afirma que o xeromorfismo de campinas e campinaranas se compara a outros ambientes oligotróficos que não apresentam stress hídrico, como pântanos e algumas florestas Montana, afirmando que a relação entre a deficiência de nitrogênio e o xeromorfismo das plantas de campina é incerta.

Campinas e campinaranas se desenvolvem sobre solos essencialmente arenosos, denominados espodossolos cárbicos hidromórficos (EMBRAPA, 1999; IBGE, 2006), muito semelhantes superficialmente aos espodossolos de zonas temperadas

(Proctor, 1999). São caracterizados por apresentar uma camada orgânica ácida, acumulação de quartzo no lugar de sedimentos argilosos (Horbe *et al.*, 2004), pH em torno de 4 (Luizão, 1995), pobreza de nutrientes e drenagem rápida. Sua gênese se deve à superposição de sedimentos pleistocênicos sobre sedimentos mais antigos (de origem terciária), como a caulinita (material composto de sílica, alumínio, hidrogênio e oxigênio), pertencentes à formação Alter do Chão, do grupo Barreiras (Guillamet, 1987). Anderson (1981) e Carneiro (2005, comunicação pessoal) atribuem como causas dos espodossolos o intemperismo de material parental empobrecido em nutrientes, ocorrendo afloramento do perfil rico em caulinita; deposição de areias quartzosas dos Escudos da Guiana e Brasileiro, trazidas pelos rios; e processo de pedogênese natural destes solos (podzolização), também descrita por Chauvel *et al.* (1996), em um estudo em áreas de água preta na região de Manaus, afirmando que este tipo de solo é formado por meio da substituição progressiva da argila pela areia. A água filtrada destes solos seria a fonte dos rios de água preta da Amazônia, com deficiência de nutrientes minerais e biologicamente empobrecidos, quando comparados a outros tipos de rio (Klinge, 1967).

4.2 NITROGÊNIO

A atmosfera é composta por cerca de 78% de nitrogênio, componente fundamental das principais moléculas orgânicas dos seres vivos, como proteínas, nucleotídeos (ATP, ADP, NAD e NADP), clorofila, ácidos nucléicos (DNA e RNA), muitas das vitaminas (como o grupo das vitaminas B), hormônios, entre outras moléculas. Entretanto, apesar da sua abundância na atmosfera, o nitrogênio molecular (N₂) não se encontra disponível para a maioria dos organismos, devido à força de uma tripla ligação que mantém os dois átomos de nitrogênio unidos. O ciclo do nitrogênio consiste justamente no conjunto de processos nos quais o nitrogênio atmosférico é convertido a compostos fundamentais para a sustentação da vida e sua posteriormente devolução à atmosfera, após processos químicos e biológicos. A sua disponibilização e

conseqüente entrada no ambiente é feita essencialmente na atmosfera, onde as altas temperaturas que ocorrem nas descargas elétricas produzem NO, que é oxidado a NO₂ e então rapidamente a HNO₃, sendo introduzido nos ecossistemas pela água oriunda das chuvas (Galloway *et al.*, 2004).

Outra forma de disponibilização do nitrogênio para as plantas é por meio de microorganismos que possuem a enzima nitrogenase e são capazes de converter o dinitrogênio (N₂) a nitrogênio reativo (N_R), que inclui formas inorgânicas reduzidas e oxidadas e os compostos orgânicos. Esta conversão é denominada fixação biológica do nitrogênio (FBN), mediada por: (a) relações simbióticas de bactérias e fungos com plantas vasculares, (b) simbiose entre cianobactérias e fungos (líquens) ou plantas, (c) bactérias (autotróficas ou heterotróficas) de vida livre, que são naturalmente associadas a solos ou detritos (Michelsen *et al.*, 1998; Hodge *et al.*, 2000. Segundo Wood (2001), a fixação de N em nódulos radiculares, resultante da interação simbiótica entre leguminosas e rizóbios, supre cerca de 70% das necessidades requeridas pela planta hospedeira.

Os vegetais também assimilam nitrogênio inorgânico, na forma de amônio (NH₄⁺) e nitrato (NO₃⁻), sem o auxílio de microorganismos. Estas moléculas são disponibilizadas para as plantas através da conversão do N (presente em moléculas orgânicas) em N inorgânico, via amonificação e nitrificação, onde o N presente em proteínas, nos solos, é hidrolisado e convertido em amônia (NH₃), que é oxidada a nitrito (NO₂⁻), pelas bactérias do gênero *Nitrosomonas*, e posteriormente a nitrato (NO₃⁻), pelas bactérias do gênero *Nitrobacter*. Completando o ciclo, ocorrem as saídas de nitrogênio, via processos de lixiviação e desnitrificação, onde o nitrogênio que não foi utilizado nas reações bioquímicas de microorganismos e plantas é devolvido à atmosfera por bactérias especializadas que convertem o nitrato e nitrito a N₂. Esta perda ocorre mesmo quando o N limita intensamente os processos biológicos dentro de um ecossistema (Vitousek *et al.*, 2002).

As formações vegetais sobre areia branca são consideradas sistemas pobres em nitrogênio (Vitousek & Sanford, 1986); entretanto, Jordan (1989) afirma que não à falta de estoque no solo que é significativa, mas sim sua baixa disponibilidade, em razão de uma ciclagem muito lenta. Nestes ecossistemas, a decomposição da serapilheira é um

processo-chave na ciclagem do N, sendo sua transformação determinada por suas propriedades físico-químicas e pela dominância ectotrófica (Singer & Araújo, 1979; Jordan, 1985a). Medina & Cuevas (2000) observaram que a campina de San Carlos de Río Negro (Venezuela) apresenta menores taxas de deposição de serapilheira e de fluxo de N que a campinarana, sendo necessária uma circulação rápida e altamente eficiente do pouco nutriente disponível originado de sua decomposição. Os mesmos autores encontraram um fluxo maior de N na campinarana (“tall caatinga”), observando, contudo, que a eficiência da ciclagem nesta formação vegetal é menor do que na campina. A maior deposição é acompanhada por uma decomposição mais lenta (Jordan, 1985b; Medina *et al.*, 1990), em virtude da baixa qualidade do material foliar que se deposita e da grande presença de compostos secundários que, ao se complexar com proteínas presentes na matéria orgânica, também alteram a qualidade da serapilheira a ser decomposta (Hättenschwiler & Vitousek, 2000). As condições elevadas de temperatura e umidade predominantes nas campinas aceleram o desdobramento de compostos nitrogenados mais complexos. Nestes solos ácidos, o amônio é particularmente importante para a nutrição dos vegetais e o processo de nitrificação fica bastante inibido, uma vez que a oxidação deste composto, originando nitritos e nitratos, se realiza de maneira muito lenta (Santos & Ribeiro, 1975).

4.3 ISÓTOPOS DE NITROGÊNIO E SEU USO EM ESTUDOS DE ECOLOGIA

O nitrogênio apresenta duas formas isotópicas na natureza: aproximadamente 99,6 % dos átomos de N se encontram na forma ^{14}N e cerca de 0,4 % na forma ^{15}N . A razão entre estes dois isótopos representa a composição isotópica ($\delta^{15}\text{N}$), um valor que não é constante, variando de acordo com o material analisado. As fontes naturais de ^{15}N variam de -10 a $+10$ ‰ (Högberg, 1997). Muitos autores (Robinson, 2001; Evans, 2001; Dawson, 2002; Clarkson *et al.*, 2005) atribuíram a essas variações nas assinaturas isotópicas dos vegetais os seguintes fatores:

- a) Processos fisiológicos que ocorrem na planta;

- b) Associações com microorganismos;
- c) Diferentes fontes de N;
- d) Variação na disponibilidade e demanda de N pelas plantas.

As diferenças no $\delta^{15}\text{N}$ entre a fonte de N e a planta são normalmente conseqüências de reações mediadas por enzimas que discriminam contra o isótopo de N mais pesado (^{15}N), resultando quase sempre no enriquecimento do substrato e empobrecimento do produto (Dawson *et al.*, 2002). As análises das abundâncias naturais de isótopos estáveis estão cada vez mais se tornando uma ferramenta de grande utilidade nas mais diversas áreas de estudos ecológicos (Hobson & Wassenaar, 1999; Leuschner & Rode, 2000; Welker *et al.*, 2004; Clarkson *et al.*, 2005; Cunjak *et al.*, 2005; Thompson *et al.*, 2005), principalmente estudos a respeito da ciclagem de nutrientes, uma vez que as formas isotópicas mais utilizadas nas análises (carbono, oxigênio, hidrogênio e nitrogênio) são os constituintes fundamentais da matéria orgânica (Austin & Vitousek, 1998; Robinson, 2001; Aidar *et al.*, 2003; Andresen & Michelsen, 2005).

As abundâncias naturais de isótopos estáveis de N ($\delta^{15}\text{N}$) de compartimentos-chave dos ecossistemas (como folhas e solo), juntamente com a análise de concentrações foliares de N e P, podem fornecer medidas integradas sobre a dinâmica de nitrogênio ao longo do tempo, sendo possível se fazer um balanço das entradas e saídas no ambiente (Höberg, 1997; Nardoto, 2005). Martinelli *et al.* (1999), ao comparar a composição isotópica de solos e folhas de diferentes formações vegetais de áreas tropicais e temperadas, encontraram valores de $\delta^{15}\text{N}$ em média 8 ‰ mais enriquecidos para o solo e 6,5 ‰ para as folhas das florestas tropicais. Em relação às folhas, foram observados valores de $\delta^{15}\text{N}$ de $+3.7 \pm 3,5$ ‰, para as florestas tropicais, contra $+2,8 \pm 2,0$ ‰, para as florestas temperadas. Estes valores indicam uma maior disponibilidade de nitrogênio nestes ambientes, o que possibilita maiores entradas e saídas de N nestes sistemas, ocasionando um maior enriquecimento em ^{15}N nas florestas tropicais.

Normalmente, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ são elevados e muito constantes em florestas tropicais (Martinelli *et al.*, 1999), não sendo apenas típicos para a Floresta Amazônica,

tendo sido encontradas assinaturas entre +4 e +5 ‰ em gimnospermas na Mata Atlântica (Franco *et al.*, 2005). Contudo, em áreas tropicais onde a disponibilidade de N é baixa, como cerrados, campinas e formações vegetais de areia branca, os valores observados por Martinelli *et al.* (1999), Bustamante *et al.* (2004) e Nardoto (2005) ou foram muito baixos ou muito variáveis, sendo comparáveis aos de outros ambientes com deficiência de nutrientes, como mangues, pântanos (Clarkson *et al.*, 2005; Asada *et al.*, 2005) e formações vegetais de maiores latitudes no hemisfério norte, como as tundras (Nadelhoffer *et al.*, 1996; Michelsen *et al.*, 1998; Hobbie & Colpaert, 2003). No cerrado, onde os incêndios freqüentes limitam a disponibilidade de N, Bustamante *et al.* (2004) encontraram assinaturas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ foliares entre -5 e +7,9 ‰, sendo estes valores similares aos encontrados em áreas temperadas, onde as concentrações de N são menores do que na florestas tropicais. Além dos baixos valores encontrados, a grande variação encontrada para os $\delta^{15}\text{N}$ das plantas de cerrado foi atribuída a alguns fatores como sazonalidade, forma de vida e habilidade de fixar o N_2 . Nardoto (2005), ao comparar a floresta densa e o cerrado, obteve valores de ^{15}N variando entre -5,5 e +12,3 ‰, sendo os valores mais baixos encontrados no cerrado e os maiores encontrados na floresta densa. Na floresta densa, foram observadas as menores abundâncias em ^{15}N nas formações vegetais de baixo e campinarana, que estatisticamente não apresentaram evidências de variação nas composições isotópicas entre si, diferindo, contudo, significativamente dos valores bem mais enriquecidos observados nas florestas densas de platô. A autora atribuiu como possíveis causas deste empobrecimento no $\delta^{15}\text{N}$ nas campinaranas as maiores perdas de N nestes solos, bem como a utilização de amônio (e não nitrato, como na floresta densa) e associações entre raízes e fungos micorrízicos, que contribuiriam para o N assimilado empobrecido em ^{15}N (He *et al.*, 2003; Hobbie *et al.*, 2000).

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

5.1.1 Localização e descrição da área

O presente estudo foi realizado na Reserva Biológica de Campina, pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA. A Reserva (Figura 1) apresenta uma área total de 900 ha, estando localizada no km 44 da BR 174, nos arredores do município de Manaus – AM ($02^{\circ} 35' S$ e $60^{\circ} 02' W$).

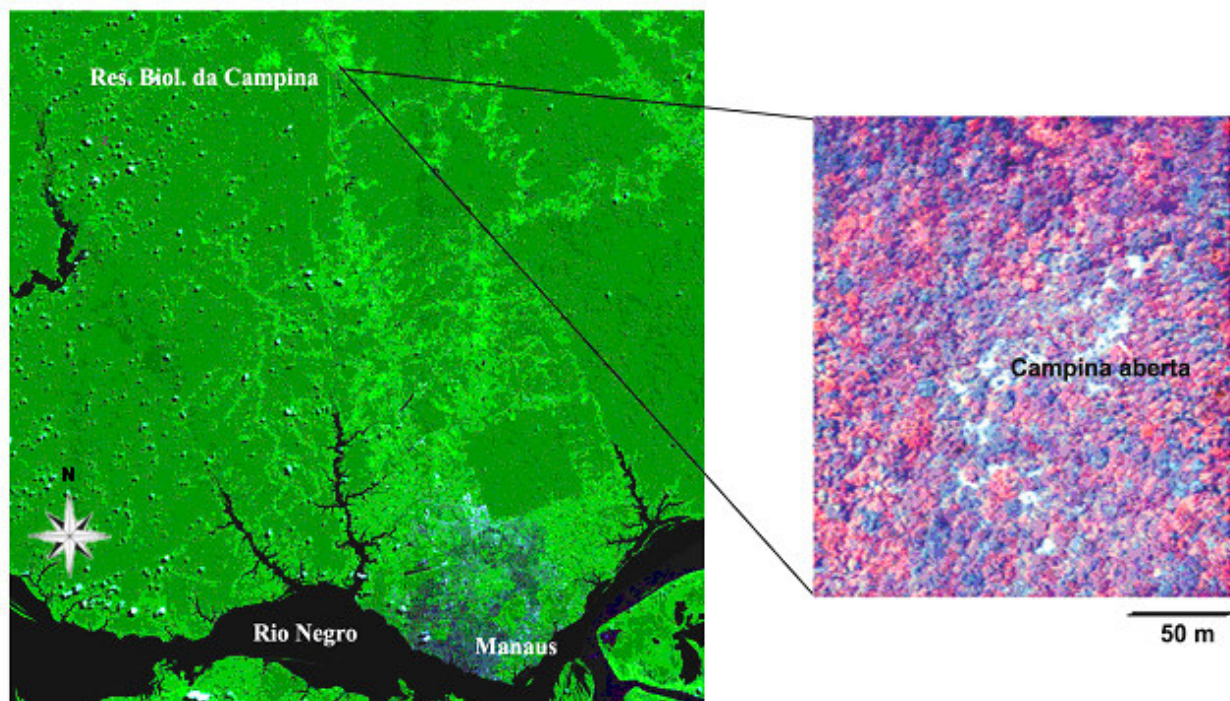


Figura 1 – Imagem aérea da cidade de Manaus e seus arredores, indicando a localização da Reserva da Campina - INPA (A) e foto aérea em infravermelho, mostrando a mancha de campina aberta no interior da mesma (B). Fonte: SIGLAB – INPA (A) e B.W. Nelson (B).

5.1.2 Clima

O clima desta região é do tipo Ami, (tropical chuvoso), segundo a classificação de Köppen. A temperatura média varia entre 26 e 27 °C durante o ano; a taxa de precipitação média é de 2800 mm (Ferreira, 1997), distribuídos em duas épocas do ano distintas (Falesi, 1971): a chuvosa, ocorrendo entre os meses de novembro e maio; e a seca, entre os meses de junho e outubro (Figura 2). A umidade relativa média do ar varia entre 85,4 e 94 % (Ferreira, 1997).

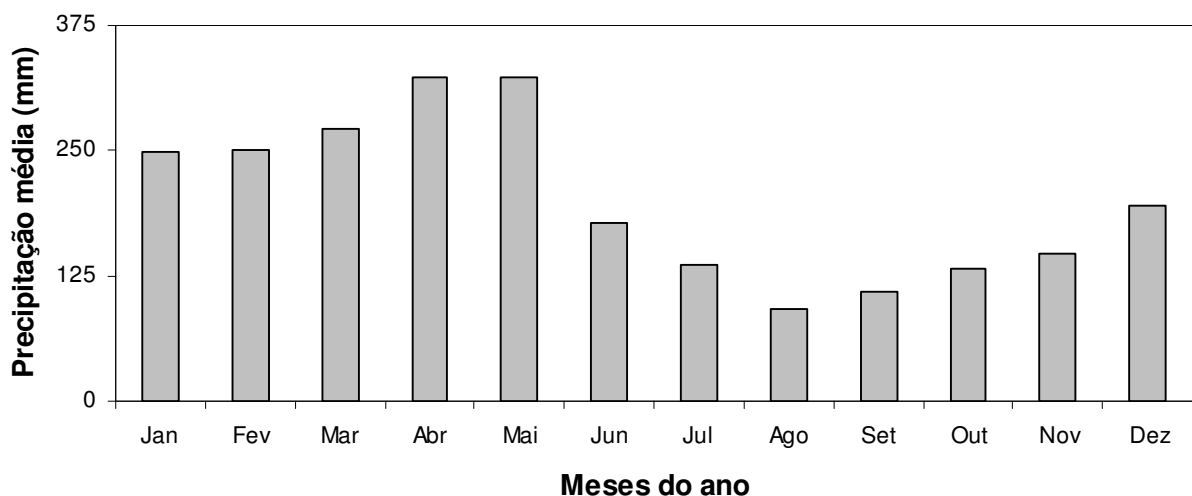


Figura 2 – Pluviometria média mensal (1986 – 2004) da Estação da CEPLAC (Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira), localizada no km 50 da BR 174 (02° 33' S e 60° 01' W), Manaus, Amazonas.

5.1.3 Solos

Os solos da área amostrada são classificados como espodosolos cárbicos hidromórficos (EMBRAPA, 1999), sendo caracterizados pelo acúmulo (principalmente) de C orgânico e Al no horizonte B espódico, profundidade variável, textura arenosa e

drenagem viável. O caráter hidromórfico se deve à sua saturação por água em um ou mais horizontes dentro de 100 cm da superfície do solo, durante algum tempo, como no caso dos solos da Reserva da Campina – INPA, onde durante o período de amostragem, época de maiores índices pluviométricos, a água aflorava a 30 cm da superfície. Os intensos processos de intemperismo, sobretudo lixiviação, associados a outras características, como elevada acidez, baixos intercâmbio catiônico e saturação de bases de bases, elevada mobilidade do alumínio (Tiessen *et al.*, 1994a, 1994b) e baixas concentrações de nutrientes, ocasionam a pobreza de nutrientes apresentadas por estes solos.

