

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**O papel das leguminosas na dinâmica de nutrientes em uma
Floresta Ombrófila Densa de Terra-Baixas e Montana situadas no
Parque Estadual da Serra do Mar, núcleos de Picinguaba e Santa
Virgínia**

Sílvia Rafaela Machado Lins

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestra em Ciências. Área de concentração:
Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2013**

Sílvia Rafaela Machado Lins
Bacharel em Ciências Biológicas

**O papel das leguminosas na dinâmica de nutrientes em uma
Floresta Ombrófila Densa de Terra-Baixas e Montana situadas no
Parque Estadual da Serra do Mar, núcleos de Picinguaba e Santa
Virgínia**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:
Prof. Dr. LUIZ ANTONIO MARTINELLI

Dissertação apresentada para obtenção do título
de Mestra em Ciências. Área de concentração:
Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2013**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP**

Lins, Sílvia Rafaela Machado

O papel das leguminosas na dinâmica de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa de Terra-Baixas e Montana situadas no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleos de Picinguaba e Santa Virgínia / Sílvia Rafaela Machado Lins. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - -Piracicaba, 2013. 89 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 2013.

1. Fabaceae 2. Fixação de Nitrogênio 3. Florestas tropicais 4. Gradiente Altitudinal
5. Leguminosas 6. Mata Atlântica 7. Nitrogênio I. Título

CDD 634.90913
L759p

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

Aos meus pais, Marta e Silvio, pelo amor e calor que sinto ao estar ao lado ou mesmo distante deles, por acreditarem que sou capaz de alcançar qualquer meta almejada e por terem me proporcionado a base intelectual que me permite hoje estar concluindo uma etapa da minha vida, sonhada por mim e por eles!

Ao meu irmão, Augusto, por constantemente me ensinar a praticidade de se viver, enfrentando meus medos sem tirar o foco dos meus objetivos de vida!

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus por todas as conquistas pessoais e profissionais. Sinto Sua presença em cada momento, cada segundo vivido!

Ao meu orientador Luiz Antonio Martinelli por ter me dado a oportunidade de hoje estar no LEI - Esalq/CENA, trabalhando em um lugar onde me sinto em casa. Agradeço também por todo apoio e incentivos prestados nos momentos difíceis, pelo amigo-professor que é e pela sua eterna disposição em ajudar, dar conselhos e transmitir ensinamentos com muita paciência. Um mestre no sentido real da palavra! Muito o admiro e muito tenho a agradecer!

Aos primos e tios: Miriam, Leni, Guata, Amparo, Amauri, Renata, Lucimara, Tita e Fátima. Agradeço pela torcida de sempre, pela vibração a cada conquista e apoio quando as pedrinhas indesejadas apareceram no meu caminho!

À Jú (Juliana Gragnani) por sua amizade sem limites, pelo apoio e amor incondicional de irmã, sem os quais tudo teria se tornado muito mais difícil na minha caminhada.

À Sil (Silvia Mardegan) pela acolhida calorosa quando vim fazer a prova de seleção do mestrado e ao abrir as portas da sua casa para que eu pudesse fazer parte do seu ambiente mais íntimo, além de todos os conhecimentos compartilhados. Serei eternamente grata!

Ao Era (Eráclito Sousa Neto) por trazer grandes momentos de alegria para a minha vida piracicabana... já sinto saudades!

À Ná (Natássia Bonini) pelas nossas longas conversas, desabafos e amizade verdadeira.

À Lú (Luciana Coletta) e à Bethe (Elizabethe Ravagnani) pela amizade, preparo e ajuda no campo, ensinamentos no processamento das amostras e pelos vários momentos divertidos ao longo desse período!

À Daninha e à Nina que mesmo à distância estão sempre presentes em minha vida demonstrando preocupação, apoio, amor, carinho e o valor que verdadeiras amizades têm para tornar a jornada mais suave e divertida...amo vocês!

Aos amigos Tati, Duzão, Robson, Luiz Felipe (Urso), Lulú, Melissa e Álvaro Borba pela amizade e contribuição no meu crescimento intelectual, pois mesmo que não nos demos conta, cada pequena dúvida tirada ou ajuda prestada faz parte desse progresso.

Ao Edmar por ter contribuído diretamente na realização desse trabalho, pelos momentos de descontração vividos ao longo desses quase 2 anos de convívio, idas ao campo e companheirismo. Agradeço, também, ao “mateiro” Wagner.

À Fabiana por me orientar no preparo e processamento das amostras a serem analisadas e, também, à Toninha, Geraldo, Prof. Marcelo e ao Plínio pelas análises isotópicas realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica – LEI.

À Mara Casarin (PPGI-EA), Roberta Ramiro e Silvia Zinsly pelas orientações burocráticas.

À FAPESP pela bolsa de mestrado concedida.

Ao Prof. Takashi Muraoka e sua equipe do Laboratório de Fertilidade do Solo - CENA pelas análises químicas das amostras.

Aos professores José Gomes Chaves, Denise Wanderlei e Vânia Andrade pela confiança e incentivos prestados sempre com muito carinho.

Aos amigos do LEI que direta ou indiretamente contribuíram para a realização de cada etapa do meu trabalho.

A todos os amigos e parentes que torcem, vibram e estão sempre presentes no meu caminhar.

Obrigada!

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT	11
1 INTRODUÇÃO	13
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	17
2.1 Floresta Tropical Atlântica, suas Diferentes Fisionomias e Características	17
2.2 Nitrogênio.....	18
2.3. Leguminosas e a Fixação Biológica de N.....	23
2.4 Técnica de Isótopos Estáveis na Ecologia	25
2.4.1 $\delta^{15}\text{N}$ na Fixação Biológica de Nitrogênio.....	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	29
3.1 Área de Estudo.....	29
3.1.1 Descrição das áreas de estudo	29
3.1.2 Núcleo Picinguaba	30
3.1.3 Núcleo Santa Virgínia.....	31
3.2 Delineamento Amostral	33
3.3 Análises químicas e isotópicas.....	40
3.4 Análises estatísticas.....	41
4 RESULTADOS.....	43
4.1 Composição isotópica foliar.....	43
4.1.1 $\delta^{15}\text{N}$ foliar e suas variações nas leguminosas e não leguminosas.....	43
4.2 Composição nutricional foliar	44
4.2.1 Concentração foliar de N.....	44
4.2.2 Concentração foliar de P	45
4.2.3 Concentração foliar de Ca.....	46
4.2.4 Relação entre C e N foliares - razão C:N	47
4.2.5 Relação entre N e P foliares - razão N:P.....	48
5 DISCUSSÃO	55
6 CONCLUSÕES	61
REFERÊNCIAS.....	63
ANEXOS	75

RESUMO

O papel das leguminosas na dinâmica de nutrientes em uma Floresta Ombrófila Densa de Terra-Baixas e Montana situadas no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleos de Picinguaba e Santa Virgínia

Dentre as diversas famílias botânicas presentes na Mata Atlântica, as Fabaceae (leguminosas) apresentam grande importância, tanto pela sua abundância e ampla distribuição, como por desempenhar um papel importante no ciclo do nitrogênio (N). Levantamentos realizados em duas fisionomias florestais da Floresta Tropical Atlântica, situadas ao longo de um gradiente altitudinal (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e Florestas Ombrófila Densa Montana), mostraram uma maior disponibilidade de N nas Terras Baixas em relação à floresta Montana. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi investigar o papel das leguminosas potencialmente fixadoras de N nessas duas fisionomias florestais. Para atingir esse objetivo, foram determinados os conteúdos de N e C, além da composição isotópica do N, nas folhas das leguminosas nodulantes (F+) ou não (F-), e nas folhas de não leguminosas (NF). As coletas foram feitas em uma parcela situada na floresta Montana e em duas parcelas na floresta de Terras Baixas. Analisaram-se 207 amostras foliares e considerando os dois gradientes altitudinais, a média do $\delta^{15}\text{N}$ foi menor nas F+ ($0.4 \pm 1.2\text{‰}$) em relação a das NF ($1.6 \pm 1.8\text{‰}$), mas não significativa quando comparada ao valor médio das F- ($1.4 \pm 1.3\text{‰}$). O valor médio para a concentração de N nas F+ foi mais elevado do que nas NF e F-. Para as concentrações de P não houve diferença entre F+, F- e NF. A concentração de Ca foi mais elevada nas NF do que nas F+, sem diferença significativa em relação às F-. A razão C:N foi maior nas NF ao comparar-se com as F+ e F-, mas sem diferença significativa das NF em relação às F-. O valor médio da razão N:P foi mais elevado nas F+, sem diferir das F-. As Terras Baixas apresentaram maiores valores médios de $\delta^{15}\text{N}$, P e Ca, e menores razões C:N e N:P. Ao considerar a interação entre altitude e capacidade de nodulação, o valor médio do $\delta^{15}\text{N}_{\text{NF}}$ foi significativamente maior nas Terras Baixas, mas sem diferença para plantas F+ entre fisionomias. A concentração de N foi menor nas NF em relação às F+ nas duas altitudes, porém, entre as duas altitudes não houve diferença significativa entre as plantas. Para o P_{NF} , as concentrações foram maiores nas Terras Baixas, mas sem diferença entre altitudes para o valor médio de $P_{\text{F+}}$. O Ca foi mais elevado nas Terras Baixas, tanto para as NF quanto para F+. A razão $C:N_{\text{NF}}$ foi menor nas Terras Baixas, não demonstrando diferenças entre fisionomias nas plantas F+. N:P nas NF apresentou valor médio mais elevado nas Terras Baixas, mas sem diferença significativa para $N:P_{\text{F+}}$. Foi possível confirmar que as leguminosas apresentam concentrações distintas de nutrientes em relação a outras espécies, as quais podem interferir na decomposição da matéria orgânica e na dinâmica do ciclo de N dessas fisionomias florestais da Mata Atlântica. Mas, não foi detectado que as leguminosas estavam ativamente fixando nitrogênio atmosférico.

Palavras-chave: Fixação de Nitrogênio; Gradiente Altitudinal; Fabaceae; Mata Atlântica; Nitrogênio

ABSTRACT

The role of legumes tree in the nutrient dynamics in an Atlantic Forest of the State Park Serra do Mar, Santa Virgínia and Picinguaba units, State of São Paulo, Brazil