5.2 COLETA DE DADOS

Para facilitar a coleta de dados (material botânico e solos), foram estabelecidos, a partir de uma área central de campina aberta, dois transectos com orientação leste-oeste (“T1” e “T3”) e dois com orientação norte-sul (“T2” e “T4”), todos medindo 200 m de comprimento por 20 m de largura, formando uma cruz e abrangendo o gradiente de formação vegetal campina-campinarana (Figura 3).

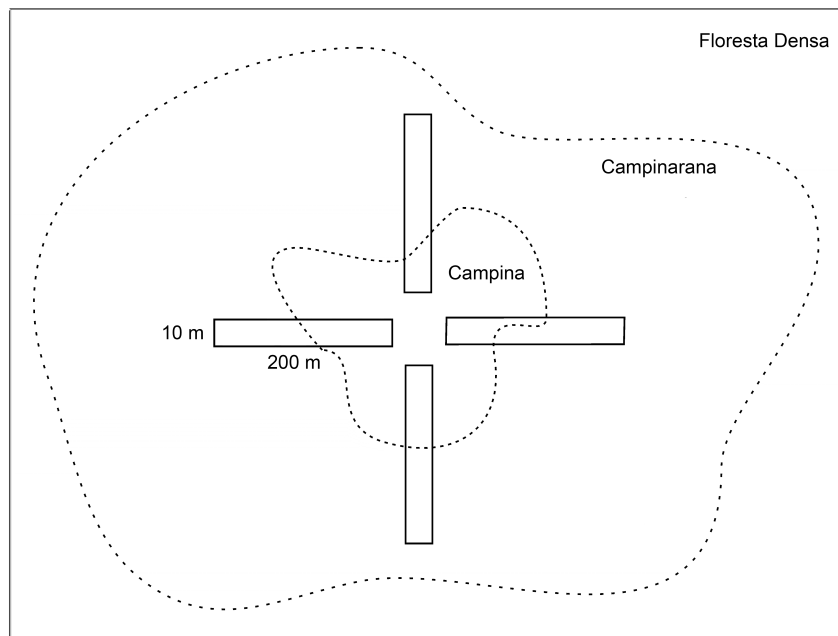


Figura 3 – Esquema da disposição dos transectos na área de estudo para as coletas de solo e material botânico.

Os transectos foram subdivididos a cada 50 m, totalizando 4 pontos por transecto (0, 50, 150 e 200 m). As amostragens de folhas de árvores, epífitas (quando presentes nas árvores amostradas) e solos ocorreram ao longo do mês de abril de 2006.

5.2.1 Material botânico

Para a amostragem, foram escolhidas as espécies mais freqüentes nos quatro transecto e que necessariamente co-ocorressem nos dois tipos de formação vegetal (campina e campinarana), seguindo informações de Ferreira (1997) e observações em campo (Tabela 1).

Tabela 1 - Lista das espécies analisadas e suas respectivas famílias.

Espécie	Família
<i>Aldina heterophylla</i> Spruce ex Benth.	Caesalpiniaceae
<i>Clusia nemorosa</i> G. Mey	Clusiaceae
<i>Matayba opaca</i> Radlk.	Sapindaceae
<i>Miconia argirophylla</i> DC.	Melastomataceae
<i>Ouratea spruceana</i> (Mart.) Engl.	Ochnaceae
<i>Pagamea duckei</i> Standley	Rubiaceae
<i>Pradosia schomgburkiana</i> (A. DC.) Cronq. subsp <i>schomgburkiana</i>	Sapotaceae
<i>Protium heptaphyllum</i>	Burseraceae

Em cada transecto, foram amostrados 10 indivíduos de cada espécie, ao longo de todo o transecto e em diferentes intervalos de distância (0-50, 50-100, 150-200 m), totalizando 80 indivíduos por transecto e 320, na amostragem total.

Cada indivíduo teve sua altura estimada e seu diâmetro a altura do peito (DAP) medido, apresentando porte bem reduzido (quando comparado com árvores de floresta densa e mesmo de outras campinaranas), com uma altura média de 5,13 m ($\pm 3,04$) e média de diâmetro de 14,78 cm ($\pm 11,95$). Com o auxílio do podão, foi retirado um ramo de cada árvore, sempre do meio e da face leste da copa, evitando-se, assim, diferenças nos resultados a serem obtidos nas análises químicas em função de variação na incidência luminosa. Quando a árvore apresentava um porte mais elevado, um auxiliar de campo subia na copa, com a ajuda de uma peconha, para retirar o ramo. De cada ramo, foram coletadas 10 folhas verdes completamente expandidas e sadias (não apresentando cor amarelada, fungos ou outros parasitas) foram selecionadas, formando uma amostra composta de cerca de 100 a 200 g de folhas por indivíduo.

A ocorrência de epífitas é uma característica marcante das formações vegetais de campina e campinarana estudadas. Sendo assim, foram analisadas as composições nutricional e isotópica (concentração total de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$) de epífitas

vasculares e das árvores nas quais se encontravam (Tabela 2), visando obter informações sobre o funcionamento e as estratégias utilizadas por estas plantas para obtenção de N, além de comparar as suas assinaturas isotópicas com as de suas hospedeiras. Foram retiradas cerca de quatro a cinco folhas das epífitas a serem analisadas, para gerar a mesma quantidade de material das folhas (100-200 g / amostra).

Tabela 2 – Lista das espécies de epífitas analisadas e suas respectivas famílias.

Espécie	Família
<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Schott	Araceae
<i>Anthurium bonplandii</i> G.S. Bunting	Araceae
<i>Aechmea mertensii</i> (G.F.Meyer) Schult. F.	Bromeliaceae
<i>Guzmania brasiliensis</i> Ule	Bromeliaceae
<i>Streptocalyx poeppigii</i> Beer	Bromeliaceae
<i>Encyclia fragans</i> (Sw.) Lemee	Orchidaceae
<i>Maxillaria superflua</i> Rchb. F.	Orchidaceae
<i>Maxillaria xylobiiflora</i> Schltr.	Orchidaceae
<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn.	Orchidaceae

5.2.2 Solos

Os solos foram coletados a cada 50 m dentro de cada parcela, totalizando 5 amostragens, sendo uma delas na campina e as demais, na campinarana. Em cada ponto de coleta foi aberta uma pequena trincheira, para a retirada de 100 g de solo dos seguintes perfis: 0 a 5, 5 a 10, 10 a 20, 20 a 30, 30 a 40 e 40 a 50 cm. O solo só começou a ser coletado após a retirada da camada de serapilheira, que chega a ter até cerca de 40 cm de espessura (Ferreira, 1997).

5.3 ANÁLISES DOS DADOS

Todo o material botânico coletado foi armazenado em sacos de papel, sendo seco em estufa a 65 °C, até que seu peso se tornasse constante, e posteriormente moído. As amostras de solo receberam o mesmo tratamento para, sendo posteriormente destorroadas, quando necessário (em função da textura do solo) e passadas em um peneira de 2 mm, para retirar restos de serapilheira e areia de maior granulidade.

O material foi então encaminhado para o laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura – USP (CENA), onde foram pesadas e acondicionadas em cápsulas de alumínio sub-amostras de 1,5 mg (para as folhas de árvores), 2 mg (para os líquens e folhas de epífitas) e 150 mg (para os solos).

As cápsulas de alumínio contendo as amostras foram alocadas no sistema de admissão do analisador elementar (Carla Erba modelo 1110, Milão, Itália), acoplado à espectrometria de massa. Com a combustão das amostras houve a formação de N₂, que foi purificado e separado em uma coluna cromatográfica, sendo então injetado diretamente no espectrômetro de massas (Finnigan – MAT, Califórnia, EUA), para determinar as razões isotópicas entre as abundâncias dos isótopos estáveis ¹⁵N e ¹⁴N ($\delta^{15}\text{N}$). Os valores de δ por serem ínfimos, normalmente são expressos com a notação “partes por mil” (‰) (Robinson, 2001; Dawson *et al.*, 2002), sendo obtidos por meio da seguinte equação (1):

$$\delta^{15}\text{N} = (R_{\text{amostra}} / R_{\text{padrão}}) - 1 * 1000, \text{‰} \quad (1)$$

Onde R é a razão molar entre ¹⁴N / ¹⁵N e o padrão é o N atmosférico, com assinatura isotópica igual a 0 ‰.

É conveniente lembrar que quando um material contém uma maior quantidade do isótopo pesado em relação a outro material, diz-se que este é mais “enriquecido”

(“mais pesado”), enquanto que, em caso contrário, diz-se que o material é “empobrecido” (“mais leve”).

O material de referência utilizado na análise do material botânico foi a atropina ($C_{17}H_{23}NO_3$) e o padrão LECO, para o solo. O erro analítico aceitável para C, N, ^{13}C e ^{15}N foi de 0,15 %, 0,01 %, 0,15 ‰ e 0,30 ‰, respectivamente.

5.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Foram realizados testes paramétricos, seguindo o pressuposto de que os dados apresentam distribuição normal, conforme o “teorema do limite central”, o qual assume que, quando uma amostragem aleatória de tamanho n (onde $n \geq 30$) é tomada de uma população, a média é aproximadamente normalmente distribuída, sendo que esta aproximação melhora conforme se aumenta o n (Higuchi *et al.*, 2006).

Para comparar as médias dos parâmetros analisados ao longo dos transectos, análises de variância (ANOVA) foram utilizadas e, caso confirmadas essas diferenças, testes *post hoc* de Tukey foram realizados para observar onde estas variações eram significativas. Além disso, foram utilizadas correlações lineares de Pearson, para observar como as variáveis estão relacionadas entre si. Este coeficiente varia de -1 a +1, sendo que valores positivos indicam relação direta entre as variáveis (quanto maior o valor de X, maior o valor de Y), valores negativos indicam relação inversa (quanto maior o valor de X, menor o de Y, e vice-versa) e quando $r=0$ não há relação entre as mesmas (Higuchi *et al.*, 2006). Quanto maior ou menor o coeficiente r , mais ou menos intenso é este relacionamento, sendo que $r=-1$ indica uma relação negativa perfeita e $r=1$ indica uma relação perfeita entre a variável dependente (X) e independente (Y).

Todas as diferenças a 5% de probabilidade foram tidas como significantes, sendo que as análises estatísticas foram feitas utilizando-se o pacote estatístico STATISTICA versão 6.1 para Windows (STATSOFT, Inc. 2004).

6 RESULTADOS

6.1 SOLOS

Os solos estudados, tanto em áreas de campina como de campinarana, apresentam maior acidez e menores concentrações de nutrientes disponíveis para a formação vegetal que neles se desenvolve (Tabela 3). Os solos de campinarana aparentam ser um pouco mais férteis que os de campina, mas ainda assim muito pobres quando comparados aos solos de floresta densa de terra-firme, sendo um importante fator limitante para o desenvolvimento destas formações vegetais.

A concentração média de N total encontrada foi de $0,1 \pm 0,03 \text{ g.kg}^{-1}$ (IC 95 %), sendo que houve uma redução gradativa da concentração da superfície para as camadas mais profundas dos perfis ($p < 0,001$) (Figura 4A). A mesma tendência foi observada para a razão C/N ($p = 0,001$), que apresentou valores entre 11 e 25 (Figura 4B). Já o $\delta^{15}\text{N}$, que apresentou valores médios de $6,6 \pm 0,5 \text{ ‰}$ (IC 95 %), apresentou um progressivo enriquecimento dos valores de acordo com o aumento da profundidade ao longo dos perfis ($p < 0,001$) (Figura 4C).

Tabela 3 – Caracterização físico-química dos solos superficiais sob os diferentes tipos de formação vegetal da Reserva Biológica da Campina.

Formação vegetal	Composição (%)			pH	C _{org} (g.kg ⁻¹)	N _{total}	C/N	P _{total} (µg.g ⁻¹)	Ca ²⁺ (cmol.kg ⁻¹)	SB (%)
	Areia	Silte	Argila							
Campina	98 ¹	2 ¹	0 ¹	3,6 ¹	42,2 ⁶	0,23 ⁶	17,7 ⁶	39 ³	0,02 ¹	19 ¹
Campinarana	98 ¹	2 ¹	0 ¹	3,4 ¹	62,3 ⁶	0,31 ⁶	19,7 ⁶	100 ⁴	0,05 ¹	9 ¹
Flor. Densa de terra-firme amazônica	89 ¹	4 ¹	7 ¹	4,4 ¹	70,0 ¹	3,8 ²	20,0 ²	250 ⁵	0,04 ¹	8 ¹

¹ Ferreira (1997), 0 – 25 cm de profundidade.

² Luizão (1994), 0 – 3 cm de profundidade.

³ Luizão (1994), 0 – 10 cm de profundidade.

⁴ Luizão (1994), 0 – 12 cm de profundidade.

⁵ Luizão (1994), 0 – 6 cm de profundidade.

⁶ Presente estudo, 0 – 5 cm de profundidade.

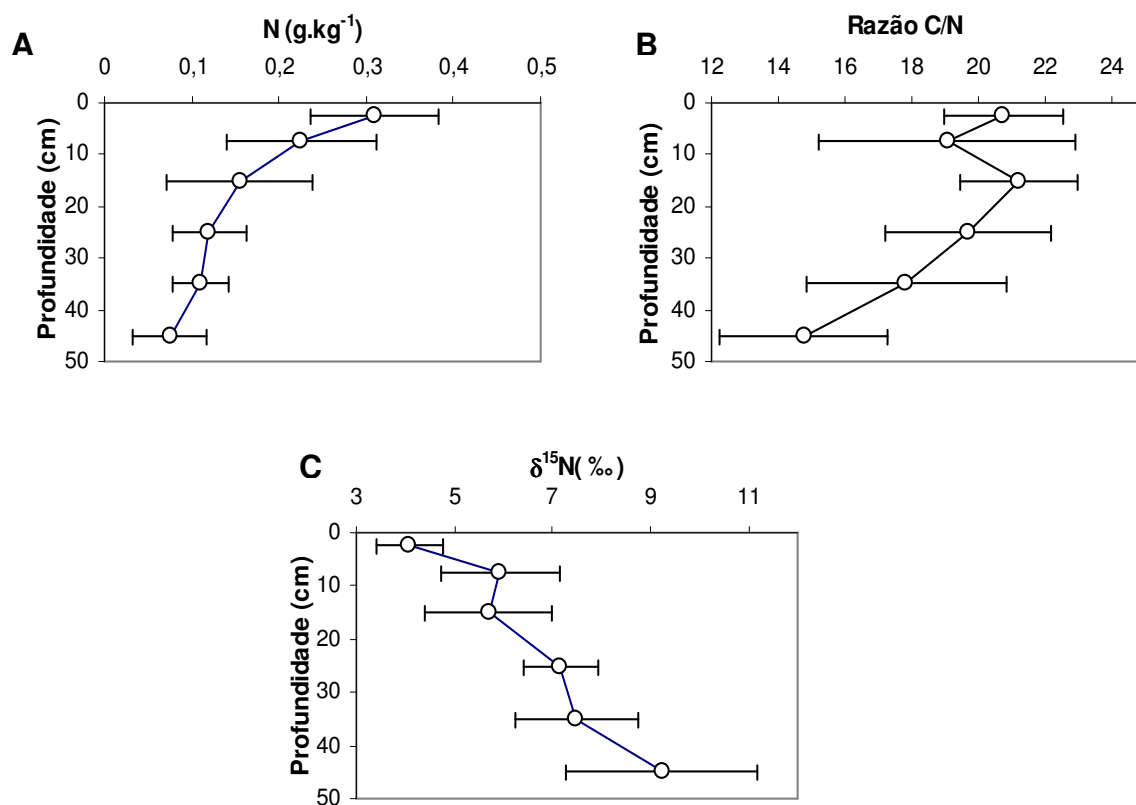


Figura 4 – Variação na concentração de N total (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ (C) (médias \pm desvio-padrão) ao longo dos perfis de solo da área estudada; n=60.

Por meio de correlações realizadas entre os parâmetros e as diferentes profundidades analisadas, foram observadas boas evidências de relação direta entre o $\delta^{15}\text{N}$ e a profundidade ($r=0,77$; $p<0,001$), ao mesmo tempo em que houve uma correlação negativa desta com o N total ($r=-0,73$; $p<0,001$) e com a razão C/N ($r=-0,54$; $p<0,001$), o que pode ser reflexo da redução no N disponível de acordo com o incremento da profundidade dos perfis de solo (Figuras 5A, 5B, 5C, respectivamente).

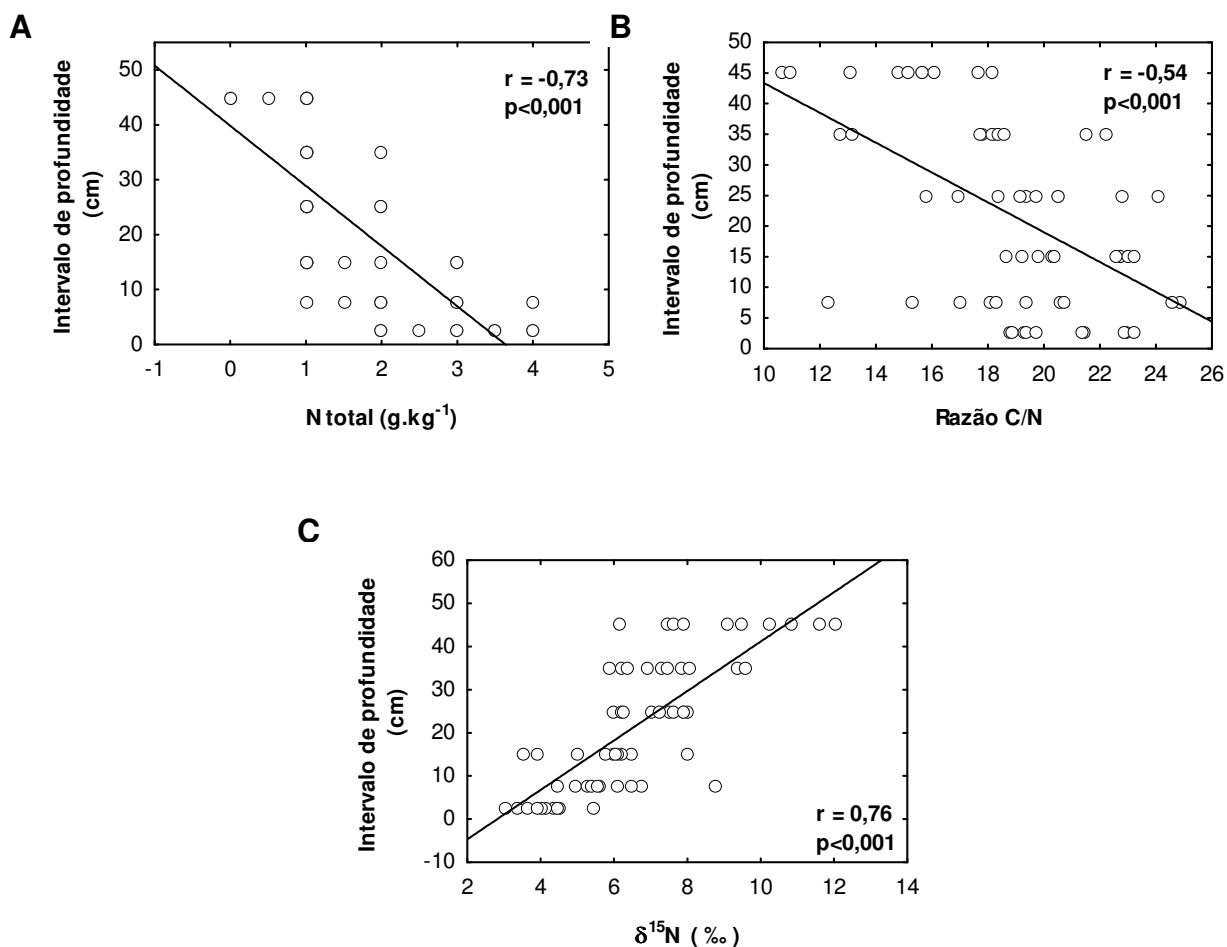


Figura 5 – Relação entre a profundidade e $\delta^{15}\text{N}$ (A), N total (B) e razão C/N (C); n=60.