Among several botanical families present in the coastal Atlantic Forest, the Fabaceae family has a significant ecological role not only due its abundance and wide distribution, but as well as for having an important role in the terrestrial nitrogen (N) cycle. Studies conducted by our group have shown that Atlantic tropical forest located in lower altitudes (Terras Baixas) has a more open nitrogen cycle, while, at higher altitudes (Montana Forest) has a more closed nitrogen cycle. Under this scenario the main objective of this project was to investigate the role of Fabaceae on the N and other nutrients cycles in two Atlantic forests, with distinct characteristics of the N cycle. One with an open nitrogen cycle located at 100 m of altitude and another with a closed nitrogen cycle located at 1000 m of altitude. A number of 207 leaf samples was analysed and considering the total sample within the two altitudinal gradients, $\delta^{15}\text{N}$ mean value was lower in F+ ($0.4 \pm 1.2 \text{ ‰}$) relative to the NF ($01.06 \pm 01.08 \text{ ‰}$) but not different when compared to average value of F- ($1.4 \pm 1.3 \text{ ‰}$). The mean value for the concentration of the $\text{N}_{\text{F+}}$ showed higher than the F- and NF. P concentrations did not differ between F+, F- and NF. Ca was higher than in $\text{NF}_{\text{F+}}$, with no significant difference in relation to F-. C:N ratio was higher in NF when comparing with the F+ and F-, but did not differ to $\text{NF}_{\text{F-}}$. Average value of N:P ratio was higher in F+, but did not show difference to F-. The Lowland had higher mean values of $\delta^{15}\text{N}$, P and Ca, lower C:N and N:P ratios, but no significant difference in the concentration of N compared to Montana. When considering the interaction between altitude and nodulation, the average $\delta^{15}\text{N}_{\text{NF}}$ was significantly higher in the Lowland, but no difference for F+ was observed between the sites. F- were not observed in the Lowland. The N concentration was lower in NF compared to F+ in the two altitudes, however, between these parameters and in different altitudes, there was no difference. P_{NF} concentrations were higher in the Lowland, but no difference between altitudes for the average $\text{P}_{\text{F+}}$ was observed. Ca was higher in Lowland for both NF and for F+. The C:N_{NF} ratio was lower in the Lowland, showing no differences between the sites in F+ plants. N:P ratio in NF was higher in the Lowland, but there was no significant difference in $\text{N:P}_{\text{F+}}$. With the data presented the paradox related to N richness in tropical forests and the absence of fixation in this environment continues. It can be conclude because it was the legumes are not fixing, even when comparing the different physical conditions and nutrient availability. However, it was confirmed that legumes have different concentrations of nutrients in their tissues over other species which may interfere with the decomposition of organic matter and in the N cycle of the ecosystem.

Keywords: Altitudinal Range; Atlantic Forest; Fabaceae; Nitrogen; Nitrogen Fixation

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Tropical Atlântica (Floresta Ombrófila Densa) localiza-se ao longo da costa brasileira e é caracterizada pela elevada diversidade e endemismo, sendo tão diversa quanto à Floresta Amazônica (MORELATTO; HADDAD, 2000; TALORA; MORELLATO, 2000). Tais características são, também, influenciadas pelas variações nas condições microclimáticas e edáficas ao longo de trechos da Floresta Tropical Atlântica, situados sob diferentes altitudes e latitudes que levam a uma elevada heterogeneidade ambiental, seja em termos de estrutura ou de composição florística (LACERDA, 2001). Atualmente, é considerada uma das áreas prioritárias para conservação da biodiversidade global (MYERS et al., 2000), uma vez que em função da intensa exploração antrópica de sua vegetação ao longo do processo de colonização e outros ciclos sócio-econômicos, possui atualmente apenas, aproximadamente, 12% dos cerca de 1,5 milhões de km² de sua cobertura original (RIBEIRO; LIMA, 2009).

As florestas tropicais são biomas importantes para a regulação do clima e dos ciclos biogeoquímicos por serem, além de outros aspectos, importantes reservatórios de carbono (C), nitrogênio (N) e água (MELILLO et al., 1993; FIELD et al., 1998; CLEVELAND et al., 1999; BONAN, 2008). Caracterizando-se pelo alto número de espécies de árvores, que por sua vez implica em uma alta heterogeneidade biogeoquímica; por exemplo, variações acentuadas nas razões C:N:P podem ser observadas (TOWNSEND et al., 2007). Essa heterogeneidade biogeoquímica implica, por sua vez, em uma dinâmica de nutrientes extremamente complexa. Essa dinâmica envolve grandes quantidades de N estocadas no solo e na vegetação e trocas intensas deste nutriente com a atmosfera (DAVIDSON et al., 2007; HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003; HOULTON et al., 2006; MARTINELLI et al., 1999; VITOUSEK; SANFORD, 1986). Quantidades apreciáveis de nitrato podem ser absorvidas pela vegetação, perdidas por lixiviação profunda ou denitrificadas e emitidas para atmosfera (DAVIDSON et al., 2007, HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003; HOULTON et al., 2006; MARTINELLI et al., 1999; VITOUSEK; SANFORD, 1986).

Mesmo não havendo ainda um número suficiente de informações disponíveis, especula-se que a fixação biológica de N (FBN) por organismos autotróficos e heterotróficos seja, parcialmente, responsável pela riqueza deste nutriente em

florestas tropicais (HEDIN et al., 2009). Por outro lado, estudos têm demonstrado que a maioria dos organismos somente fixa N quando há escassez deste nutriente, devido, principalmente, ao alto custo energético envolvido na fixação, uma vez que a quebra da ligação tripla existente entre os átomos que formam o N₂ atmosférico requer muita energia (SCHLESINGER, 1997). Fica assim estabelecido um paradoxo, “the nitrogen paradox”, no qual uma floresta rica em N não seria o ambiente mais incentivador para que organismos fixem N atmosférico (HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003; HEDIN et al., 2009). Segundo alguns autores, esse paradoxo somente pode ser resolvido reconhecendo-se que há uma heterogeneidade espacial no enriquecimento em N nas florestas tropicais (REED et al., 2008; BARRON et al., 2009; MENGE; LEVIN e HEDIN, 2009). Ainda que o bioma como um todo seja rico, em nível local, haveria micro sítios pobres em N, onde ocorreria a fixação (HEDIN et al., 2009). As espécies da família Fabaceae, aqui denominadas por facilidade de leguminosas, teriam, então, um papel de destaque nesta intrincada dinâmica do N em florestas tropicais. Sob determinadas condições, algumas espécies desta família, através de sua simbiose com bactérias do tipo rizóbio, seriam capazes de adicionar “N novo” ao sistema (JENNY, 1950; ROBERTSON; ROSSWALL, 1986; VITOUSEK; HOWARTH, 1991; SCHLESINGER, 1997; CLEVELAND et al., 1999; CREWS, 1999; GALLOWAY et al., 2004). Mesmo não atuando como fixadoras, as leguminosas são importantes para as florestas tropicais pelo fato de terem concentrações elevadas de N em seus tecidos (NARDOTO et al., 2008; OMETTO et al., 2006; ROGGY et al., 1999; VITOUSEK et al., 2002).

Algumas evidências preliminares demonstram que a Floresta Ombrófila Densa Montana, situada a 1000 metros de altitude no Parque Estadual da Serra do Mar no núcleo Santa Virgínia¹, devido às baixas temperaturas, é uma floresta que apesar de ter estoques de N relativamente elevados em seus solos, tem fluxos de transferência de N entre reservatórios relativamente menores que a Floresta Ombrófila de Terras Baixas. Por outro lado, na Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, situada a 100 metros de altitude, no Parque Estadual da Serra do Mar no núcleo Picinguaba¹, os estoques de N no solo são relativamente menores que no núcleo Santa Virgínia, mas os fluxos de transferência de N entre reservatórios são

¹ O projeto temático “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar” (03/12595-7) instalou quatorze parcelas de 1 hectare em diferentes altitudes onde foram feitos estudos fitossociológicos e biogeoquímicos durante os últimos quatro anos.

mais elevados, provavelmente devido às maiores temperaturas. Tanto as emissões de N₂O entre solo e atmosfera são mais elevadas na floresta de Terras Baixas (SOUSA NETO et al., 2011), como a saída de N via fluvial também é mais elevada nas menores altitudes (ANDRADE et al., 2011; GROppo, 2010).

Como em ambas as fisionomias há um elevado número de espécimens de leguminosas (Joly et al., 2012) cabe indagar qual seria o papel destas árvores na economia de N dessas florestas. Estariam essas árvores ativamente fixando N atmosférico, ou como em outras florestas tropicais, a principal contribuição dessas árvores seria através da decomposição de suas folhas com alto teor de N e facilmente decomponíveis pela baixa relação C:N?

OBJETIVOS

Diante do exposto acima, o objetivo principal desse estudo é investigar o papel das leguminosas potencialmente fixadoras de N em dois tipos de Floresta Tropical Atlântica: a Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas e a Floresta Ombrófila Densa Montana. Para se atingir esse objetivo, foram determinados nessas duas fisionomias florestais os conteúdos de C, N, P e Ca, além da composição isotópica do N e C estáveis nas folhas de espécimens pertencentes à família das Fabaceae e para fins comparativos em indivíduos de outras espécies botânicas.

HIPÓTESES

As hipóteses principais levantadas neste estudo foram as seguintes:

- Independentemente de fixar ou não nitrogênio as concentrações de nitrogênio nas folhas das leguminosas serão mais elevadas que em outras famílias botânicas de maior ocorrência na área, como sugerido por McKey (1994);
- Segundo Houlton et al. (2008), a temperatura exerce grande influência sobre a fixação, assim, espera-se que a fixação de nitrogênio pelas leguminosas será mais comum na floresta de Terras Baixas que nas florestas Montana devido às maiores temperaturas observadas na altitude mais baixa.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Floresta Tropical Atlântica, suas Diferentes Fisionomias e Características

As florestas são sistemas biogeoquímicos complexos que se desenvolvem ao longo do tempo e dos quais as interações entre organismos e nutrientes dependem e produzem efeitos sobre as mesmas (HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003). Considerando os ecossistemas tropicais úmidos da América do Sul, a Floresta Atlântica representa o segundo maior, sendo superada apenas pela Floresta Amazônica (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000). Caracterizada por possuir grande biodiversidade e muitas espécies endêmicas são, portanto, consideradas *hotspots* (MYERS, 2000). Em geral, esses ecossistemas estendem-se em uma ampla faixa das regiões equatoriais quentes e úmidas do planeta (LIETH; WERGER, 1989) e são caracterizados por possuírem árvores que excedem 30 m, com copas fechadas e grande diversidade (200-300 espécies de árvores por hectare) (MALHI, 1999). Possuem papel de importância na regulação do clima e dos ciclos biogeoquímicos da Terra através da intensa troca de energia, água, C e nutrientes com a atmosfera (BONAN, 2008; BROWN; LUGO 1982, CLEVELAND et al., 1999, FIELD et al., 1998, MELILLO et al., 1993). Devido à alta produtividade, as florestas tropicais possuem um amplo estoque e ciclagem de C e possuem papel importante no controle do aumento de CO₂ na atmosfera (CHAVE et al. 2008, GERBER et al. 2009, LEWIS et al. 2009; MALHI; PHILLIPS 2004, PHILLIPS et al. 1998). Apesar da importância bem reconhecida desse bioma em relação à biogeoquímica, como também à diversidade biológica, incertezas fundamentais sobre os ciclos dos nutrientes ainda permanecem (HEDIN et al., 2009).

De acordo com Veloso et al. (2008), a Floresta Ombrófila Densa predomina no domínio Atlântico e inclui as áreas alagáveis, chamadas restingas, as florestas de Terras Baixas, Submontana e Montana. Dessa forma, a floresta Tropical Atlântica torna-se um ambiente heterogêneo, o qual possui diferentes fisionomias e uma grande diversidade de espécies de plantas e animais (MYERS et al., 2000). Como essas fisionomias incluem altitudes diversificadas, alguns fatores distinguem as Terras Baixas (100 m) das florestas de Montana (1000 m), entre eles o decréscimo da temperatura e o aumento da nebulosidade com o aumento da altitude (GRUBB,

1977), o fornecimento de nutrientes, entre outros que limitam o crescimento e a distribuição da vegetação (TANNER et al., 1998).