Como 0-5 cm foi a camada que apresentou as maiores concentrações de N total, além de ser onde a maior parte dos processos de transformação do N ocorrem, apenas as amostras desta profundidade foram utilizadas na análise dos valores da concentração total de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ ao longo dos diferentes pontos amostrados nos transectos. Foram encontradas concentrações médias de N total de 0,1 e 0,6 g.kg⁻¹, não havendo, entretanto, variação ($p=0,409$) da concentração de N entre os diferentes pontos amostrados (Figura 6A). Esta similaridade entre pontos também foi significativa para a razão C/N ($p=0,306$), que teve valores médios de 20,1 ($\pm 2,5$), e para o $\delta^{15}\text{N}$ ($p=0,203$), que apresentou valores entre 0,8 e 5,4 ‰ (Figuras 6B e 6C, respectivamente).

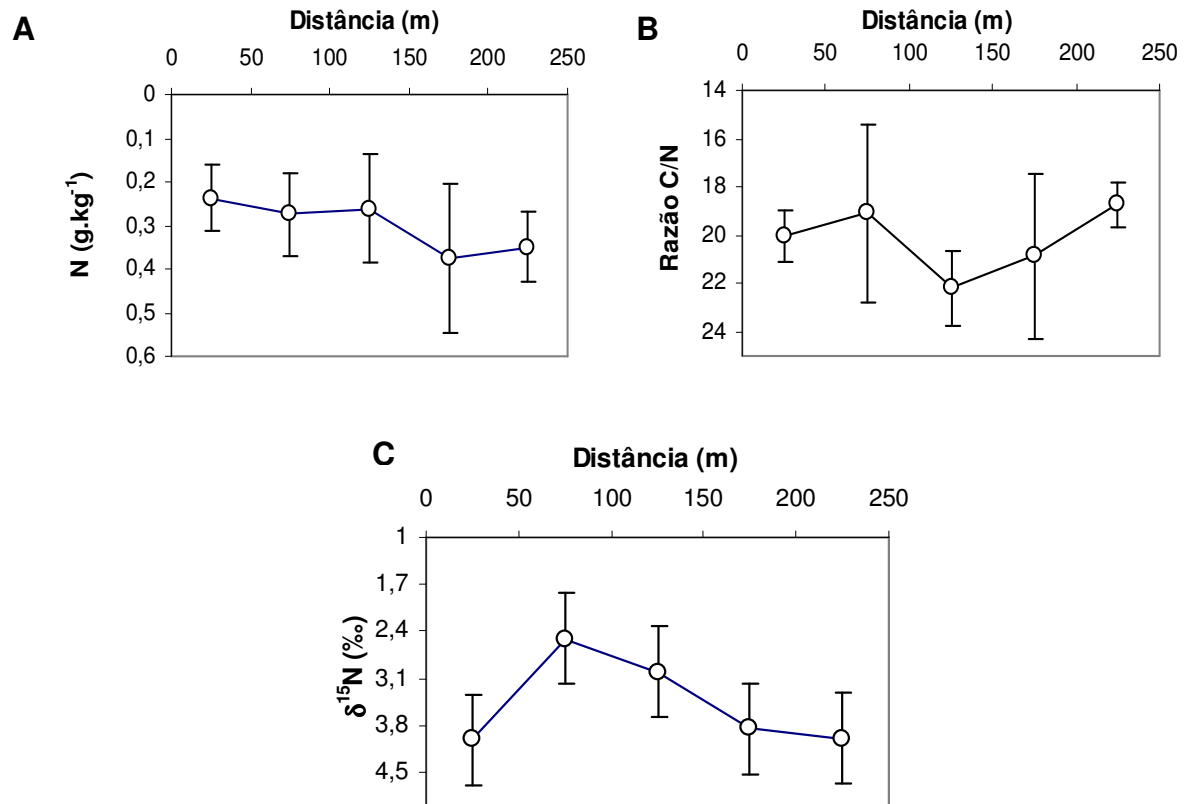


Figura 6 – Variação na concentração de N total (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ (C) (médias \pm DP) nas diferentes distâncias ao longo dos transectos da área estudada; n=20.

Não foram encontradas evidências claras de relacionamento entre as variáveis analisadas e os diferentes pontos amostrados ao longo dos transectos. A variação na distância aparentou possuir uma fraca correlação positiva com as concentrações totais de N do solo ($r=0,40$; $p=0,074$) e com os valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($r=0,16$; $p=0,478$), enquanto que o inverso foi observado ao relacioná-las com a razão C/N ($r=-0,04$; $p=0,855$).

6.2 VEGETAÇÃO ARBÓREA

As concentrações de N foliar ficaram entre 7,7 a 27,3 g.kg⁻¹, razão C/N foliar entre 17,5 e 66,1; e $\delta^{15}\text{N}$ foliar variando entre -9,6 a +1,6 ‰. Além disso, foi detectada uma diferenciação significativa ($p < 0,001$) entre a única leguminosa estudada (*Aldina heterophylla*) e o grupo de não-leguminosas (*Clusia nemorosa*, *Matayba opaca*, *Miconia argyrophylla*, *Ouratea spruceana*, *Pagamea duckei*, *Pradosia schomburkiana*, *Protium heptaphyllum*). A leguminosa, por apresentar uma estilo de vida diferenciado das demais em relação à utilização de nitrogênio, apresentou as maiores concentrações de N foliar, os menores valores para a razão C/N e os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar mais enriquecidos nos 4 transectos estudados (Tabela 4).

Tabela 4 – Valores médios (\pm DP) e variações encontradas para a concentração de N, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ nas folhas das espécies estudadas; n=320.

Espécie	N (g.kg^{-1})		Razão C/N		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
	Média (DP)	Variação	Média (DP)	Variação	Média (DP)	Variação
<i>A. heterophylla</i>	21,6 (2,6)	27,3 a 16,4	23,0 (2,9)	17,5 a 29,9	-1,5 (0,8)	-3,2 a 0,1
<i>C. nemorosa</i>	10,8 (1,2)	15,0 a 9,2	47,2 (4,3)	32,5 a 54,6	-6,4 (1,7)	-9,3 a -3,0
<i>M. opaca</i>	15,6 (1,8)	21,1 a 10	33,5 (3,5)	27,9 a 48,5	-6,1 (1,7)	-9,6 a -1,5
<i>M. argyrophylla</i>	10,7 (1,0)	13,0 a 8,0	46,1 (4,4)	38,4 a 61,5	-3,7 (1,5)	-6,0 a -0,2
<i>O. spruceana</i>	9,8 (1,5)	16,1 a 7,7	51,7 (6,7)	33,2 a 66,1	-4,2 (2,9)	-8,7 a 1,6
<i>P. duckei</i>	12,4 (1,1)	14,5 a 9,8	39,7 (4,3)	33,2 a 50,4	-4,0 (1,1)	-5,8 a -1,3
<i>P. schomburkiana</i>	10,5 (0,8)	12,2 a 8,6	47,5 (4,4)	41,1 a 59,8	-6,6 (1,4)	-9,0 a -3,4
<i>P. heptaphyllum</i>	15,0 (1,7)	18,6 a 10,1	32,6 (4,6)	25,9 a 52,7	-5,4 (1,4)	-8,2 a -2,5

Os quatro transectos não apresentaram variação significativa entre si quanto à concentração de N ($p=0,070$) e à razão C/N ($p=0,160$), sendo detectada variação significativa entre os transectos apenas em relação ao $\delta^{15}\text{N}$ ($p<0,001$). Por meio de teste *post hoc* (Tukey), foi possível observar que apenas um dos transectos (“T1”) diferiu significativamente dos demais (Tabela 5), possivelmente por apresentar os valores mais altos de concentração de N e de $\delta^{15}\text{N}$ foliar, hipótese esta reforçada pela relação direta encontrada entre o nitrogênio foliar e o $\delta^{15}\text{N}$ foliar ($r=0,43$; $p<0,001$) (Figura 7).

Tabela 5 – Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas plantas amostradas nos 4 transectos, sendo $p < 0,05$ índice de diferenças significativas entre os valores observados em cada transecto.

Transecto	T1	T2	T3	T4
T1	-	-	-	-
T2	0,007906	-	-	-
T3	0,028107	0,977113	-	-
T4	0,000526	0,880998	0,659925	-

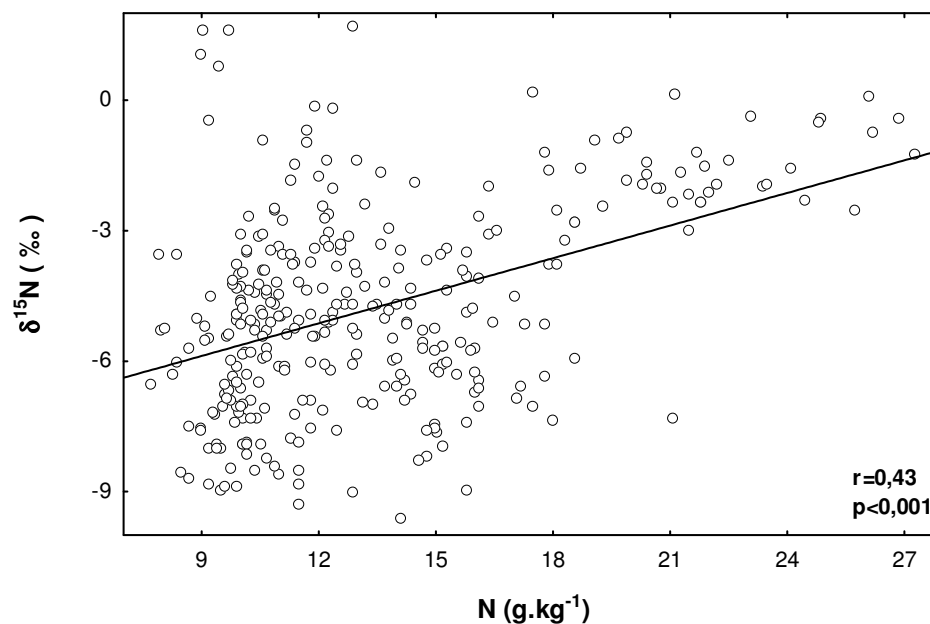


Figura 7 - Relação entre a concentração de N e $\delta^{15}\text{N}$ foliar; $n=320$.

A formação vegetal apresentou valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ em torno de $-4,7 (\pm 2,3)$ ‰, sendo possível observar a distribuição das 8 espécies estudadas em 3 grupos funcionais ($p < 0,050$): o primeiro, composto pela leguminosa *A. heterophylla*, apresenta as médias mais enriquecidas (em torno de $-1,5$ ‰); o segundo, apresentando valores intermediários (em torno de -4 ‰), é composto por *M. argyrophylla*, *O. spruceana*, *P. duckei*; o último grupo, que apresentou os valores mais empobrecidos de ^{15}N

(aproximadamente -6 ‰), é formado por *C. nemorosa*, *M. opaca* e *P. schomburkiana* e *P. heptaphyllum* (Figura 8).

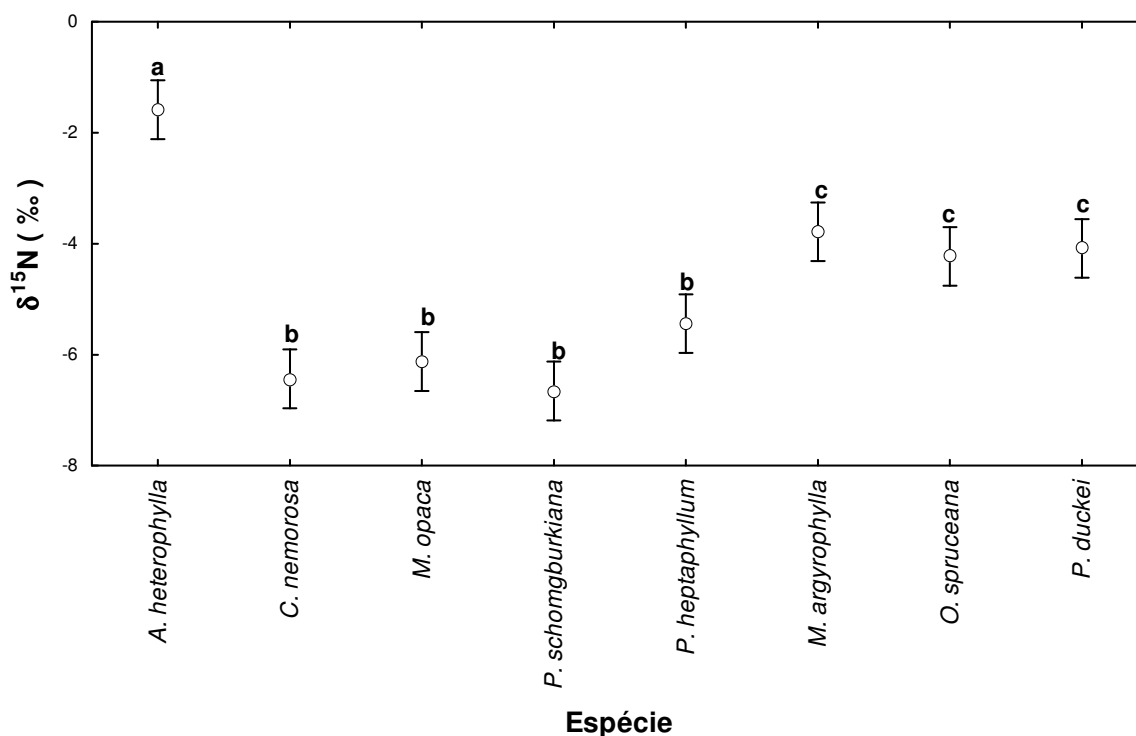


Figura 8 – Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (médias \pm DP) das oito espécies estudadas. Letras sobrescritas indicam diferenças significativas nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre as espécies (Teste de Tukey; $p < 0,05$); $n = 40$ indivíduos por espécie.

Diferentemente da fisionomia da formação vegetal, que sofreu uma gradual variação ao longo dos transectos (inicialmente apresentava uma formação vegetal mais aberta e solos mais expostos, terminando por apresentar uma formação vegetal mais densa e de maior porte), apenas os valores de $\delta^{15}\text{N}$ apresentaram variação significativa entre os diferentes pontos amostrados ($p < 0,001$), sendo possível a separação em dois grupos distintos: um grupo de menores valores de $\delta^{15}\text{N}$, representado pelos 100 m iniciais, e o segundo grupo, com valores mais enriquecidos, sendo composto pelos dois pontos dos 100 m finais, como confirmado pelo teste *post hoc* de comparação de médias de Tukey (Figura 9, Tabela 6).

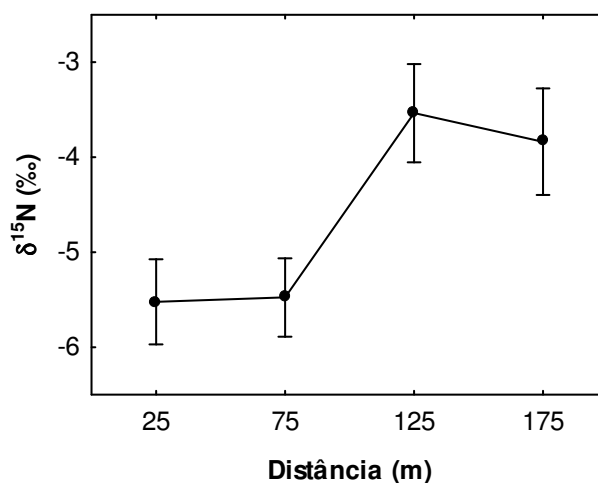


Figura 9 – Valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) encontrados para as diferentes distâncias ao longo dos transectos da área estudada; n=320.

Tabela 6 – Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores de concentrações de $\delta^{15}\text{N}$ foliar ao longo das diferentes distâncias nos transectos, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.

Distância (m)	25	75	125	175
25	-	-	-	-
75	0,998845	-	-	-
125	0,000008	0,000008	-	-
175	0,000029	0,000028	0,866026	-

Ao relacionar os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar obtidos para os indivíduos de todas as espécies amostradas com a variação da distância, foram encontradas correlações positivas e significativas entre estas duas variáveis ($r=0,32$; $p < 0,001$), observando-se que o aumento da distância percorrida no transecto (e a conseqüente alteração da fisionomia da formação vegetal) levou a um progressivo enriquecimento isotópico das

espécies analisadas (Figura 10). Esta relação foi observada em todas as espécies ($p < 0,050$). Este enriquecimento no $\delta^{15}\text{N}$ pode estar provavelmente ocorrendo em função da já citada relação direta existente entre a concentração de N foliar e a razão isotópica ($r = 0,43$; $p < 0,001$), não sendo encontradas evidências de correlação positiva entre a variação das distâncias e o N foliar ($r = 0,54$; $p = 0,329$), nem para a correlação negativa entre as mesmas e a razão C/N ($r = -0,51$; $p = 0,316$).