As florestas tropicais de Terras Baixas produzem maior quantidade de serapilheira e, na maioria dos casos, com maior concentração de N, diferentemente das florestas de Montana, as quais estão localizadas em ambientes de temperaturas mais baixas e seu funcionamento em relação ao N será mais parecido com o das florestas temperadas e das boreais do que a maioria das florestas tropicais de Terras Baixas (TANNER et al., 1998). De acordo com Grubb (1977) e Vitousek (1984), em comparação com as florestas de Terras Baixas, as de Montana possuem, em geral, ciclagem reduzida de N e P e, frequentemente, de outros elementos como o cálcio (Ca), magnésio (Mg) e o potássio (K), e a principal razão para isso seriam os reduzidos índices de serapilheira (TANNER et al., 1998). Nessas áreas de Montana, dados de transectos em diferentes países tropicais, com o aumento da altitude, o N foliar diminui, P e K tendem a diminuir, mas o Ca e o Mg não mostram tendência consistente (TANNER et al., 1998). Na serapilheira das Terras Baixas, o N está presente em maiores concentrações, mas o P e outros nutrientes importantes (Ca, K e Mg) serão variáveis. Muitos ecossistemas tropicais mostram a concentração de P na serapilheira menor do que na maioria das florestas temperadas (VITOUSEK, 1982). Conforme os estudos de Vitousek e Sanford (1986), variações nas concentrações dos elementos são influenciadas pelo tipo de solo e fertilidade do mesmo; aquelas com solos argilosos e muito encharcados, geralmente, produzem serapilheira pobre em P, as com solos mais ricos possuirão altas concentrações de P e as com solos arenosos são, frequentemente, pobres em N.

2.2 Nitrogênio

A atmosfera da Terra contém um abundante volume bem distribuído de N, sendo que 78% do volume atmosférico encontram-se na forma combinada (N_2) indisponível para a maioria dos organismos, limitando, portanto, o crescimento das plantas e animais. Apenas alguns tipos de bactérias, conhecidas como fixadoras de N, possuem a capacidade de quebrar as ligações triplas do N_2 e fixá-lo na forma de amônia (NH_3), o qual será usado para seu próprio crescimento. Essas bactérias são de vida livre e encontram-se nos solos, sedimentos e água, dentro de nódulos

formados nas raízes de algumas plantas vasculares, ou em líquens como associação simbiótica com fungos (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002) .

O suprimento de N para o funcionamento de um ecossistema é de extrema importância, tanto para os ecossistemas terrestres como para os aquáticos e isso pode ser comprovado quando o N é adicionado, pois se observa mudança na produtividade, dinâmica e diversidade dos ecossistemas (VITOUSEK et al., 2002). A produtividade primária líquida do ecossistema é afetada pela limitação desse nutriente (SCHLESINGER, 1997) e isso ocorre devido à capacidade fotossintética das plantas estar correlacionada com a concentração de N nas folhas, uma vez que as enzimas fotossintéticas requerem quantidades significativas de N nas folhas. Vários fatores ecológicos podem levar às altas concentrações de N foliar e, portanto, à alta capacidade fotossintética. Sendo assim, plantas que crescem em solos ricos em N possuirão maiores concentrações desse elemento em seus tecidos, assim como também, maiores índices fotossintéticos do que as mesmas espécies de plantas crescendo em solos menos férteis (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002).

Em nível de ecossistema, as perdas de N são comuns e há um grande número de processos que provocam a redução da disponibilidade biológica de N. A **denitrificação** – conversão de NO_3^- em formas gasosas de N - e a lixiviação são exemplos desses processos que provocam a perda de N para fora do ecossistema pelos meios hidrológicos e atmosféricos. Essas perdas poderiam ser compensadas através de fontes externas ao ecossistema, e a fixação biológica de N seria uma alternativa do sistema para compensar as perdas e manter o *pool* desse elemento (JENNY, 1950; GALLOWAY et al., 1995; CLEVELAND et al., 1999, 2004; HOULTON et al. 2008; VITOUSEK et al., 2002; HEDIN et al., 2009). No entanto, essa teoria é contraditória, pois estudos têm demonstrado que os organismos fixadores de N atmosférico tendem a regular a fixação em ambientes ricos em N e, portanto, não pode ser tido como o mecanismo que sustenta a riqueza de N acima dos outros recursos, como observado nas florestas tropicais (e.g., BARRON 2007, HARTWIG 1998, MENGE et al., 2009, PEARSON; VITOUSEK, 2001; HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003). Por exemplo, existem duas classes estratégicas de fixação, sendo elas, a fixação constitutiva e a induzida. A primeira consiste na fixação constante de N, não havendo regulação provocada por mudanças nos índices de disponibilidade do N. A segunda, induzida, será regulada pelas alterações do meio, havendo ajustes na FBN por unidade de biomassa como resposta (MENGE; LEVIN e HEDIN, 2009).