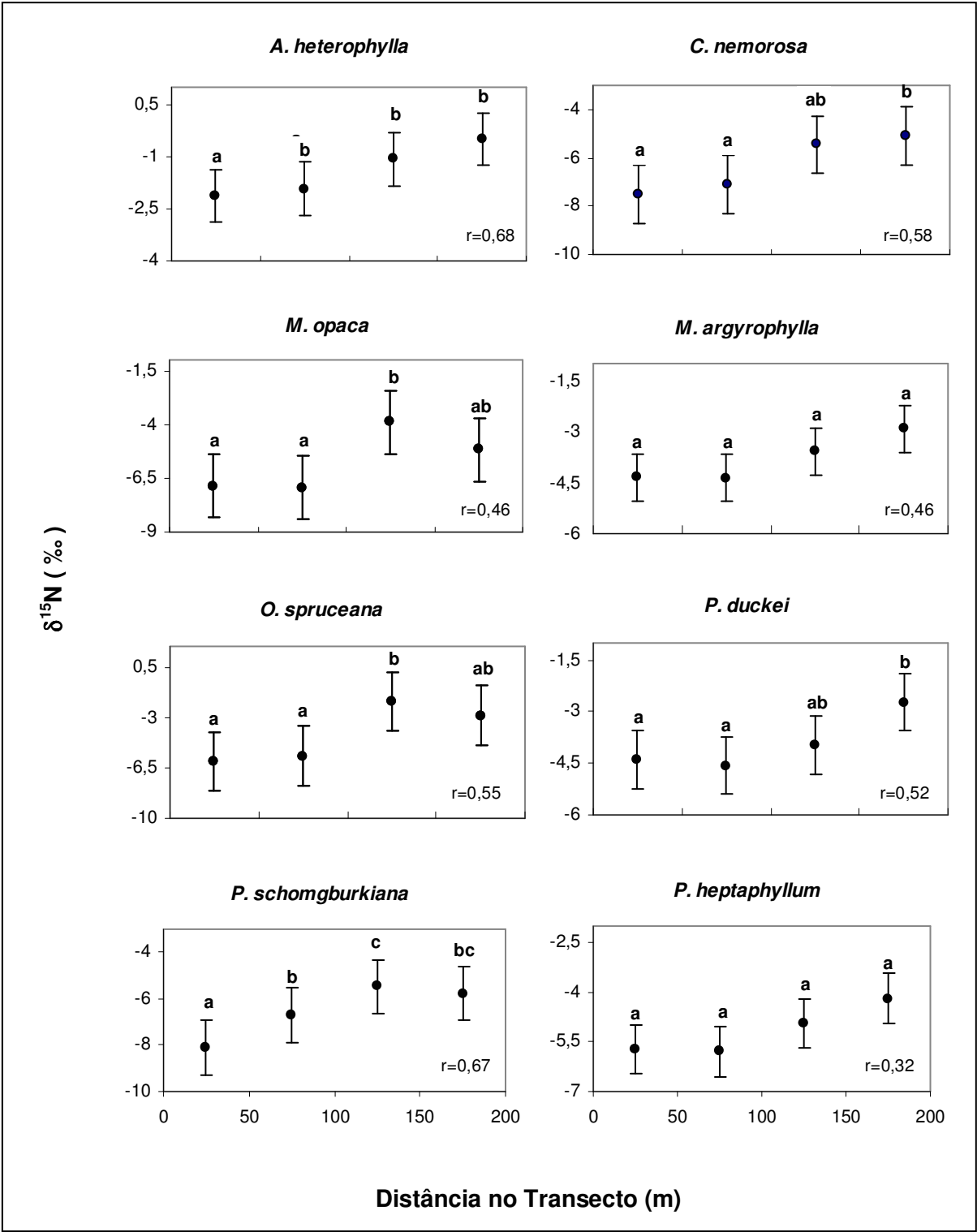


Figura 10 – Valores médios (\pm DP) de $\delta^{15}\text{N}$ obtidos para cada uma das espécies analisadas. Letras sobrescritas indicam diferenças significativas entre os transectos (teste de Tukey; $p < 0,05$); $n = 40$.

6.3 EPÍFITAS VASCULARES

Foram analisadas 65 epífitas vasculares, distribuídas nas famílias Araceae (n=12), Bromeliaceae (n=13) e Orchidaceae (n=40). As epífitas foram encontradas desenvolvendo-se sobre sete das espécies arbóreas estudadas, estando ausentes apenas nos indivíduos amostrados de *M. argyrophylla*. A espécie que apresentou maior abundância de epífitas (n=40), sendo também a única a possuir aráceas em sua copa, foi *A. heterophylla*, em função de seu grande porte, que cria condições favoráveis para o desenvolvimento de uma variedade de organismos epifíticos. Na Tabela 7 estão apresentados os valores observados para a concentração de N foliar, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ para cada uma das espécies arbóreas e as três famílias de epífitas analisadas.

Tabela 7 – Concentração total de N foliar, razão C/N e $\delta^{15}\text{N}$ (média \pm DP) observados nas epífitas e em suas árvores hospedeiras; n= 65 epífitas; 55 árvores.

		N (g.kg⁻¹)	Razão C/N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Epífitas	Araceae	14,2 (4,1)	33,7 (17,1)	-1,9 (2,8)
	Bromeliaceae	8,7 (2,1)	38,0 (2,1)	-1,2 (2,1)
	Orchidaceae	9,0 (1,3)	55,5 (1,3)	-3,5 (1,3)
Árvores	<i>A. heterophylla</i>	20,6 (4,3)	32,5 (15,2)	-1,69 (0,8)
	<i>C. nemorosa</i>	10,3 (1,2)	49,6 (5,5)	-6,9 (2,2)
	<i>M. opaca</i>	17,0 (3,6)	32,2 (3,4)	-7,0 (2,8)
	<i>O. spruceana</i>	9,2 (0,5)	49,3 (1,4)	-5,9 (1,3)
	<i>P. duckei</i>	12,1 (1,0)	40,1 (3,8)	-4,6 (0,7)
	<i>P. schomburkiana</i>	8,6 (0,4)	59,7 (3,4)	-8,2 (0,8)
	<i>P. heptaphyllum</i>	13,7 (1,4)	35,7 (3,7)	-5,7 (2,2)

Ao agrupar todos os indivíduos arbóreos hospedeiros e epifíticos e comparar os resultados obtidos para os parâmetros analisados entre si, foram observadas variações entre estes dois grupos, com as hospedeiras apresentando maiores concentrações de

N foliar ($p < 0,001$), menores valores de razão C/N ($p < 0,001$) e composição isotópica mais empobrecida em ^{15}N do que as plantas que se desenvolvem sobre seus troncos ($p = 0,020$) (Figura 11). As menores concentrações de N foliar observadas, bem como os valores mais elevados encontrados para a razão C/N são indícios de que as epífitas vivem sob uma condição de stress nutricional ainda maior do que a de suas hospedeiras. Já os valores mais enriquecidos em ^{15}N apresentados pelas epífitas, comparados aos das hospedeiras, podem ser um indício de que estas plantas podem estar utilizando-se de diferentes fontes de N em relação a suas hospedeiras.

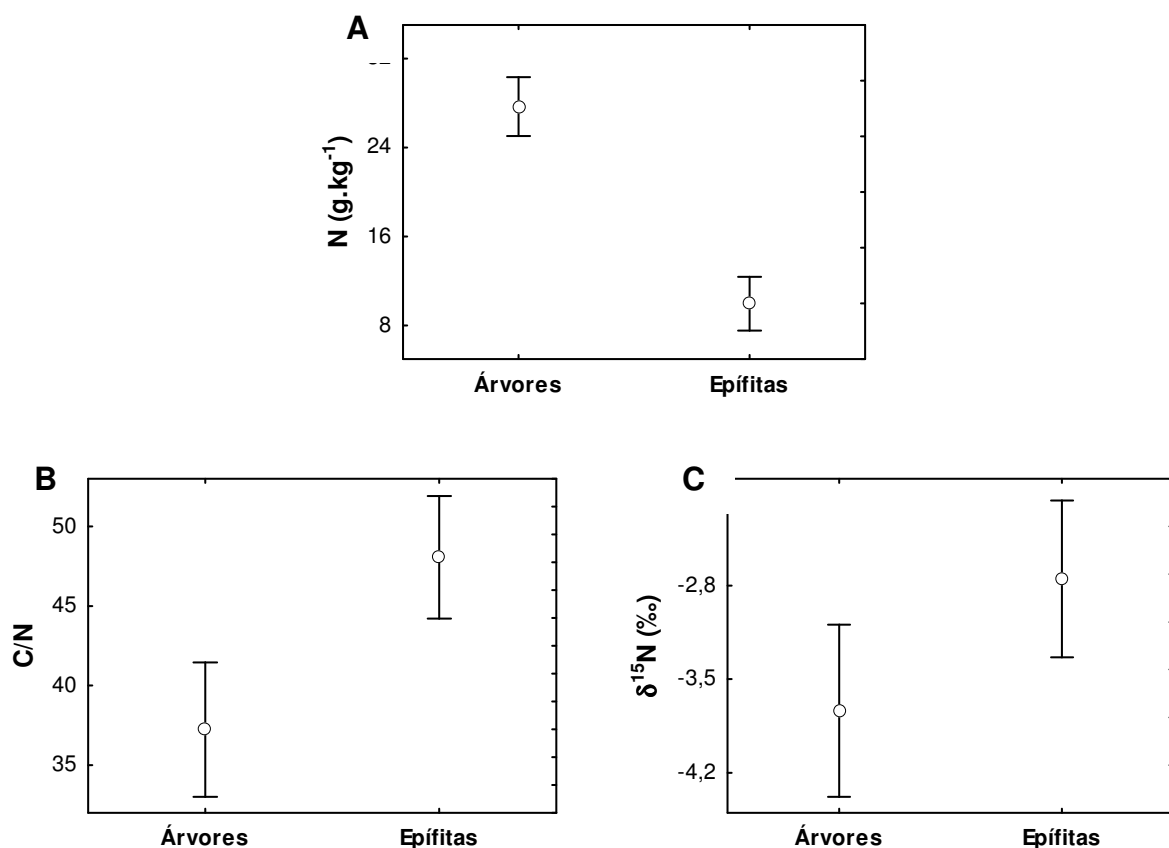


Figura 11 – Concentração de N foliar (A), razão C/N (B) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (C) (médias \pm DP) observados nas árvores e epífitas analisadas; $n = 65$ epífitas; 55 árvores.

No entanto, dentre as espécies arbóreas analisadas está incluída uma leguminosa (*A. heterophylla*), já caracterizada por apresentar valores mais elevados de N foliar ($20,6 \pm 4,3 \text{ g.kg}^{-1}$), menores valores de razão C/N ($32,5 \pm 15,2$) e $\delta^{15}\text{N}$ mais

enriquecido ($-1,6 \pm 0,8$) do que as outras espécies não-leguminosas. Assim sendo, foram realizadas duas novas análises de comparação: a primeira envolvendo apenas as espécies não-leguminosas e suas epífitas e a segunda envolvendo apenas *A. heterophylla* e as epífitas que ocorreram sobre seus troncos. As não-leguminosas seguiram as tendências observadas na Figura 9, ainda sendo observadas diferenças significativas em relação às epífitas, com concentrações de N maiores ($p=0,004$), razão C/N inferiores ($p=0,025$) e menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($p<0,001$) do que das epífitas analisadas. *A. heterophylla* apresentou evidências ainda mais claras de variação, sendo observadas maiores concentrações de N foliar ($p<0,001$) e menores valores de razão C/N ($p=0,001$) em relação às epífitas. Evidências significativas também foram encontradas para a variação do $\delta^{15}\text{N}$ entre os grupos ($p=0,05$), sendo observadas, todavia, assinaturas isotópicas mais enriquecidas em ^{15}N em *A. heterophylla* do que em suas epífitas, o contrário do que foi observado para as não-leguminosas (Figura 12).

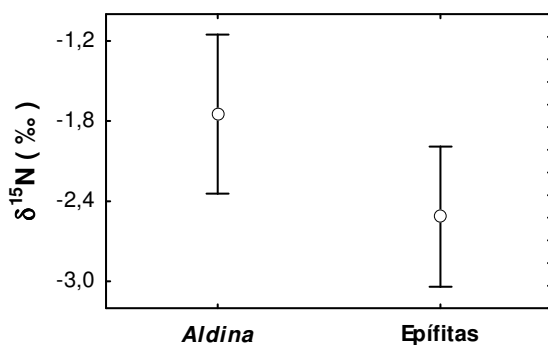


Figura 12 – $\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) de *A. heterophylla* e suas epífitas; $n= 65$ epífitas; 55 árvores.

Ao utilizar os valores observados de $\delta^{15}\text{N}$ para cada uma das famílias de epífitas analisadas, detectou-se que a composição isotópica de *A. heterophylla* é muito semelhante aos valores observados nas aráceas e bromélias, diferindo significativamente dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas orquídeas (Figura 13, Tabela 8).

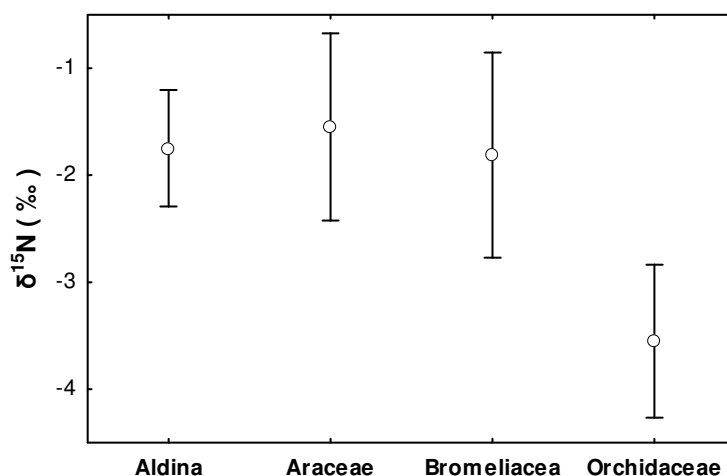


Figura 13 - $\delta^{15}\text{N}$ foliar (médias \pm DP) de *A. heterophylla* e das três famílias de epífitas analisadas; n= 31 (*Aldina*), 12 (*Araceae*), 10 (*Bromeliaceae*) e 18 (*Orchidaceae*).

Tabela 8 – Teste de comparação das médias (Tukey) das concentrações de N total foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.

	<i>Aldina</i>	<i>Araceae</i>	<i>Bromeliaceae</i>	<i>Orchidaceae</i>
<i>Aldina</i>	-	-	-	-
<i>Araceae</i>	0,980434	-	-	-
<i>Bromeliaceae</i>	0,999503	0,977431	-	-
<i>Orchidaceae</i>	0,001013	0,004165	0,025433	-

As três famílias de epífitas (*Araceae*, *Bromeliaceae* e *Orchidaceae*) foram então analisadas separadamente, sendo observadas concentrações de N foliar em torno de $10 (\pm 3,3) \text{ g.kg}^{-1}$, razão C/N foliar variando de 32,3 a 56,3 e $\delta^{15}\text{N}$ foliar médio de $-2,6 \text{ ‰}$ ($\pm 2,0$). Foram detectadas diferenças significativas ($p < 0,001$) na concentração de N foliar entre as aráceas e as outras duas famílias analisadas, onde a primeira apresentou concentrações de N muito mais elevadas ($14,2 \pm 4,1 \text{ g.kg}^{-1}$) em relação às bromélias ($8,7 \pm 2,1 \text{ g.kg}^{-1}$) e às orquídeas ($9,0 \pm 1,3 \text{ g.kg}^{-1}$), que não apresentaram evidências de variação entre si (Tabela 9).

Tabela 9 – Teste de comparação das médias (Tukey) das concentrações de N total foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.

	Araceae	Bromeliaceae	Orchidaceae
Araceae	-	-	-
Bromeliaceae	0,000118	-	-
Orchidaceae	0,000116	0,999301	-

As baixas concentrações de N foliar encontradas em Orchidaceae, refletiram em fortes evidências de variação entre as famílias analisadas em relação à razão C/N ($p < 0,001$) e à composição isotópica ($p < 0,001$). Os valores mais baixos da razão C/N encontrado nas aráceas ($33,7 \pm 17,1$) diferiram significativamente em relação aos valores mais elevados encontrados para as orquídeas ($55,5 \pm 1,3$), não diferindo, contudo, em relação às bromélias ($38,0 \pm 2,1$) (Tabela 10), cuja razão C/N pode ter sido mais baixa que a das orquídeas em função de uma menor concentração de C em suas folhas.

Tabela 10 – Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores obtidos para a razão C/N das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.

	Araceae	Bromeliaceae	Orchidaceae
Araceae	-	-	-
Bromeliaceae	0,689212	-	-
Orchidaceae	0,000126	0,000278	-

Pelo teste *post hoc* (Tukey) também foi possível observar que os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ de Araceae ($-1,9 \pm 2,8 \text{ ‰}$) e Bromeliaceae ($-1,2 \pm 2,1 \text{ ‰}$) são semelhantes, diferindo de Orchidaceae, que apresentou assinaturas bem mais empobrecidas em ^{15}N ($-3,5 \pm 1,3 \text{ ‰}$) (Tabela 11). Os menores valores de $\delta^{15}\text{N}$, associados aos baixos valores de N foliar e elevada razão C/N encontrada para as orquídeas analisadas são indícios de que as orquídeas vivem sob condição de maior limitação de nutrientes do que bromélias e aráceas, além de usarem estratégias diferenciadas em relação a estas duas famílias para a obtenção do N.

Tabela 11 – Teste de comparação das médias (Tukey) dos valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar das famílias de epífitas analisadas, onde $p < 0,05$ indica diferenças significativas.

	Araceae	Bromeliaceae	Orchidaceae
Araceae	-	-	-
Bromeliaceae	0,832863	-	-
Orchidaceae	0,004271	0,000398	-

Apenas o $\delta^{15}\text{N}$ das epífitas mostrou relacionar-se diretamente com a concentração de N foliar ($r=0,31$; $p=0,010$). Contudo, ao analisar cada família separadamente, essa forte evidência de relação não é mais detectada, seja para Araceae ($r=0,48$; $p=0,092$), Bromeliaceae ($r=0,05$; $p=0,860$) ou Orchidaceae ($r=0,22$; $p=0,160$).

7 DISCUSSÃO

7.1 DIFERENÇAS NA CICLAGEM DAS FORMAÇÕES VEGETAIS SOBRE AREIA BRANCA

As formações vegetais sobre areia branca do presente estudo, por dependerem de uma baixa concentração de N disponível, necessitam apresentar uma ciclagem altamente eficiente e fechada, resultando em assinaturas isotópicas mais empobrecidas e variáveis, quando comparadas à floresta densa. Os menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados são mais semelhantes aos valores observados em formações vegetais de cerrado e até mesmo de regiões temperadas, ambientes reconhecidamente limitados por N (Martinelli *et al.*, 1999), do que aos valores observados nas florestas densas de terra-firme, cuja maior disponibilidade de N (Nardoto, 2005; Ometto *et al.*, 2006) leva a uma ciclagem mais aberta, com grandes entradas e saídas de N e baixa eficiência na

sua utilização, refletindo em maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Nardoto, 2005; Ometto *et al.*, 2006).