Considerando-se o modelo proposto por Walker e Syers (1976), à medida que as florestas se desenvolvem ao longo do tempo geológico, a principal fonte de P do ecossistema terrestre é o intemperismo das rochas. Entretanto, grande parte desse elemento é perdida por lixiviação, adsorvida e imobilizada pelo ferro (Fe) e argila de sesquióxidos de alumínio. As entradas de P pelo intemperismo declinam até o ponto em que a deposição de aerossol diluído torna-se a principal fonte. Mas não só a entrada de P decresce, a de outros elementos, como o Ca^{2+} , Mg^{2+} e K^+ também, assim como acontece com o pH do solo. Alguns dos fatores que causam o empobrecimento dos solos, como a lixiviação das bases e/ou a alta capacidade de troca catiônica devido à alta concentração de matéria orgânica, causam, também, a redução do pH dos mesmos. Ou seja, pH baixo não é a causa da limitação de nutrientes (TANNER et al., 1998). Na ausência de grandes perturbações, queimadas recorrentes ou deslizamento de terras, a tendência é haver equilíbrio de circulação de N e P e outros elementos que poderão ser limitantes (WALKER; SYERS, 1976). Ao contrário, outros estudos não apoiam a ideia de que os ciclos de N e P deveriam equilibrar à igual disponibilidade ao passo que a idade dos ecossistemas de floresta avança. Ao invés disso, florestas tropicais úmidas parecem se tornar ricas em N, mas, cada vez mais pobres em P e cátions base ao longo do tempo geológico, enquanto a limitação por N parece ser sustentada em muitos ecossistemas temperados (HEDIN; VITOUSEK e MATSON, 2003). Portanto, de acordo com esses estudos, em ambientes tropicais a razão N:P varia acentuadamente nas florestas de Terras Baixas sob substratos antigos (VITOUSEK; SANFORD 1986; TANNER et al., 1998; MARTINELLI et al., 1999) e possui abundância de simbioses fixadoras de N. Corroborando com a ideia de que não haverá equilíbrio nos ciclos de N e P ao longo do tempo geológico, outros estudos realizados em florestas tropicais do Havaí sob solos antigos e altamente intemperizados mostraram forte limitação de P através de experimentos com adição de nutrientes. Além disso, ao comparar os índices de N:P no crescimento da biomassa das plantas, observou-se que a disponibilidade de N excede a de P nesses ambientes tropicais (CREWS et al., 1995; HERBERT; FOWNES, 1995, 1999; VITOUSEK; FARRINGTON, 1997).

A ocorrência geográfica dos organismos fixadores de N_2 nos oceanos e lagos segue o padrão de distribuição baseado na ocorrência de N no ecossistema. Ou seja, onde há baixa disponibilidade de N, os fixadores terão vantagem, pois poderão fixar N_2 e crescer mais rápido que seus competidores. Entretanto, onde o N é

abundante, os fixadores de N serão excluídos competitivamente pelas espécies não fixadoras pelo fato da fixação requerer quantidade significativa de energia e não ser usada em ambientes aquáticos ricos nesse elemento. No sistema terrestre os fixadores de N são observados com maior frequência em ecossistemas tropicais, apesar da maior disponibilidade de N em relação às florestas temperadas e boreais (HOULTON, 2008). Para Houlton et al. (2008), há duas hipóteses para essa distribuição: (1) a temperatura irá interferir na distribuição da fixação de N_2 , pois para que haja fixação é necessário gasto de energia e, portanto, o custo de C é aumentado para essas reações (GUTSCHICK, 1981). Como a temperatura aumenta a velocidade das reações, a fixação será favorecida em ambientes de temperaturas mais elevadas. Por esse motivo, florestas temperadas e boreais possuem relativamente poucos indivíduos fixadores, uma vez que esses ecossistemas possuem temperaturas mais amenas em relação aos climas tropicais (HOULTON et al., 2008); (2) os organismos fixadores de N têm vantagens na aquisição de P, como descrito sobre os organismos fixadores de N vivendo em ambientes carentes de P nas correntes do oceano Atlântico Norte (DYHRMAN et al., 2006). A produção de fosfatase, enzima responsável pela quebra do P orgânico, é aumentada com a adição de N (TRESSEDER; VITOUSEK, 2001), já que as mesmas são ricas em N. Logo, em ambientes limitados no suprimento de P, os organismos fixadores de N terão vantagem, pois os mesmos possuem maiores concentrações de N em seus tecidos (HOULTON, 2008; TRESSEDER; VITOUSEK, 2001; DUFF et al. 1994). Segundo os autores, existem suportes empíricos para as hipóteses citadas.

Para Hedin et al. (2009) existem duas explicações alternativas para o paradoxo da riqueza de N nos trópicos, as quais seriam: (1) deposição atmosférica, pois estudos têm demonstrado que em ambientes poluídos de florestas temperadas há deposição crônica de N, promovendo a movimentação de quantidades expressivas de nitrato proveniente das bacias (ABER et al., 1998; PERAKIS & HEDIN, 2002). Modelos recentes sugerem que a deposição pré-industrial de N foi um pouco maior nas florestas tropicais do que nas temperadas e que esses valores têm aumentado (GALLOWAY et al., 2004); (2) desequilíbrio ecossistêmico – o ciclo de N nas florestas tropicais, possivelmente, não segue o equilíbrio de entrada e saída de N do sistema. Esse desequilíbrio pode ser causado por mudanças nos fatores como o CO_2 atmosférico, condições climáticas ou índices e natureza de perturbações. Além disso, alguns autores especularam que o aumento do CO_2

proporciona o aumento do desenvolvimento da floresta e, portanto, aumenta a demanda e retenção de N nos ecossistemas, algo que já tem sido observado na Amazônia e na África (LEWIS et al., 2009; PHILLIPS et al., 1998).