As principais fontes de N para as plantas são a mineralização da matéria orgânica, entrada no sistema via deposição (seca ou úmida) e a fixação biológica do N, sendo que cada uma destas fontes apresenta composição isotópica distinta (Nadelhoffer *et al.*, 1996). A obtenção de informações sobre a relação entre composições isotópicas de plantas e suas possíveis fontes de N disponíveis pode ser dificultada, uma vez que podem ocorrer alterações na sua composição isotópica em função alguns fatores, como a profundidade no solo onde está localizada esta fonte, bem como processos de transformações que o N sofre e possíveis associações entre plantas e outros microorganismos (Högberg, 1997). No entanto, o uso de isótopos estáveis como integradores na dinâmica da ciclagem de N, por não interromper a atividade natural ou o comportamento do elemento no ecossistema (Högberg, 1997; Robinson, 2001), pode ser de grande utilidade na compreensão acerca das variações espacial ou temporal que ocorrem nos processos, bem como das interações no sistema solo-planta em um gradiente ambiental (Hobbie *et al.*, 2000).

Grandes variações nas composições isotópicas de espécies que co-existem em ambientes nutricionalmente estressantes são um indício de que não há apenas uma fonte de N disponível e que as plantas apresentam diferentes estratégias para competir entre si e com outros microorganismos pelas fontes de N disponíveis nestes ambientes (Schulze *et al.*, 1994; Nadelhoffer *et al.*, 1996; Roggy *et al.*, 1999; Bustamante *et al.*, 2004). Asada *et al.* (2002) citam que a abundância de ^{15}N das plantas é altamente variável, sendo afetada pela capacidade de acessar diferentes formas químicas, o desenvolvimento de raízes em diferentes profundidades, diferenças na fenologia, status e a intensidade de simbiose com fungos micorrízicos. Bustamante *et al.* (2004) ainda atribuem às variações no $\delta^{15}\text{N}$ da formação de cerrado, além dos fatores profundidade do solo e associações micorrízicas, a sazonalidade dos processos de mineralização e imobilização do N nos solos.

A fixação do N_2 atmosférico é um dos fatores determinantes para a composição isotópica das plantas. Como ocorre apenas um ligeiro fracionamento durante a fixação bacteriana do N_2 atmosférico (Högberg, 1997; He *et al.*, 2003), leguminosas

normalmente apresentam suas assinaturas isotópicas próximas à da atmosfera, tendendo a ter uma composição isotópica mais leve do que a de espécies não-leguminosas. A única leguminosa estudada neste trabalho, *A. heterophylla*, apresentou um $\delta^{15}\text{N}$ médio bem mais enriquecido (-1,5 ‰), em relação às plantas não-leguminosas analisadas (-5,2 ‰). Esta espécie foi escolhida para ser analisada por sua grande importância nesta formação vegetal, servindo de base para vários outros organismos se desenvolverem. *Aldina heterophylla* é uma leguminosa pertence à subfamília Papilionoidae, cujas espécies amazônicas são caracterizadas por apresentar uma elevada frequência de nodulação (99,6 %) (Souza *et al.*, 1994). Contudo, a espécie pertence à tribo Swartzieae, localizada em uma posição basal na evolução de Leguminosae, tendo sido outrora inclusive incluída em Caesalpinioideae, tendo sua posição discutida até hoje (Ribeiro *et al.*, 1999). Ao analisar a nodulação de algumas espécies amazônicas pertencentes a esta tribo, Moreira *et al.* (1994) não encontraram nodulação nas raízes de indivíduos de *A. heterophylla* que se desenvolvem em florestas de igapó, encontrando infecção por rizóbio apenas em algumas espécies do gênero *Swartzia*, suas parentes mais próximas, afirmando que a nodulação não é uma característica comum na tribo Swartzieae.

A fixação simbiótica do N é um dos muitos mecanismos de aquisição do N que são bem desenvolvidos em Leguminosae. Existem indícios de que, anteriormente à evolução da capacidade de se relacionar simbioticamente com microorganismos, membros desta família teriam se especializado em uma estratégia ecológica cujo componente central seriam as elevadas taxas de fotossíntese, possíveis graças às elevadas concentrações de N foliar, característica mantida até hoje, sejam as leguminosas noduladoras ou não (McKey, 1994). Há indícios de que espécies de leguminosas quando não estão fixando N da atmosfera apresentam valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais elevados que de não-leguminosas de uma mesma área (Nardoto, 2005). Como a assinatura isotópica do amônio tende a ser mais enriquecida em ^{15}N que do nitrato (Högberg, 1997), pode-se inferir que muitas dessas plantas teriam uma preferência por utilizar amônio e não nitrato, estando isso refletido nos valores encontrados em suas folhas. Os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas leguminosas que se desenvolvem na campinarana são reflexo do local onde se encontra a fonte disponível, uma vez que

a maior disponibilidade de N observada nas diferentes camadas de solo das campinaranas, quando comparado às campinas (Luizão, 1994), leva a um enriquecimento das composições isotópicas destas plantas.

Os solos normalmente são importantes fontes de N, sendo palco de diversas reações de transformação, que resultam em fontes de N com diversas assinaturas isotópicas. Os solos analisados apresentaram concentrações muito reduzidas de N total, com médias inferiores inclusive a de outros trabalhos realizados em áreas dentro da Reserva da Campina – Manaus (Luizão, 1994; Luizão, 1995; Ferreira, 1997). Estas diferenças provavelmente podem estar atribuídas a diferenças nas amostragens entre trabalhos, seja quanto aos locais de coleta dos solos (proximidade ou não de uma leguminosa), à variação da precipitação entre os anos das coletas (já que a precipitação é umas das vias de entrada de N no sistema), ou ainda quanto à variação da espessura do material orgânico decomposto que se encontra sobre os solos amostrados (uma camada de matéria orgânica decomposta mais espessa tende a indicar uma maior disponibilidade de N).

A camada superficial (0-5 cm) apresentou a maior concentração de N no solo, uma vez que é nesta camada que ocorre a deposição do material foliar, que necessita ser decomposto por meio de microorganismos, para disponibiliza-lo outra vez à formação vegetal (Wada *et al.*, 1984). A redução da concentração de N nas camadas mais superficiais dos solos se deve à assimilação deste nutriente pela formação vegetal e à remoção de húmus e bases minerais desta camada para as camadas mais profundas em função de processos de lixiviação, tornando a camada superficial mais ácida e pobre em nutrientes em comparação às outras camadas mais inferiores. Quanto ao ^{15}N , o padrão de enriquecimento com a profundidade seguiu a mesma tendência do encontrado em outros trabalhos, seja em áreas temperadas ou tropicais (Broadbent *et al.*, 1980, Karamanos *et al.*, 1981; Turner *et al.*, 1983; Ledgard *et al.*, 1984; Piccolo *et al.*, 1996; Högberg, 1997; Dawson *et al.*, 2002). A este padrão estão atribuídas as principais transformações do N (mineralização, nitrificação e desnitrificação) que ocorrem durante a decomposição da matéria orgânica, por ocorrer uma seleção preferencial do isótopo de N mais leve, tendo como resultado produtos com menor abundância em ^{15}N em relação ao substrato residual (Ledgard *et al.*, 1984). Alguns

autores ainda citam um enriquecimento no $\delta^{15}\text{N}$ em função do transporte descendente (por meio da água, durante o processo de lixiviação, ou da fauna do solo) do N orgânico para perfis mais profundos, ocasionando a decomposição de matéria orgânica e fracionamento deste substrato e, conseqüentemente, enriquecimento isotópico das camadas mais profundas (Ledgard *et al.*, 1984; Wada *et al.*, 1984). O enriquecimento vertical do solo ainda poderia ser explicado pela existência de N oriundo da síntese de compostos enriquecidos por outros microorganismos, como os fungos, durante a decomposição da matéria orgânica (Högberg, 1997).

O amônio é a principal forma de N inorgânico disponível para a formação vegetal estudada (Richards, 1996), uma vez que a ação de nitrificadores é inibida por algumas propriedades do solo (como a baixa concentração de N, elevada acidez e toxicidade e produção de compostos fenólicos), ou pela competição com fungos heterotróficos, que utilizam o amônio disponível (Luizão, 1994). O pH ácido destes solos, aliado às baixas concentrações de N liberadas da serapilheira, ocasionam a produção de compostos fenólicos nas folhas. Os compostos fenólicos são encontrados em todas as florestas, mas especialmente em campinas e campinaranas (Janzen, 1974), e afetam diretamente a composição e atividade das comunidades decompositoras, por serem capazes de inibir a mineralização do N e, principalmente a nitrificação. A campina apresenta maiores concentrações de NH_4^+ na camada orgânica de seus solos, conseqüência de uma maior biomassa microbiana que decompõe e imobiliza rapidamente este nutriente disponível para a formação vegetal (Medina *et al.*, 1990) e atua como importante mecanismo conservador de N (Luizão, 1994). Na campinarana, o amônio se encontra em maiores concentrações na camada mineral do solo, provavelmente em detrimento de uma decomposição mais lenta dos resíduos orgânicos, ocorrendo percolação deste nutriente para as camadas mais profundas (Luizão, 1994).

Normalmente são observadas relações diretas entre a concentração de N nos solos e o $\delta^{15}\text{N}$ da formação vegetal (Hobbie *et al.*, 2000). Evidências para esta relação não foram encontradas neste trabalho, uma vez que, por maior que tenha sido o enriquecimento isotópico da formação vegetal ao longo do transecto, com a campinarana apresentando assinaturas mais elevadas que a campina, tanto a concentração de N total, bem como as composições isotópicas dos solos não seguiram

a mesma tendência de variação entre as formações vegetais. Na floresta densa de terra-firme, algumas características do solo, como sua textura e menores níveis de acidez, permitem uma maior abundância de microorganismos decompositores, levando a maiores taxas de mineralização ($5,1 \mu\text{g}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) e nitrificação ($3,2 \mu\text{g}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$) (Luizão, 1994), indicando que alterações nas características dos solos podem influenciar os processos biogeoquímicos e ecológicos (Cuevas & Medina, 1986). Luizão *et al.* (2004) observaram que a redução nas concentrações totais de N seguiu a concentração de argila dos solos, sendo registradas as maiores concentrações nos oxissolos argilosos e as menores, nos espodosolos arenosos. As baixas concentrações de N nos solos de campina e campinarana, bem como a ausência de variação na concentração de N disponível nos solos destas formações vegetais e a grande variação intra-específica observada nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliares sugerem que, nestes ambientes, a circulação dos nutrientes depende mais da própria formação vegetal do que do solo onde se desenvolvem (Medina & Cuevas, 2000).

A maior densidade de indivíduos observada na campinarana (Ferreira, 1997), bem como as maiores taxas de produção de serapilheira (Medina & Cuevas, 2000) implicam em uma maior quantidade de N a ser liberado, ocasionando um maior fluxo deste nutriente (Tabela 12). Neste ambiente, as raízes superficiais passam a desempenhar um papel-chave na conservação do N (Ranzani, 1980). Contudo, as taxas de mineralização são muito baixas e o amônio produzido encontra-se em maior abundância na camada mineral, sugerindo que os processos de lixiviação podem estar ocasionando a perda de uma parte deste N depositado pela formação vegetal para o ambiente. Já a campina, mesmo apresentando uma formação vegetal mais rala, menores taxas de deposição de serapilheira e fluxo de N, apresenta, quando comparada à campinarana, maiores taxas de mineralização e imobilização na camada orgânica, sendo este o principal mecanismo conservador do N. Desta forma, uma ciclagem mais fechada e rápida imobilização levam a uma maior eficiência na utilização do N, evitando assim, maiores perdas para o meio.

Tabela 12 – Processos, fluxos e eficiência do uso do nitrogênio (ver certinho como os autores colocaram entre parênteses), N inorgânico no solo e taxas de mineralização e nitrificação das duas formações vegetais estudadas.

Formação vegetal	Serapilheira produzida (t.ha ⁻¹ .ano ⁻¹)	Concentração de N na serapilheira ⁴	Fluxo de nutrientes (g.m ⁻² .ano ⁻¹)	Eficiência do uso do nutriente ⁵ (g.g ⁻¹)	N-NH ₄ ⁺ (µg.g ⁻¹)		N-NO ₃ ⁻ (µg.g ⁻¹)		Mineralização líquida (µg.g ⁻¹ .ano ⁻¹)	Nitrificação líquida (µg.g ⁻¹ .ano ⁻¹)
					Camada orgânica ⁶	Camada mineral ⁷	Camada orgânica ⁶	Camada mineral ⁷		
Campina	2,7 ²	0,9 ²	1,2 ³	171,0 ³	6,7 (3,0) ¹	0,8 (1,2) ¹	0,2 (0,0) ¹	0,3 (0,1) ¹	10,5 – 58,8 ¹	-0,5 – 0,6 ¹
Campinarana	4,4 ²	1,1 ²	2,8 ³	143,0 ³	10,4 (2,6) ¹	29,6 (21,4) ¹	0,5 (0,2) ¹	0,5 (0,4) ¹	-20,0 – 14,2 ¹	-0,9 – 2,2 ¹

¹ Luizão, 1994.

² Luizão 1995.

³ Medina & Cuevas, 2000.

⁴ Porcentagem em relação ao peso seco.

⁵ Fluxo de biomassa/fluxo de nutrientes.

⁶ 0-10 cm.

⁷ 10-20 cm.

As baixas taxas de mineralização e nitrificação quase que inexistente nos solos onde ocorrem campinas e campinaranas, bem como os baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ (média de -5,2 ‰) observados na maioria dos indivíduos destas formações vegetais, com exceção de *A. heterophylla*, podem ser indícios de que as plantas analisadas necessitam acessar o nitrogênio do solo por meio de associações micorrízicas (Evans, 2001). Trabalhos prévios, como os de Singer & Araújo (1979) e Luizão (1994), indicam a presença destes organismos nas espécies aqui estudadas, bem como a vital importância dos mesmos para a manutenção destas formações vegetais. Fungos micorrízicos, em troca de carboidratos, vitaminas e outros minerais, geralmente beneficiam seus hospedeiros por elevar a área de absorção do sistema radicular e a capacidade de assimilação de água e nutrientes, como N e P (He *et al.*, 2003; Hobbie *et al.*, 2005). Todavia, também desempenham um papel inibidor na comunidade de decompositores, por competirem pelo amônio disponível e liberarem exudatos ricos em antibióticos, reduzindo a disponibilidade de N no ambiente e limitando o crescimento de fungos saprófitos (Singer & Araújo, 1979), contribuindo, desta maneira, para a acumulação de serapilheira sobre os solos. A colonização das raízes por fungos micorrízicos altera significativamente os padrões de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas hospedeiras (Hobbie & Colpaert, 2003), podendo haver uma variação de mais 8 ‰ em relação à composição isotópica do seu simbionte (Högberg 1997). Esta variação ocorre em função da discriminação contra o ^{15}N durante a síntese ou transferência de compostos dos fungos micorrízicos para as plantas, onde a retenção de compostos enriquecidos em N nos tecidos fungais e transferência de N empobrecido para as plantas (Hobbie *et al.*, 2005).

Além disso, os baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados também podem estar relacionados ao tipo de fungo micorrízico associado. Um levantamento preliminar realizado por Luizão (1994) mostrou que as árvores de campina e campinarana apresentam diferentes graus de colonização tanto por micorrizas arbusculares (AM) ou ectomicorrizas (ECM), resultado de diferentes condições do solo e oportunidades para infecção por micorrizas. Apesar de possuírem uma ocorrência mais comum em florestas tropicais, as AM encontram-se em menores abundância e diversidade na campina e campinarana, em função das ECM serem mais competitivas em solos ácidos, como os

deste estudo, onde a inibição da nitrificação associada à baixa retenção de água e de minerais favorecem seu desenvolvimento, o que explicaria sua maior abundância (Luizão, 1994). Os baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados para a vegetação podem estar relacionados ao tipo de micorriza e à disponibilidade de N no ambiente, uma vez que, variações de 5 a 10 ‰ são encontradas no $\delta^{15}\text{N}$ foliar em função das associações com fungos micorrízicos, sendo que as plantas associadas a fungos ECM apresentam composições isotópicas mais empobrecidas em ^{15}N do que aquelas associadas a fungos AM (He *et al.*, 2003; Schmidt & Stewart, 2003).

O local da fonte de N e sua forma originalmente assimilada pelos simbiossomas também pode influenciar na assinatura isotópica da planta (Schulze *et al.*, 1994). Högberg (1997) afirma que, sob condições de baixa disponibilidade de N, as grandes diferenças observadas na composição isotópica entre diferentes *taxa* de plantas é provavelmente causada por diferenças nos padrões de desenvolvimento das raízes, além de diferenças entre o uso de várias fontes de N num mesmo *loci* de solo. O uso de N orgânico oriundo da serapilheira pelos fungos micorrízicos levaria aos menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ observadas nas plantas a eles associadas, quando comparados a plantas não associadas (Michelsen *et al.*, 1998). Se o fungo micorrízico assimilou N orgânico da serapilheira recém-decomposta, o N transferido para a planta será mais empobrecido do que se o fungo tivesse assimilado amônio imobilizado na camada orgânica do solo, por exemplo. Esta diferença no local e na fonte utilizada pelos simbiossomas poderia explicar a variação intra-específica observada no $\delta^{15}\text{N}$ das espécies, como observado na Tabela 6. A disponibilidade de N para os simbiossomas pode igualmente influenciar na variação encontrada na composição isotópica das espécies que co-ocorrem na campina e campinarana. Padrão semelhante foi observado por Hobbie *et al.* (2000), onde, com exceção das plantas capazes de fixar N, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliares das espécies estudadas foram geralmente menores quando o N era pouco disponível. Os autores sugeriram que as diferenças de $\delta^{15}\text{N}$ entre indivíduos de várias espécies ao longo dos locais de coleta podem ser reflexo ou de alterações na quantidade relativa de N a ser transferido ou armazenado pela micorriza, ou de alterações na dependência do suprimento de N pelos fungos.

Os valores encontrados para o $\delta^{15}\text{N}$ das formações vegetais estudadas, bem como a diferença entre solos e formação vegetal não segue o padrão global observado por Amundson *et al.* (2003) devido a dois aspectos. Os autores afirmam que são encontrados valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais enriquecidos nas regiões tropicais e áridas e valores mais empobrecidos nas regiões temperadas. Contudo, mesmo estando a área de estudo localizada no meio de uma floresta tropical, seus valores de $\delta^{15}\text{N}$ estão muito distantes dos valores observados em outros trabalhos com floresta densa de terra-firme amazônica (Martinelli *et al.*, 1999; Nardoto, 2005), sendo mais semelhantes aos valores encontrados nas formações vegetais temperadas de elevadas latitudes. Além disso, os autores também sugerem que o clima exerce um papel fundamental nos processos e retenção de N no solo, assim como na composição isotópica de N, que tende a diminuir em função do aumento da precipitação e da redução da temperatura. Mais uma vez, entretanto, ao considerar a área de estudo e as diferentes formações vegetais nela inseridas (campina, campinarana e floresta densa de terra-firme) e o padrão acima descrito, seria esperado que, sob um mesmo regime de precipitação, não fosse encontrada variação na composição isotópica destas formações vegetais, ou ainda que a campina, por apresentar maiores temperaturas (em função de sua fisionomia), apresentasse uma composição isotópica mais enriquecida que a da campinarana e da floresta densa, o que não ocorreu. Esta diferenciação em relação ao padrão global se deve ao fato de que o clima não é o único fator que influencia as composições isotópicas das formações vegetais estudadas, sendo necessário levar em consideração diferenças na ciclagem em função das características do solo e da formação vegetal, bem como das diferentes associações com microorganismos.