Em ambientes terrestres, a deposição de N deriva da volatilização da amônia (NH_3) do solo e da vegetação e da poeira produzida pela erosão do vento nos desertos e outros ecossistemas com vegetação escassa. Relâmpagos também produzem nitrato e contribuem para a deposição atmosférica (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). Além disso, as atividades humanas que provocam alterações globais encontram-se bem documentadas (GALLOWAY et al., 1995; VITOUSEK et al., 1997) e mostram que ambientes limitados por N podem ter sua dinâmica alterada pela deposição antropogênica de N. Nos ambientes que não são limitados por N, como as florestas tropicais, por exemplo, a deposição de N acarretará efeitos menores, mas maiores perdas de N do que a observada em ambientes limitados por esse elemento, como as florestas temperadas e boreais. Nos ambientes limitados por N, não serão observadas grandes perdas de N para o sistema porque haverá absorção desse elemento e, conseqüentemente, aumento das taxas de mineralização, nitrificação, denitrificação, menor acidificação do solo e perda de cátions, entre outros efeitos (HALL; MATSON, 1999; MATSON et al., 1999). Somado a esse efeito antropogênico de deposição de N, estudos de curto período têm mostrado que em ambientes poluídos, onde há aumento da presença de CO_2 , haverá aumento de crescimento das plantas, cerca de 30 a 40% a mais quando se observa o dobro do CO_2 no ambiente (VITOUSEK et al., 2002). No entanto, os estudos de longo prazo mostram que o aumento do crescimento da planta estabiliza-se com o passar do tempo, mesmo com o aumento do CO_2 , pois o N, necessário para o desenvolvimento das mesmas, fica imobilizado à biomassa das plantas e na serapilheira em decomposição (RASTETTER et al. 1997; MCKANE et al. 1997; SCHIMMEL et al. 1997). Nesse caso, os organismos fixadores de N teriam um papel fundamental na disponibilidade de N em ambientes com altos índices de CO_2 , pois iriam prover a entrada de N para o sistema limitado por esse nutriente. Experimentos de campo têm mostrado respostas positivas dos fixadores de N em relação aos altos índices de CO_2 . Todavia, para prever as respostas desses organismos, precisaríamos entender os fatores que interferem na atividade desses organismos fixadores em ambientes limitados por N, quais as conseqüências sob a atividade dos organismos fixadores devido aos elevados níveis de CO_2 e, ainda,

como a fixação poderá ser afetada pela mudança dos regimes hidrológicos, mudanças do uso da terra e outras mudanças globais (VITOUSEK et al., 2002).

Existe uma vasta informação molecular sobre a fixação biológica de N e sua regulação e sobre a fixação em nível de planta, mas informações sobre o controle ecológico da fixação de N nos ecossistemas ainda é escassa. A fixação de N precisa ser compreendida em uma grande variedade de ecossistemas, desde estuários até as florestas boreais, pois embora haja similaridade nas formas de controle ecológico (biótico ou abiótico) da fixação de N, não podemos assumir que esses controles são importantes em todos os lugares (entendendo-se por controle ecológico da fixação o controle sobre os índices de fixação que são ou podem ser influenciados pelas interações entre os fixadores de N com outros organismos ou com o meio ambiente) (VITOUSEK et al., 2002).

2.3. Leguminosas e a Fixação Biológica de N

A simbiose entre algumas angiospermas e bactérias fixadoras de N tem papel fundamental em muitos ecossistemas tropicais, intensificando, dessa forma, a ciclagem de nutrientes, o desenvolvimento da ciclagem de nutrientes e aumentando a produção primária (BINKLEY et al., 1992; ULIASSI; RUESS, 2002; BARRON et al., 2011). Nos ambientes terrestres, essas simbioses envolvendo as plantas e bactérias proporcionam os maiores índices de fixação de N, sendo os fixadores mais importantes desse ecossistema (HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003; CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). Isso ocorre porque as plantas irão prover aos microrganismos quantidades significativas de carboidratos, necessários para a demanda de energia utilizada na fixação de N.

As leguminosas e outros fixadores simbióticos de N possuem os maiores índices de fixação de N, de 5 a 20 g m⁻² ano⁻¹ quando comparados aos simbioses fototróficos, como o *Nostoc*, que geralmente fixam 10 g m⁻² ano⁻¹. No entanto, quando *Nostoc* é um fotótrofo de vida livre, fixa 2,5 g m⁻² ano⁻¹ e heterotróficos de vida livre fixam apenas de 0,1 a 0,5 g m⁻² ano⁻¹ (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). Esses índices irão variar muito nos diferentes ecossistemas, influenciados por fatores bióticos e abióticos e, ainda, serão, em parte, reflexo dos tipos de fixadores de N que estão presentes no sistema (CHAPIN III, 2002).

Em solos jovens, onde há tendência de maior disponibilidade de P e pouca de N, limitando o crescimento das plantas, as plantas com simbioses para a fixação de N serão favorecidas. Esses organismos são os únicos componentes do ecossistema que têm a capacidade de regular as entradas de N no solo e essa regulação possui implicações importantes para os padrões intrigantes da limitação e riqueza de N. Entretanto, a extensão pela qual eles regulam as entradas de N e os efeitos resultantes na limitação e riqueza de N depende da estratégia deles na FBN. Essa atividade, ou a falta dela, parece ter uma importância crucial nos dois mistérios da ecologia de ecossistemas: a limitação crônica de N nas florestas temperadas e boreais (VITOUSEK & HOWARTH, 1991; VITOUSEK & FIELD, 1999; RASTETTER et al., 2001; VITOUSEK et al., 2002; MENGE et al., 2008), e a riqueza crônica em muitas florestas tropicais, que pode ser resultado da FBN pelas leguminosas e que estão presentes em todas as partes nesse ecossistema (JENNY 1950; VITOUSEK et al., 2002; HEDIN; VITOUSEK, MATSON, 2003; BARRON, 2007).