7.2 RELAÇÃO ENTRE O $\delta^{15}\text{N}$ DE EPÍFITAS VASCULARES E SUAS ÁRVORES HOSPEDEIRAS

Os baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas espécies das formações vegetais estudadas (salvo a leguminosa *A. heterophylla*) também contradizem os resultados observados em trabalhos que compararam as composições isotópicas de epífitas e suas árvores hospedeiras (Stewart *et al.*, 1995; Högberg, 1997; Hietz *et al.*, 2002). As epífitas aqui estudadas tiveram, em geral, menores concentrações de N e maiores valores de razão C/N que suas hospedeiras. O epifitismo implica em sérias conseqüências fisiológicas e limitações nutricionais para estas plantas (Wania *et al.*, 2002), uma vez que enfrentam condições mais extremas de insolação, temperatura, umidade, ventos e stress nutricional do que suas hospedeiras terrestres (Benavides *et al.*, 2005). Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ obtidos para as epífitas inserem-se no intervalo de variação apresentados por Stewart *et al.* (1995) e Hietz *et al.* (2002). Contudo, estes valores diferem dos valores observados pelos autores por serem mais enriquecidos do que os das árvores. Apenas ao analisar separadamente a leguminosa, com assinatura isotópica mais enriquecida em ^{15}N , e suas epífitas é que o padrão de empobrecimento das epífitas em relação às hospedeiras é encontrado.

A razão $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ normalmente é muito maior em plantas com raízes no solo do que em epífitas, uma vez que estas têm acesso apenas à matéria orgânica (solo) de dossel e assimilação de fontes atmosféricas (deposição seca e úmida), empobrecidas em ^{15}N (Stewart *et al.*, 1995), mostrando o solo ser uma fonte muito mais rica em N do que estes materiais (Hietz *et al.*, 2002). O empobrecimento dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observado nas epífitas pode estar relacionado à forma de N assimilada, bem como a diferentes processos de fracionamento de acordo com o local onde o nutriente foi absorvido (raiz ou folha), e diferenças na assimilação e no status da associação micorrízica (Högberg, 1997), havendo evidências de que plantas não-micorrízicas apresentam uma composição isotópica mais enriquecida do que as que apresentam (Stewart *et al.*, 1995). A independência de associações micorrízicas poderia ser umas das razões para que os indivíduos das famílias Araceae e Bromeliaceae, tenham

apresentado valores de $\delta^{15}\text{N}$ mais enriquecidos do que os da família Orchidaceae, que apresentaram assinaturas em média 2 ‰ mais empobrecidas que as primeiras.

Diferenças nas assinaturas isotópicas entre grupos de epífitas e formas de vida vêm sendo documentadas (Hietz *et al.*, 2002), sendo uma explicação plausível para os valores enriquecidos observados a existência de associações com bactérias fixadoras de N_2 (Tsavkelova *et al.*, 2003), que resultam em um $\delta^{15}\text{N}$ próximo ao atmosférico, em torno de $-1,2 \pm 1,1$ ‰ (Handley & Raven, 1992). Hietz *et al.* (2002) também afirmaram que epífitas que se desenvolvem em galhos mais espessos no dossel apresentam uma maior concentração de N do que aquelas que se desenvolvem em galhos mais finos, sugerindo uma maior disponibilidade de N no primeiro caso em função do acúmulo de matéria orgânica do dossel. Esta também é uma tendência plausível para o presente estudo, uma vez que as aráceas, que foram coletadas na totalidade em galhos mais grossos, apresentaram as maiores concentrações de N, enquanto que as orquídeas, que foram coletadas em galhos mais finos, apresentaram as menores concentrações de N. Além disso, uma homogeneidade nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ de epífitas (excluindo-se orquídeas) igualmente foi encontrada por Gebauer & Meyer (2003), que sugeriram que estas plantas utilizam fontes de N de origem semelhantes, inclusive não apenas uma delas (amônio, por exemplo), mas sim uma mistura de componentes disponíveis (amônio + nitrato + N orgânico do solo de dossel + compostos da deposição atmosférica).

As composições isotópicas mais leves observadas em Orchidaceae dão indícios de que este grupo taxonômico esteja utilizando fontes mais empobrecidas em ^{15}N quando comparado aos dois grupos acima descritos, provavelmente sendo a deposição atmosférica a fonte preferencial de N (Wania *et al.*, 2002). Os baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas orquídeas podem ser reflexo da utilização desta fonte empobrecida em ^{15}N , tendo o NH_4^+ (principal forma depositada), assinaturas próximas a -12 ‰ e o NO_x , assinaturas entre -6,6 e -3,1 ‰ (Freyer, 1978 *apud* Stewart *et al.*, 1995). O fracionamento isotópico entre plantas e suas fontes de N pode ser influenciado por associações micorrízicas (Evans, 2001), comumente encontradas em orquídeas de florestas tropicais (Wania *et al.*, 2002). As associações micorrízicas são cruciais para o

sucesso da família Orchidaceae (Midgley *et al.*, 2005), por potencializar a assimilação de água e minerais nestas plantas (Rasmussen, 2002; Rains *et al.*, 2003).

Como constatado por Stewart *et al.* (1995) e Wania *et al.* (2002), os valores observados sugerem a formação de dois grupos distintos. O primeiro, composto por Araceae e Bromeliaceae, é caracterizado por apresentar valores mais enriquecidos em ^{15}N , sugerindo a utilização de mesmas fontes de N e alguma captação via fixação biológica, enquanto que Orchidaceae, por apresentar valores mais empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$ e as menores concentrações de N, provavelmente utilizam o N pouco disponível e altamente empobrecido da deposição atmosférica, podendo apresentar associações com fungos micorrízicos. Para estas plantas, o desenvolvimento de estratégias diferenciadas para utilização das poucas fontes de N disponíveis, sejam alterações em suas estruturas ou a associação com microorganismos, são essenciais para o seu desenvolvimento e sobrevivência em tais condições estressantes.

8 CONCLUSÃO

Houve uma variação nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas que ocorrem no gradiente campina-campinarana, não devido à concentração de N no solo, mas provavelmente em função da sua disponibilidade e de processos de ciclagem diferenciados. As grandes variações observadas entre as espécies indicam uma utilização de estratégias diferenciada para ter acesso aos recursos disponíveis, como o desenvolvimento de uma grande camada de raízes sobre a serapilheira, assimilação de N em diferentes profundidades e, principalmente o desenvolvimento de associações com fungos micorrízicos, que levam a composições isotópicas muito empobrecidas. O enriquecimento progressivo das composições das plantas de campinarana sugere que uma maior disponibilidade de N, em decorrência de um maior acúmulo e,

conseqüentemente, maior liberação de nutrientes pela serapilheira, é fator influente tanto para as formações vegetais bem como para os fungos a elas associados. A baixa disponibilidade de N em campinas e campinaranas mostrou ser mais influente na composição isotópica de suas espécies do que a precipitação e a temperatura, fatores normalmente determinantes das composições isotópicas, apresentando valores mais empobrecidos do que os padrões observados em outras formações vegetais tropicais.

Devido aos baixos valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados nas árvores, as epífitas apresentaram composições isotópicas mais enriquecidas do que suas hospedeiras, diferentemente de outros trabalhos prévios. Apenas ao analisar separadamente *A. heterophylla*, a comparação das composições isotópicas de árvores e epífitas se inseriu nos padrões até hoje observados. Os valores empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$ devem-se a possíveis fontes e fracionamentos que ocorrem na assimilação do N, bem como a diferenças na assimilação e no status da associação micorrízica, o que levou à diferenciação das três famílias analisadas em dois grupos distintos. Araceae e Bromeliaceae apresentaram valores mais enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$, sendo, sugerindo que estas famílias tenham acesso a fontes similares de N, enquanto que Orchidaceae, por apresentar valores mais empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$, parece utilizar uma fonte diferenciada e apresentar associações com fungos micorrízicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aidar, M.P.M. ; Schimidt, S. ; Moss, G. ; Stewart, G.R.; Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. **Plant Cell and Environment**, 26:389-399.
- Amundson, R.; Austin, A.T.; Schuur, E.A.G.; Yoo, K.; Matzek, V.; Kendall, C.; Uebersax, A.; Brenner, D.; Baisden, W.T. 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. **Global Biogeochemical Cycles**, 17(1), 1031, doi:10.1029/2002GB001903.
- Anderson, A.B. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. **Biotropica**. 13 (3):199-210.
- Anderson, A.B.; Prance, G.T.; Albuquerque, B.W., P. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – III – A vegetação lenhosa da campina da Reserva Biológica INPA-SUFRAMA (Manaus – Caracaraí, km 62). **Acta Amazonica**, 5 (3):225-226.
- Andresen, L.C.; Michelsen, A. 2005. Off-season uptake of nitrogen on temperate heath vegetation. **Oecologia**, 144(4):585-597.
- Asada, T., Warner, B.Z., Aravena, R. 2005. Nitrogen isotope signature variability in plant species from open peatland. **Aquatic botany**, 82:297-307.
- Asada, T.; Warner, B.G.; Aravena, R. 2002. **Nitrogen isotope signature variability in planta species from open peatland**. *Aquatic Botany*, 82:297-307.
- Austin, A.T.; Vitousek, P.M. 1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. **Oecologia**, 113:519-529.
- Benavides D., A.M.; Duque M., Álvaro J.; Duivenvoorden, J.F.; Vasco, G.A.; Dallejas, R. 2005. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, 14: 739–758.

- Braga, P.I.S. 1979. Subdivisão Fitogeográfica, Tipos de Vegetação, Conservação e Inventário Florístico da Floresta Amazônica. **Acta Amazonica**, 9(4):53-80.
- Braga, P.I.S. 1981. Orquídeas das campinas da Amazônia brasileira. 21-43.
- Broadbent, F.E.; Rauschkole, R. S.; Lewis, K.A.; Chang, G. Y. 1980. Spatial variability of nitrogen-15 and total nitrogen in some virgin and cultivated soils. **Soil Sci. Soc. Am. J.**, 44:524-527.
- Bustamante, M.M.C.; Martinelli, L.A.; Silva, D.A.; Camargo, P.B.; Klink, C.A.; Domingues, T.F.; Santos, R.V. 2004. ¹⁵N Natural Abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (Cerrado). **Ecological Applications**, Supplement. 14(4):200–213.
- Chauvel, A.; Walker, I.; Lucas, Y. 1996. Sedimentation and pedogenesis in a Central Amazonia black water basin. **Biogeochemistry**, 33:77-95.
- Clarkson, B.R.; Schipper, L.A.; Moyersoen, B.; Silvester, W.B. 2005. Foliar ¹⁵N natural abundances indicates phosphorus limitation of bog species. **Oecologia**, 144:550-557.
- Cuevas, E.; Medina, E. 1986. Nutrient dynamics within Amazonian forest ecosystems. I. Nutrient flux in the litter fall and efficiency of nutrient utilization. **Oecologia**, 68:466-472.
- Cunjak, R.A.; Roussel, J.M. ; Gray, M.A. ; Dietrich, J.P. ; Cartwright, D.F.; Munkittrick, K.R.; Jardine, T.D. 2005. Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. **Oecologia**, 144(4):636-646.
- Dawson, T.E.; Mambelli, S.; Plamboeck, A.H.; Templer, P.H.; Tu, K.P. 2002. Stable isotopes in plant ecology. **Annual Rev. Ecol. Syst.**, 33:507-559.
- Ducke, A. 1940. Notes on the wallaba trees (*Eperua Aubl.*). **Tropical woods**, 21-28. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ.

- Ducke, A. 1945. Flora do rio Urubu. 1945. **Separata do Boletim do Ministério da Agricultura (junho de 1944)**. Serviço de Documentação, Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro, RJ. 15.
- Ducke, A.; Black, G. A. 1954. Notas sobre a fitogeografia da Amazônia brasileira. **Boletim Técnico do IAN**, 29:1-62. Belém.
- EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de solos (Rio de Janeiro, RJ). 1999. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. – Brasília: EMBRAPA Produção de informação; Rio de Janeiro: EMBRAPA Solos, 412.
- Evans, R.D. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science**, 6(3):121-126.
- Ferreira, C.A.C. 1997. **Variação florística e fisionômica da vegetação de transição campina, campinarana e floresta de terra firme na Amazônia Central, Manaus (AM)**. Dissertação (Mestrado) – UFRPE (Universidade Federal Rural do Pernambuco).
- Ferri, M. 1960. Contribution to the knowledge of the ecology of the 'Rio Negro caatinga' (Amazon). **Bulletin of Research Council Israel 8D (Botany)**, 195-208.
- Franco, A.C.; Duarte, H. M.; Geßler, A.; Mattos, E.A. Nahm, M.; Rennenberg, H.; Ribeiro, K.T.; Scarano, F.R.; Lüttge. 2005. In situ measurements of carbon and nitrogen distribution and composition, photochemical efficiency and stable isotope ratios in *Araucaria angustifolia*. **Trees**, 19:422-430.
- Galloway, J.N. ; Dentener, F.J.; Capone, D.G.; Boyer, E.W.; Howarth, R.W.; Seitzinger, G.P.; Asner, G.P.; Cleveland, C.C.; Green, P.A.; Holland, E.A.; Karl. D.M.; Michaels, A.F.; Porter, J.H.; Townsend, A.R.; Vörösmarty, C.J. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. **Biogeochemistry**, 70: 153-226.
- Gebauer, G.; Meyer, M. 2003. ^{15}N and ^{13}C natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. **New Phytologist**, 160:209–223.
- Guillamet, J.-L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. **Experientia**, 43: 241-251.

- Handley, L.L.; Raven, J.A. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. **Plant, cell and environment**, 15(9):965-985.
- Hättenschwiler, S.; Vitousek, P. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. **Tree**, 15 (6):238-243.
- He, X.-H.; Critchley, C.; Bledsoe, C. 2003. Nitrogen transfer within and between plants through common mycorrhizal networks (CMNs). **Critical reviews in Plant Sciences**, 22(6):531-567.
- Hietz, P.; Wanek, W.; Wania, R.; Nadkarni, N.M. 2002. Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition. **Oecologia**, 131:350–355.
- Higuchi, N.; Lima, A.J.N.; Teixeira, L.M. 2006. *Apostila Biometria Florestal*. Manaus:INPA.140p.
- Hobbie, E.A.; Macko, S.A.; Williams, M. 2000. Correlations between foliar $\delta^{15}\text{N}$ and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions. **Oecologia**, 122:273-283.
- Hobbie, A.E.; Colpaert, J.V. 2003. Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants. **New Phytologist**, 157:115-126.
- Hobbie, E.A.; Jumpponen, A.; Trappe, J. 2005. Foliar and fungal $^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$ ratios reflect development of mycorrhizae and nitrogen supply during primary succession: testing analytical models. **Oecologia**, 146:258-268.
- Hobson, K.; Wassenaar, L.I. 1999. Stable isotope ecology: an introduction. **Oecologia**, 120:312-313.
- Hodge, A.; Robinson, D.; Fitter, A. 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen?. **Trends in Plant Science**, 5(7):304-308.

- Högberg, P. 1997. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, 137(2): 179-203.
- Horbe, A.M.C.; Horbe, M.A. ; Suguio, K. 2004. Tropical spodosols in northeastern Amazonas State, Brazil. **Geoderma**, 119:55-68.
- IBGE – **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística** – www.ibge.gov.br – acessado em 20/03/2006.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical Blackwater Rivers, Animals, and Mast Fruiting by the Dipterocarpaceae. **Biotropica**, 6(2):69-103.
- Jordan, C.F. 1985. a. **Soils of Amazon Rain Forest**. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T. E. 1985. Amazonia. 5:83-93. Pergamon Press.
- Jordan, C.F. 1985. b. **Differences in ecosystem characteristics along environmental gradients**. In: Jordan, C.F. Nutrient Cycling in Tropical Forest Ecosystems. 3:45-72. Ed. John Wiley & Sons, LTD.181.
- Jordan, C.F. 1989. c. **An Amazonian Rain Forest: the structure and function of nutrient stressed ecosystem and the impact of slash and burn agriculture**. Man and the biosphere series, 2:176. The Partenon publishing Group Limited.
- Karamanos, R.E.; Voroney, R.P.; Rennie, D.A. 1981. Variation in natural ^{15}N abundance of Central Saskatchewan soils. **Soil. Sci. Am. J.**, 45:826-828.
- Klinge, H. 1967. Podzol soils: a source of black rivers in Amazonia. In: **Atlas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**, 3:117-125.
- Klinge, H.; Medina, E. 1979. Rio Negro caatingas and campinas, Amazonas States of Venezuela and Brazil. In: Specht, R. L. **Heathlands and related shrublands of the world. A descriptive study**. 22:483-488. Amsterdã, Elsevier Scientific publications.
- Ledgard, S.F.; Freney, J.R.; Simpson, J.R. 1984. Variation in natural enrichment of ^{15}N in the profiles of some Australian pasture soils. **Aust. J. Soil Res.**, 22:155-164.

- Leuschner, C.; Rode, M.W. 2000. The role of plant resources in forest succession : changes in radiation, water and nutrient fluxes, and plant productivity over a 300-yr-long chronosequence in NW- Germany. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 5(7):103-147.
- Lisboa, P.L. 1975. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas – II – Observações gerais e revisão bibliográfica sobre as campinas amazônicas de areia branca. **Acta Amazonica**, 5(3):211-223.
- Luizão, R.C.C. 1994. **Soil biological studies in contrasting types of vegetation in Central Amazonian rain forests**. Tese de Ph.D. University of Stirling, Scotland, UK. 204 p.
- 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.
- Luizão, F.J. 1995. **Ecological studies in contrasting forest types in Central Amazônia**. 1995. Tese de Ph.D. University of Stirling, Scotland, UK. 288p.
- Martinelli, L.A.; Piccollo, M.C.; Townsend, A.R.; Vitousek, P.M.; Cuevas, E.; McDowell, W.; Robertson, G.P.; Santos, O.C.; Tresender, K. 1999. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. **Biogeochemistry**, 46:45-65.
- McKey, D. 1994. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In Sprent, J.L.; McKey, D. (Eds.). **Advances in legume systematics: Part 5 – The nitrogen factor**. Kew: Royal Botanical Gardens. 221-228.
- Medina, E.; García, V.; Cuevas, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper río Negro region. **Biotropica**, 22 (1): 51-64.
- Medina, E.; Cuevas, E. 2000. Eficiencia de utilización de nutrientes por las plantas leñosas: eco-fisiología de bosques de San Carlos de Río Negro. **Scientia Guianae**, 11:51-70.

- Michelsen, A.; Quarmby, C.; Sleep, D.; Jonasson, S. 1998. Vascular plant ^{15}N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots. **Oecologia**, 115:406-418.
- Midgley, D.J.; Jordan, L.A.; Saleeba, J.A.; McGee, P.A. 2005. Utilisation of carbon substrates by orchid and ericoid mycorrhizal fungi from Australian dry sclerophyll forests. **Mycorrhiza**, 16(3):175-182.
- Moreira, F.M.S.; Silva, M. F.; Faria, S.M. 1992. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. **New Phytologist**, 121: 563-570.
- Nadelhoffer, K.; Shaver, G.; Giblin, A.; Johnson, L.; McKane, R. 1996. ^{15}N natural abundances and N use by tundra plants. **Oecologia**, 107:386-394.
- Nardoto, G.B. 2005. **Abundância natural de ^{15}N na Amazônia e cerrado – implicações para a ciclagem de Nitrogênio**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. Piracicaba, SP. 98.
- Ometto, J.P.; 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 isotope and nitrogen isotopic composition of vegetation in tropical forests of the Amazon region, Brazil. **Biogeochemistry**, 79(1):251-274.
- Piccolo, M.C.; Nelly, C.; Melillo, J.M.; Cerri, C.C.; Steudler, P.A. 1996. ^{15}N natural abundance in forest and pasture soils of the Brazilian Amazon Basin. **Plant and Soil**, 182: 249-258.
- Pires, J.M. 1973. Tipos de vegetação da Amazônia. **Separata do Museu Goeldi no ano do sesquicentenário**. Publicações avulsas, 20:179-202.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. **The vegetation types of the Brazilian Amazon**. In: Prance, G.T.; Lovejoy, T. E. 1985. Amazonia. 7:109-138. Pergamon Press.
- Proctor, J. 1999 a. Heath Forests and Acid Soils. **Botanical Journal of Scotland**. 51 (1):1-14.

- Rains, K.C.; Nadkarni, N.M.; Bledsoe, C.S. 2003. Epiphytic and terrestrial mycorrhizas in a lower montane Costa Rican cloud Forest. **Mycorrhiza**, 13(5):257-264.
- Ranzani, G. 1980. Identificacao e caracterizacao de alguns solos da Estacao Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. **Acta Amazonica**, 10(1):7-41.
- Rasmussen, H.N. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. **Plant and Soil**, 244:149–163.
- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R.; Procópio, L.C. 1999. **Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. INPA, 816.
- Richards, P.W. 1996. **The tropical rain forest: an ecological study**. Cambridge University Press. 2nd Ed. 575.
- Robinson, D. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. **Trends in Ecology & Evolution**, 16(3): 153-162.
- Rodrigues, W.A. 1961. Aspectos fitossociológicos das caatingas do Rio Negro. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Botânica**, 15:1-41.
- Roggy, J.C.; Prévost, M.F.; Goubiere, F.; Casabianca, H.; Garbaye, J.; Domenacj, A.M. 1999. Leaf natural ^{15}N 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**, 120:171-182.
- Salati, E.; Sylvester-Bradley, R.; Victoria, R.L. 1982. Regional gains and losses of nitrogen in the Amazon basin. **Plant and soil**, 67:367-376.
- Santos, A.; Ribeiro, M.N.G. 1975. Nitrogênio na água do solo do ecossistema Campina Amazônica. **Acta Amazonica**, 2(5):173-182.

- Schmidt, S.; Stewart, G.R. 2003. $\delta^{15}\text{N}$ values of tropical savanna and monsoon forest species reflect root specialisations and soil nitrogen status. **Oecologia**, 134:569–577.
- Schulze, E.D.; Chapin, F.S.I.; Gebauer, G. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. **Oecologia**, 100:406–412.
- Singer, R.; Araújo, I.J.S. 1979. Litter decomposition and ectomycorrhiza in Amazonian forests I. A comparison of litter decomposing and ectomycorrhizal Basidiomycetes in latosol-terra-firme rain forest and white podzol campinarana. **Acta Amazonica**, 9(1): 25-41.
- Souza, L.A.G.; Silva, M.F.; Moreira, F.W. 1994. Capacidade de nodulação de cem leguminosas da Amazônia. **Acta Amazonica**, 24 (1):9-18.
- Statsoft, inc. Statistica. 2004. **Statistica 6.0**. Disponível em: <http://www.statsoft.com>.
- Stewart, R.R.; Schmidt, S.; Handley, L.L.; Turnbull, M.H.; Erskine, P.D.; Joly, C.A. 1995. ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. **Plant, cell and environment**, 18:85-90.
- Takeuchi, M. 1960a. A estrutura da vegetação na Amazônia II – As savanas do Norte da Amazônia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Botânica**, 7:1-13.
- Takeuchi, M. 1960b. A estrutura da vegetação na Amazônia. III – A mata de campina na região do Rio Negro. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi – Botânica**, 8:1-13.
- Thompson, D.R.; Bury, S.J.; Hobson, K.A.; Wassenaar, L.I.; Shannon, J.P. 2005. Stable isotopes in ecological studies. **Oecologia**, 144:517-519.
- Tsavkelova, E.A.; Lobakova, E.S.; Kolomeitseva, G.L.; Cherdyntseva, T.A.; Netrusov, A. I. 2003. Localization of Associative Cyanobacteria on the Roots of Epiphytic Orchids. **Microbiology**, 72(1):86–91.
- Turner, G.L.; Bergensen, F.J.; Tantala, H. 1983. Natural enrichment of ^{15}N during decomposition of plant material in soil. **Soil Biol. Biochem.**, 15:495-497.

- Veloso, H.P. 1962. Os grandes climaxes do Brasil. II – Considerações gerais sobre a vegetação da região amazônica. **Separata de Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, 69(3):393-403.
- Vieira, L.S.; Oliveira Filho, J.P. 1962. As Caatingas do Rio Negro. **Boletim Técnico do Instituto Agrônomo do Norte**, 2(7):1-63.
- 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. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. **Biogeochemistry**, 57/58: 1-45.
- Vitousek, P.M.; Sanford, R.L. 1986. Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17:137-167.
- Wada, E.; Iamizumi, R.; Takai, Y. 1984. Natural abundance of ¹⁵N soil organic matter with special reference to paddy soils in Japan: biogeochemical implications on the nitrogen cycle. **Geochemical Journal**, 18:109-123.
- Wania, R.; Hietz, P.; Wanek, W. 2002. Natural ¹⁵N abundance of epiphytes depends on the position within the forest canopy: source signals and isotope fractionation. **Plant, cell and environment**, 25:581-589.
- Welker, J.M.; Fahnestock, J.T.; Henry, G.H.R.; O'Dea, K.W.; Chimner, R.A. 2004. CO₂ exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. **Global Change Biology**, 10:1981-1995.
- Wood, N. T. 2001. Nodulation by numbers: the role of ethylene in symbiotic nitrogen fixation. **Trends in Plant Science**, 6(11):501-502.

APÊNDICES

APÊNDICE A – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional para as folhas de árvores estudadas.

Espécie	Concentração de N (%)	Razão C/N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>A. heterophylla</i>	2,18	22,81	-2,37
<i>A. heterophylla</i>	1,83	27,39	-3,22
<i>A. heterophylla</i>	2,22	23,07	-1,94
<i>A. heterophylla</i>	2,69	18,96	-0,43
<i>A. heterophylla</i>	2,12	24,05	0,14
<i>A. heterophylla</i>	2,62	19,29	-0,75
<i>A. heterophylla</i>	2,42	21,15	-0,41
<i>A. heterophylla</i>	2,41	21,17	-1,60
<i>A. heterophylla</i>	2,13	24,02	-1,68
<i>A. heterophylla</i>	2,45	20,54	-2,31
<i>P. heptaphyllum</i>	1,47	33,56	-5,58
<i>P. heptaphyllum</i>	1,81	25,90	-2,56
<i>P. heptaphyllum</i>	1,79	28,44	-3,77
<i>P. heptaphyllum</i>	1,64	29,39	-3,12
<i>P. heptaphyllum</i>	1,86	26,77	-2,82
<i>P. heptaphyllum</i>	1,81	27,48	-3,77
<i>P. heptaphyllum</i>	1,86	26,80	-5,95
<i>P. heptaphyllum</i>	1,40	36,15	-4,72
<i>P. heptaphyllum</i>	1,37	34,60	-6,61
<i>P. heptaphyllum</i>	1,53	33,29	-4,39
<i>C. nemorosa</i>	1,15	47,17	-8,51
<i>C. nemorosa</i>	1,23	44,25	-5,14
<i>C. nemorosa</i>	1,28	42,16	-4,46
<i>C. nemorosa</i>	1,18	45,54	-3,76
<i>C. nemorosa</i>	1,21	45,23	-4,33
<i>C. nemorosa</i>	1,22	45,50	-3,22
<i>C. nemorosa</i>	1,14	47,40	-3,73
<i>C. nemorosa</i>	1,03	51,44	-6,90
<i>C. nemorosa</i>	0,98	48,53	-8,46
<i>C. nemorosa</i>	1,10	47,47	-8,63
<i>M. argyrophylla</i>	1,06	48,07	-3,92
<i>M. argyrophylla</i>	1,21	41,49	-2,46
<i>M. argyrophylla</i>	1,24	40,53	-2,04
<i>M. argyrophylla</i>	1,23	41,70	-1,41
<i>M. argyrophylla</i>	1,28	39,67	-3,16
<i>M. argyrophylla</i>	1,30	39,47	-3,98
<i>M. argyrophylla</i>	1,20	41,79	-1,78
<i>M. argyrophylla</i>	1,17	43,33	-1,00
<i>M. argyrophylla</i>	1,10	45,63	-4,22
<i>M. argyrophylla</i>	1,04	49,27	-4,44
<i>O. spruceana</i>	1,14	45,71	-7,26
<i>O. spruceana</i>	1,61	33,23	-4,10
<i>O. spruceana</i>	1,17	43,78	-0,72
<i>O. spruceana</i>	0,97	53,01	1,60
<i>O. spruceana</i>	1,19	44,42	-0,17

<i>O. spruceana</i>	1,29	41,85	1,69
<i>O. spruceana</i>	0,81	63,15	-5,25
<i>O. spruceana</i>	0,99	52,38	-4,96
<i>O. spruceana</i>	1,14	44,95	-3,80
<i>O. spruceana</i>	0,91	54,73	-5,56
<i>P. schomgburkiana</i>	1,09	45,21	-8,42
<i>P. schomgburkiana</i>	0,94	53,28	-8,02
<i>P. schomgburkiana</i>	1,06	47,90	-5,45
<i>P. schomgburkiana</i>	1,00	50,42	-4,68
<i>P. schomgburkiana</i>	1,22	41,17	-5,36
<i>P. schomgburkiana</i>	1,07	46,28	-4,38
<i>P. schomgburkiana</i>	1,08	45,43	-5,11
<i>P. schomgburkiana</i>	0,99	50,72	-7,43
<i>P. schomgburkiana</i>	1,01	51,09	-6,99
<i>P. schomgburkiana</i>	0,98	51,05	-6,35
<i>P. duckei</i>	1,39	36,66	-5,50
<i>P. duckei</i>	1,38	35,16	-2,97
<i>P. duckei</i>	1,36	35,40	-3,33
<i>P. duckei</i>	1,30	38,92	-5,87
<i>P. duckei</i>	1,45	34,60	-1,90
<i>P. duckei</i>	1,30	36,65	-1,39
<i>P. duckei</i>	1,30	36,56	-3,77
<i>P. duckei</i>	1,09	41,12	-2,50
<i>P. duckei</i>	1,41	34,45	-3,48
<i>P. duckei</i>	1,36	36,07	-1,70
<i>M. opaca</i>	1,61	33,03	-2,69
<i>M. opaca</i>	1,88	27,98	-1,58
<i>M. opaca</i>	1,66	31,12	-3,00
<i>M. opaca</i>	1,58	32,66	-4,06
<i>M. opaca</i>	1,53	34,95	-3,43
<i>M. opaca</i>	1,57	31,73	-3,95
<i>M. opaca</i>	1,61	31,90	-6,48
<i>M. opaca</i>	1,59	32,06	-5,79
<i>M. opaca</i>	1,80	28,67	-7,38
<i>M. opaca</i>	2,11	28,53	-7,32
<i>A. heterophylla</i>	1,86	25,90	-2,85
<i>A. heterophylla</i>	1,78	26,88	-1,24
<i>A. heterophylla</i>	2,11	22,59	-2,38
<i>A. heterophylla</i>	2,34	20,75	-2,02
<i>A. heterophylla</i>	2,19	21,95	-1,55
<i>A. heterophylla</i>	1,75	28,03	0,15
<i>A. heterophylla</i>	2,61	18,40	0,05
<i>A. heterophylla</i>	1,93	24,88	-2,48
<i>A. heterophylla</i>	2,15	22,38	-3,03
<i>A. heterophylla</i>	2,58	18,58	-2,55
<i>P. heptaphyllum</i>	1,24	38,39	-6,25
<i>P. heptaphyllum</i>	1,56	30,85	-6,32
<i>P. heptaphyllum</i>	1,50	31,09	-5,27
<i>P. heptaphyllum</i>	1,57	30,10	-5,58
<i>P. heptaphyllum</i>	1,60	29,31	-5,70
<i>P. heptaphyllum</i>	1,71	26,92	-4,54
<i>P. heptaphyllum</i>	1,60	29,52	-4,79
<i>P. heptaphyllum</i>	1,32	35,97	-6,98
<i>P. heptaphyllum</i>	1,43	32,94	-5,11
<i>P. heptaphyllum</i>	1,47	32,45	-5,75
<i>C. nemorosa</i>	1,02	49,22	-5,80

<i>C. nemorosa</i>	0,96	50,53	-7,05
<i>C. nemorosa</i>	1,05	47,92	-6,52
<i>C. nemorosa</i>	0,97	50,53	-5,43
<i>C. nemorosa</i>	1,00	50,50	-4,04
<i>C. nemorosa</i>	1,17	42,49	-4,41
<i>C. nemorosa</i>	1,00	49,25	-7,21
<i>C. nemorosa</i>	1,07	46,92	-8,27
<i>C. nemorosa</i>	1,07	46,44	-7,11
<i>C. nemorosa</i>	0,94	53,62	-7,23
<i>M. argyrophylla</i>	0,92	52,01	-5,47
<i>M. argyrophylla</i>	1,07	44,32	-4,46
<i>M. argyrophylla</i>	1,02	47,83	-3,52
<i>M. argyrophylla</i>	1,18	41,19	-4,94
<i>M. argyrophylla</i>	1,03	46,51	-2,70
<i>M. argyrophylla</i>	1,00	41,76	-3,08
<i>M. argyrophylla</i>	1,02	45,98	-3,48
<i>M. argyrophylla</i>	1,06	45,67	-0,93
<i>M. argyrophylla</i>	1,10	43,76	-3,36
<i>M. argyrophylla</i>	0,93	49,29	-4,52
<i>O. spruceana</i>	0,84	59,80	-3,54
<i>O. spruceana</i>	0,90	55,80	-7,57
<i>O. spruceana</i>	0,99	50,49	-4,36
<i>O. spruceana</i>	1,05	47,07	-4,25
<i>O. spruceana</i>	1,14	43,73	-1,48
<i>O. spruceana</i>	1,06	45,62	-3,09
<i>O. spruceana</i>	0,98	51,34	-4,24
<i>O. spruceana</i>	0,97	50,96	-5,40
<i>O. spruceana</i>	0,87	57,00	-8,72
<i>O. spruceana</i>	1,01	49,46	-7,95
<i>P. schomgburkiana</i>	1,01	48,97	-7,93
<i>P. schomgburkiana</i>	1,18	41,18	-7,57
<i>P. schomgburkiana</i>	0,93	53,96	-7,21
<i>P. schomgburkiana</i>	1,07	45,71	-5,73
<i>P. schomgburkiana</i>	1,01	48,74	-4,82
<i>P. schomgburkiana</i>	1,14	46,61	-5,27
<i>P. schomgburkiana</i>	1,08	44,61	-3,48
<i>P. schomgburkiana</i>	1,03	45,81	-7,35
<i>P. schomgburkiana</i>	1,02	48,66	-8,18
<i>P. schomgburkiana</i>	1,11	44,74	-4,98
<i>P. duckei</i>	1,29	37,10	-4,71
<i>P. duckei</i>	1,08	45,25	-4,68
<i>P. duckei</i>	1,34	36,06	-4,75
<i>P. duckei</i>	1,44	33,23	-4,33
<i>P. duckei</i>	1,26	37,72	-3,33
<i>P. duckei</i>	1,24	48,63	-4,89
<i>P. duckei</i>	1,12	41,71	-4,90
<i>P. duckei</i>	1,29	38,34	-5,27
<i>P. duckei</i>	1,32	36,19	-2,43
<i>P. duckei</i>	1,32	36,99	-4,32
<i>M. opaca</i>	1,50	33,79	-7,57
<i>M. opaca</i>	1,60	32,34	-6,75
<i>M. opaca</i>	1,42	35,94	-6,90
<i>M. opaca</i>	1,60	31,15	-6,27
<i>M. opaca</i>	1,52	33,78	-3,55
<i>M. opaca</i>	1,40	36,40	-5,95
<i>M. opaca</i>	1,75	30,26	-7,04

<i>M. opaca</i>	1,38	37,21	-4,87
<i>M. opaca</i>	1,61	32,02	-6,62
<i>M. opaca</i>	1,53	33,27	-6,06
<i>A. heterophylla</i>	2,18	23,58	-2,35
<i>A. heterophylla</i>	2,15	23,20	-2,20
<i>A. heterophylla</i>	2,17	22,72	-1,24
<i>A. heterophylla</i>	2,08	24,02	-2,03
<i>A. heterophylla</i>	1,97	25,04	-0,89
<i>A. heterophylla</i>	2,04	24,59	-1,72
<i>A. heterophylla</i>	1,79	28,56	-1,61
<i>A. heterophylla</i>	2,04	24,58	-1,45
<i>A. heterophylla</i>	2,07	23,99	-2,05
<i>A. heterophylla</i>	1,64	29,97	-2,02
<i>P. heptaphyllum</i>	1,01	52,73	-7,33
<i>P. heptaphyllum</i>	1,29	38,80	-6,08
<i>P. heptaphyllum</i>	1,58	30,43	-4,90
<i>P. heptaphyllum</i>	1,39	35,13	-5,98
<i>P. heptaphyllum</i>	1,22	38,89	-6,09
<i>P. heptaphyllum</i>	1,34	36,44	-6,99
<i>P. heptaphyllum</i>	1,42	34,26	-6,48
<i>P. heptaphyllum</i>	1,44	33,66	-4,73
<i>P. heptaphyllum</i>	1,43	32,89	-5,16
<i>P. heptaphyllum</i>	1,41	33,41	-3,88
<i>C. nemorosa</i>	1,15	42,56	-9,31
<i>C. nemorosa</i>	1,50	32,54	-5,79
<i>C. nemorosa</i>	1,23	40,71	-3,04
<i>C. nemorosa</i>	1,05	48,94	-7,34
<i>C. nemorosa</i>	1,12	44,66	-6,13
<i>C. nemorosa</i>	1,25	42,13	-7,63
<i>C. nemorosa</i>	1,15	44,17	-8,84
<i>C. nemorosa</i>	1,10	45,15	-6,15
<i>C. nemorosa</i>	1,02	49,73	-7,87
<i>C. nemorosa</i>	0,98	51,92	-6,93
<i>M. argyrophylla</i>	1,05	46,66	-3,14
<i>M. argyrophylla</i>	1,07	45,42	-5,30
<i>M. argyrophylla</i>	1,06	48,73	-4,95
<i>M. argyrophylla</i>	0,99	50,29	-4,92
<i>M. argyrophylla</i>	0,99	49,81	-5,10
<i>M. argyrophylla</i>	1,04	48,71	-5,15
<i>M. argyrophylla</i>	0,97	50,91	-6,71
<i>M. argyrophylla</i>	1,00	50,17	-5,19
<i>M. argyrophylla</i>	1,11	45,55	-3,56
<i>M. argyrophylla</i>	1,03	47,87	-4,39
<i>O. spruceana</i>	0,89	56,44	-5,03
<i>O. spruceana</i>	0,91	55,37	-5,21
<i>O. spruceana</i>	0,87	56,45	-5,74
<i>O. spruceana</i>	1,15	42,75	-5,06
<i>O. spruceana</i>	1,01	49,60	-3,99
<i>O. spruceana</i>	0,79	64,00	-3,55
<i>O. spruceana</i>	0,85	58,56	-8,56
<i>O. spruceana</i>	1,00	49,82	-4,30
<i>O. spruceana</i>	0,84	59,69	-6,05
<i>O. spruceana</i>	1,10	45,12	-4,50
<i>P. schomgburkiana</i>	1,04	46,32	-8,53
<i>P. schomgburkiana</i>	1,13	43,22	-7,80
<i>P. schomgburkiana</i>	1,01	48,59	-5,87

<i>P. schomgburkiana</i>	0,99	50,37	-6,50
<i>P. schomgburkiana</i>	1,12	43,92	-6,25
<i>P. schomgburkiana</i>	0,87	59,81	-7,51
<i>P. schomgburkiana</i>	0,96	51,67	-8,89
<i>P. schomgburkiana</i>	1,02	49,16	-7,92
<i>P. schomgburkiana</i>	1,16	41,58	-6,91
<i>P. schomgburkiana</i>	1,02	48,95	-6,34
<i>P. duckei</i>	1,10	45,32	-4,98
<i>P. duckei</i>	0,98	50,44	-4,17
<i>P. duckei</i>	1,15	42,30	-4,22
<i>P. duckei</i>	1,25	39,16	-4,71
<i>P. duckei</i>	1,23	39,51	-3,37
<i>P. duckei</i>	1,13	41,07	-3,55
<i>P. duckei</i>	1,19	40,80	-3,43
<i>P. duckei</i>	1,22	39,21	-5,07
<i>P. duckei</i>	1,26	37,82	-3,45
<i>P. duckei</i>	1,22	39,05	-2,72
<i>M. opaca</i>	1,41	35,48	-9,64
<i>M. opaca</i>	1,78	33,88	-6,37
<i>M. opaca</i>	1,78	29,13	-5,18
<i>M. opaca</i>	1,61	31,72	-7,07
<i>M. opaca</i>	1,00	48,58	-7,04
<i>M. opaca</i>	1,48	35,13	-7,59
<i>M. opaca</i>	1,50	33,18	-6,16
<i>M. opaca</i>	1,40	34,82	-6,58
<i>M. opaca</i>	1,51	34,26	-6,26
<i>M. opaca</i>	1,41	35,53	-6,31
<i>A. heterophylla</i>	2,20	22,57	-2,13
<i>A. heterophylla</i>	1,91	25,77	-0,96
<i>A. heterophylla</i>	2,03	24,06	-1,97
<i>A. heterophylla</i>	1,99	24,95	-1,85
<i>A. heterophylla</i>	2,25	21,52	-1,38
<i>A. heterophylla</i>	2,73	17,52	-1,26
<i>A. heterophylla</i>	1,99	24,27	-0,76
<i>A. heterophylla</i>	2,35	20,35	-1,96
<i>A. heterophylla</i>	2,49	19,34	-0,44
<i>A. heterophylla</i>	2,48	19,37	-0,55
<i>P. heptaphyllum</i>	1,37	35,68	-4,20
<i>P. heptaphyllum</i>	1,52	31,03	-5,69
<i>P. heptaphyllum</i>	1,52	31,77	-5,67
<i>P. heptaphyllum</i>	1,50	32,11	-7,49
<i>P. heptaphyllum</i>	1,51	31,76	-7,64
<i>P. heptaphyllum</i>	1,48	32,34	-8,22
<i>P. heptaphyllum</i>	1,44	33,05	-6,76
<i>P. heptaphyllum</i>	1,58	30,86	-7,42
<i>P. heptaphyllum</i>	1,48	31,53	-3,69
<i>P. heptaphyllum</i>	1,58	30,23	-3,54
<i>C. nemorosa</i>	0,92	54,63	-8,02
<i>C. nemorosa</i>	1,18	41,71	-6,94
<i>C. nemorosa</i>	0,99	51,20	-6,14
<i>C. nemorosa</i>	0,94	52,82	-7,91
<i>C. nemorosa</i>	1,06	48,64	-7,91
<i>C. nemorosa</i>	0,92	53,81	-8,83
<i>C. nemorosa</i>	0,99	51,37	-7,07
<i>C. nemorosa</i>	1,06	46,73	-5,97
<i>C. nemorosa</i>	1,09	44,95	-4,71

<i>C. nemorosa</i>	1,00	49,08	-4,63
<i>M. argyrophylla</i>	1,09	45,78	-2,53
<i>M. argyrophylla</i>	1,07	46,52	-3,91
<i>M. argyrophylla</i>	0,96	51,07	-6,80
<i>M. argyrophylla</i>	1,06	45,10	-4,84
<i>M. argyrophylla</i>	0,80	61,56	-5,31
<i>M. argyrophylla</i>	0,98	51,20	-5,98
<i>M. argyrophylla</i>	0,99	48,93	-3,80
<i>M. argyrophylla</i>	1,11	43,60	-2,80
<i>M. argyrophylla</i>	1,24	38,40	-0,21
<i>M. argyrophylla</i>	1,13	41,82	-1,86
<i>O. spruceana</i>	0,97	50,31	-6,88
<i>O. spruceana</i>	0,83	59,59	-6,30
<i>O. spruceana</i>	1,00	50,01	-6,64
<i>O. spruceana</i>	0,96	50,93	-6,55
<i>O. spruceana</i>	0,95	52,44	-8,00
<i>O. spruceana</i>	0,77	66,19	-6,54
<i>O. spruceana</i>	0,92	54,32	-0,50
<i>O. spruceana</i>	0,95	53,95	0,75
<i>O. spruceana</i>	0,90	52,45	1,04
<i>O. spruceana</i>	0,91	53,31	1,60
<i>P. schomgburkiana</i>	0,90	57,30	-7,61
<i>P. schomgburkiana</i>	0,95	53,76	-9,01
<i>P. schomgburkiana</i>	0,99	51,51	-8,90
<i>P. schomgburkiana</i>	1,15	43,71	-7,89
<i>P. schomgburkiana</i>	1,21	43,34	-7,17
<i>P. schomgburkiana</i>	1,19	41,56	-5,44
<i>P. schomgburkiana</i>	1,07	47,18	-5,92
<i>P. schomgburkiana</i>	1,18	41,94	-6,04
<i>P. schomgburkiana</i>	1,12	43,37	-5,41
<i>P. schomgburkiana</i>	1,19	42,52	-5,43
<i>P. duckei</i>	1,03	50,06	-5,83
<i>P. duckei</i>	1,35	37,69	-4,72
<i>P. duckei</i>	1,23	40,08	-2,62
<i>P. duckei</i>	1,27	39,60	-4,71
<i>P. duckei</i>	1,37	36,64	-5,03
<i>P. duckei</i>	1,25	40,26	-3,83
<i>P. duckei</i>	1,24	41,94	-5,09
<i>P. duckei</i>	1,30	39,36	-5,41
<i>P. duckei</i>	1,03	46,97	-5,10
<i>P. duckei</i>	1,04	47,42	-5,32
<i>M. opaca</i>	1,72	30,99	-6,61
<i>M. opaca</i>	1,73	31,08	-5,15
<i>M. opaca</i>	1,47	35,94	-5,33
<i>M. opaca</i>	1,46	37,67	-8,30
<i>M. opaca</i>	1,29	40,24	-9,02
<i>M. opaca</i>	1,52	34,48	-7,99
<i>M. opaca</i>	1,58	33,61	-9,00
<i>M. opaca</i>	1,71	30,60	-6,86
<i>M. opaca</i>	1,52	34,85	-6,08
<i>M. opaca</i>	1,65	33,26	-5,11

APÊNDICE B – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional dos solos das áreas estudadas.

Código de campo	Concentração de N (%)	Razão C/N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
P1-A (0-5)	0,04	21,43	4,37
P1-A (5-10)	0,04	18,04	4,94
P1-A (10-20)	0,02	22,69	5,01
P1-A (20-30)	0,01	16,94	7,99
P1-A (30-40)	0,01	12,73	9,36
P1-A (40-50)	0,01	10,62	10,84
P1-B (0-5)	0,02	21,33	3,39
P1-B (5-10)	0,02	24,88	4,47
P1-B (10-20)	0,01	22,69	3,91
P1-B (20-30)	0,01	20,51	5,99
P1-B (30-40)	0,01	18,27	5,85
P1-B (40-50)	0,01	16,08	7,48
P1-C (0-5)	0,03	22,91	4,13
P1-C (5-10)	0,02	19,33	5,62
P1-C (10-20)	0,01	18,62	5,97
P1-C (20-30)	0,01	19,39	7,49
P1-C (30-40)	0,01	17,79	7,32
P1-C (40-50)	0,01	14,79	9,50
P1-D (0-5)	0,03	18,82	4,51
P1-D (5-10)	0,02	16,98	6,11
P1-D (10-20)	0,01	19,23	6,46
P1-D (20-30)	0,01	19,14	7,90
P1-D (30-40)	0,01	18,14	6,91
P1-D (40-50)	0,00	13,10	10,22
P1-E (0-5)	0,04	19,26	4,44
P1-E (5-10)	0,02	18,31	5,25
P1-E (10-20)	0,03	23,02	5,76
P1-E (20-30)	0,02	22,77	7,04
P1-E (30-40)	0,02	21,52	7,48
P1-E (40-50)	0,01	15,64	9,10
P3-A (0-5)	0,02	18,84	4,01
P3-A (5-10)	0,01	12,30	6,74
P3-A (10-20)	0,01	20,32	8,02
P3-A (20-30)	0,01	15,79	7,61
P3-A (30-40)	0,01	13,13	9,60
P3-A (40-50)	0,00	10,91	12,06
P3-B (0-5)	0,03	22,86	3,64
P3-B (5-10)	0,02	24,54	5,40
P3-B (10-20)	0,01	22,59	3,53
P3-B (20-30)	0,01	19,74	6,23
P3-B (30-40)	0,01	18,38	6,20
P3-B (40-50)	0,01	18,16	6,12
P3-C (0-5)	0,04	23,22	3,03
P3-C (5-10)	0,03	20,54	5,54
P3-C (10-20)	0,02	19,78	6,20
P3-C (20-30)	0,01	18,39	7,22
P3-C (30-40)	0,01	17,75	7,83
P3-C (40-50)	0,01	15,67	7,60
P3-D (0-5)	0,04	19,39	5,44
P3-D (5-10)	0,02	15,31	8,79

P3-D (10-20)	0,01	20,35	6,11
P3-D (20-30)	0,01	20,49	7,88
P3-D (30-40)	0,01	18,55	6,35
P3-D (40-50)	0,01	15,13	11,60
P3-E (0-5)	0,04	19,72	3,92
P3-E (5-10)	0,03	20,69	6,45
P3-E (10-20)	0,03	23,24	6,05
P3-E (20-30)	0,02	24,07	6,24
P3-E (30-40)	0,01	22,19	8,04
P3-E (40-50)	0,01	17,65	7,88
P4-A (0-5)	0,02	19,83	3,84
P4-B (0-5)	0,02	14,86	0,84
P4-C (0-5)	0,01	19,87	1,63
P4-D (0-5)	0,02	19,28	3,62
P4-E (0-5)	0,03	18,40	4,37
P2-A (0-5)	0,02	19,95	3,85
P2-B (0-5)	0,04	17,28	2,21
P2-C (0-5)	0,03	22,79	3,25
P2-D (0-5)	0,06	26,00	1,85
P2-E (0-5)	0,05	17,59	3,26

APÊNDICE C – Planilha com os dados brutos referentes às análises isotópica e nutricional das epífitas estudadas.

Espécie	Família	Concentração de N (%)	Razão C/N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,18	22,81	-2,37
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,18	23,58	-2,35
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,78	26,88	-1,24
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,22	23,07	-1,94
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,86	25,9	-2,85
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,115	24,045	0,135
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,91	25,77	-0,96
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,03	24,06	-1,97
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,99	24,95	-1,85
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,73	17,52	-1,26
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,11	22,59	-2,38
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,34	20,75	-2,02
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,19	21,945	-1,55
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,93	24,88	-2,48
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,575	18,575	-2,55
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,15	23,2	-2,2
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,08	24,02	-2,03
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,83	48,545	-3,22
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,45	21,5	-0,27
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,41	26,79	-2,28
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,35	21,91	-1,7
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,115	30,7	-1,645
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,2	62,55	-2,13
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,99	60,93	-1,85
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,24	32,24	-0,6
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,93	34,22	-1,59
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,99	42,71	-0,39
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,1	70,92	-2,33
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,03	25,74	-1,51
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	2,185	49,85	-1,205
<i>A. heterophylla</i>	Caesalpiniaceae	1,79	51,04	-1,61
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1,64	23,465	-1,15
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1,39	30,89	-1,93
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1,36	31,13	-0,69
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	2,08	20,76	3,84
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1,65	21,51	-1,23
<i>Anthurium gracile</i>	Araceae	1,96	23,87	-2,44
<i>Anthurium bonplandii</i>	Araceae	1,64	26,33	0,34
<i>Anthurium bonplandii</i>	Araceae	1,01	30,01	-0,23
<i>Anthurium bonplandii</i>	Araceae	1,48	23,99	-2,36
<i>Anthurium bonplandii</i>	Araceae	1,13	77,69	-1,53
<i>Anthurium bonplandii</i>	Araceae	0,57	56,44	-4,46
<i>Streptocalyx poeppigii</i>	Bromeliaceae	0,68	65,38	0,38
<i>Streptocalyx poeppigii</i>	Bromeliaceae	1,275	33,17	0,075
<i>Streptocalyx poeppigii</i>	Bromeliaceae	0,63	25,22	-2,72
<i>Streptocalyx poeppigii</i>	Bromeliaceae	0,91	41,07	-3,51
<i>Aechmea mertensii</i>	Bromeliaceae	0,82	52,91	-0,27
<i>Aechmea mertensii</i>	Bromeliaceae	0,905	20,34	-3,73
<i>Aechmea mertensii</i>	Bromeliaceae	0,73	24,95	-2,27
<i>Guzmania brasiliensis</i>	Bromeliaceae	1,24	26,54	-0,13

<i>Guzmania brasiliensis</i>	Bromeliaceae	0,89	39,05	-3,71
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	0,98	50,43	-4,33
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,14	43,79	-2,66
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,68	21,28	-2,24
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,81	56,05	-2,21
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,59	89,27	-4,81
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,75	65,66	-5,54
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,8	60,71	-4,81
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,91	57,14	-3,13
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,84	60,5	-2,79
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,72	73,6	-4,1
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,64	80,59	-5,83
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,89	55,64	-1,36
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,86	57,35	-2,53
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,81	54,64	-1,15
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,89	54,36	-3,6
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,78	64,4	-3,89
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,965	47,05	-1,185
<i>Octomeria brevifolia</i>	Orchidaceae	0,91	50,785	-4,06
<i>Octomeria brevifolia</i>	Orchidaceae	0,81	59,08	-5,91
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	1,03	51,44	-6,9
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	0,995	49,25	-7,21
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	1,15	42,56	-9,31
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	1,01	51,12	-3,72
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	1,295	39,1	-2,78
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	0,89	54,93	-8,3
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	1,04	48,9	-7,42
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	0,93	55,53	-9,16
<i>C. nemorosa</i>	Clusiaceae	0,96	53,64	-7,8
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,15	44,05	-5,67
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	0,87	57,4	-3,85
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	0,92	48,49	-3,325
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,865	50,54	-2,675
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,95	47,9	-1,65
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,74	65	-2,95
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	0,95	50,72	-3,23
<i>Octomeria brevifolia</i>	Orchidaceae	0,74	63,29	-5,03
<i>Octomeria brevifolia</i>	Orchidaceae	0,94	48,48	-2,28
<i>M. opaca</i>	Sapindaceae	1,58	32,66	-4,06
<i>M. opaca</i>	Sapindaceae	2,11	28,53	-7,32
<i>M. opaca</i>	Sapindaceae	1,41	35,48	-9,64
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	1,02	49,16	-2,02
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	1,01	49,02	-2,8
<i>Aechmea mertensii</i>	Bromeliaceae	1,74	24,85	0,22
<i>O spruceana</i>	Ochnaceae	0,89	48,33	-5,03
<i>O. spruceana</i>	Ochnaceae	0,965	50,31	-6,88
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,02	48,33	-4,6
<i>Streptocalyx poeppigii</i>	Bromeliaceae	0,56	77,91	4,07
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,29	38,34	-5,27
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,25	39,16	-4,71
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,295	36,56	-3,77
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,04	47,42	-5,315
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,29	38,34	-5,27
<i>P. duckei</i>	Rubiaceae	1,13	41,07	-3,55
<i>Guzmania brasiliensis</i>	Bromeliaceae	0,51	28,56	-0,835
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	0,955	56,135	-4,23

<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,26	40,06	-3,17
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	0,94	51,98	-3,79
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,09	46,34	-6,27
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,05	45,73	-4,26
<i>P. schomgburkiana</i>	Sapotaceae	0,9	57,3	-7,61
<i>P. schomgburkiana</i>	Sapotaceae	0,83	62,16	-8,81
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,66	76,83	-3,725
<i>Octomeria brevifolia</i>	Orchidaceae	0,6	80,57	-5,44
<i>P. heptaphyllum</i>	Burseraceae	1,47	33,13	-4,15
<i>P. heptaphyllum</i>	Burseraceae	1,27	38,41	-7,31
<i>Encyclia fragans</i>	Orchidaceae	1,12	42,55	-1,81
<i>Maxillaria xylobiiflora</i>	Orchidaceae	0,77	62,95	-2,18
<i>Maxillaria superflua</i>	Orchidaceae	1,01	45,97	-2,87