As simbioses mais comuns de fixadores de N são a associação das bactérias do tipo rizóbio com leguminosas, família Fabaceae, e as espécies de *Frankia* (actinomicetos) com o amieiro, *Ceanothus*, e, também, outra espécie não leguminosa (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). A Fabaceae é a terceira maior família das angiospermas e grande parte das espécies possuem a habilidade de relação simbiótica com bactérias para fixação de N (SPRENT, 2005). A interação simbiótica entre plantas e bactérias do tipo rizóbio possui alto grau de especificidade do hospedeiro, ou seja, apenas algumas combinações são compatíveis para o estabelecimento da simbiose e, portanto, para que haja fixação de N_2 . Além disso, o crescimento e o desenvolvimento das células bacterianas e das plantas são coordenados, ocorrendo quando há limitação de N e levando à formação de nódulos fixadores de N_2 , os quais podem ser formados tanto nas raízes como no caule em algumas plantas (SCHULTZE & KONDOROSI, 1998). Por isso, as leguminosas fixadoras são conhecidas pelo potencial de adaptação a ambientes limitados por N, pois possuem a capacidade de simbiose com bactérias e formação desses nódulos que irão prover a transformação do N_2 indisponível para uma forma disponível para a planta.

As árvores da família Fabaceae estão entre as mais abundantes das florestas tropicais, estimando-se uma distribuição de 727 gêneros e 19.325 espécies em todo o mundo e em variados habitats (LEWIS et al., 2005). Sprent (1995) e Crews (1999)

relatam que essa família evoluiu nos trópicos, encontrando-se bem adaptada a solos intemperizados, de acidez elevada e baixa disponibilidade de P. Inseridas na família Fabaceae são reconhecidas três subfamílias: (1) Caesalpinioideae, com 1.900 espécies, predominantemente, lenhosas e com os menores índices de nodulação; (2) Mimosoideae, com 2.713 espécies também, predominantemente, lenhosas e com índices intermediários de nodulação; e (3) Papilionoideae, que é a maior subfamília, representada por 13.000 espécies, em sua maioria herbácea, e com maiores índices de nodulação entre suas espécies quando se compara com as outras famílias. Entretanto, dentre as 13.000 espécies, de 3.000 a 4.000 são lenhosas (SPRENT,1995). As diferenças nos padrões de nodulação estão relacionadas à evolução e taxonomia de cada família (SPRENT,1995). Tais conclusões citadas acima a respeito da presença dos nódulos nas famílias das leguminosas estão de acordo com o maior estudo de taxonomia de leguminosas já realizado (ALLEN; ALLEN, 1981).

2.4 Técnica de Isótopos Estáveis na Ecologia

A técnica de isótopos foi descoberta em 1947 e ficou conhecida pelo uso de isótopos radioativos que serviam como traçadores do caminho percorrido por certos elementos (LIBBY, 1947). Esses isótopos radioativos através da emissão de energia ou partículas subatômicas têm sua massa atômica alterada, essa é a diferença em relação aos isótopos estáveis, os quais possuem massa atômica sempre constante (MARTINELLI et al., 2009). Como na maioria das áreas das ciências, na ecologia da planta há dificuldade na obtenção de técnicas de medidas adequadas que possam responder aos questionamentos. Portanto, o uso da técnica de isótopos estáveis, mais recentemente, tornou-se o método mais poderoso na aquisição de informações de variações espaciais e temporais na ecologia e no entendimento da relação da planta com o meio ambiente (RUNDEL 1988; DAWSON, 2002; LUTTGE, 2007).

Muitos elementos químicos ocorrem na natureza na forma de isótopos, os quais são espécies atômicas de um mesmo elemento, com a mesma quantidade de prótons em seu núcleo, porém com uma pequena diferença de massa devido à variação no número de nêutrons (MARTINELLI et al. 2009; LUTTGE, 2007). Na maioria dos elementos, um dos isótopos predomina, enquanto outros têm abundância muito baixa (LUTTGE, 2007). Além disso, conforme o elemento se

movimenta em compartimentos de um ecossistema, a composição isotópica sofre variações e são elas que possibilitam o uso da técnica de isótopos estáveis nos estudos ambientais (MARTINELLI et al., 2009).

Isótopos mais pesados são aqueles que possuem maior quantidade de nêutrons em seu núcleo e, portanto, alteram a massa do isótopo, tornando-o, conseqüentemente, mais lento. Isótopos leves são os que possuem menor quantidade de nêutrons no núcleo e movimentar-se-ão de forma mais rápida. Como a composição isotópica de um elemento - relação entre o isótopo raro e o mais abundante - é estabelecida pelo isótopo mais pesado sobre o mais leve, qualquer alteração na quantidade de um dos dois irá interferir no valor dessa composição isotópica. Devido a esses fatores de velocidade, as reações terão velocidades, também, distintas o que gera o **Fator de Fracionamento ou Enriquecimento Isotópico**, pois o valor da composição isotópica de um substrato será diferente do valor da composição isotópica do produto (MARTINELLI et al., 2009). Portanto, o fracionamento isotópico é a variação na proporção entre isótopos estáveis em um composto e isso ocorre devido a processos físico-químicos. Esses processos podem ser de efeito termodinâmico, quando há equilíbrio químico influenciado pela temperatura, por exemplo, e de efeito cinético, que está relacionado às reações biológicas e processos físicos. A transferência de massas na difusão no perfil do solo ou pela abertura estomática das folhas são exemplos de diferenças no coeficiente de difusão das massas, e, portanto, são exemplos de efeito cinético (MARTINELLI et al., 2009).

2.4.1 $\delta^{15}\text{N}$ na Fixação Biológica de Nitrogênio

A razão isotópica dos tecidos das plantas é expressa como $\delta^{15}\text{N}$, sendo o padrão para os cálculos do $\delta^{15}\text{N}$ o N atmosférico que é representado por dois isótopos estáveis, ^{14}N e ^{15}N , e que se apresentam com abundâncias diferenciadas, 99,63 % e 0,37 %, respectivamente (SCHLESINGER, 1997). Como há diferenças nos mecanismos de entrada de N e nos meios de assimilação e ciclagem desse elemento nas plantas (fracionamento isotópico), isso irá interferir nos valores do $\delta^{15}\text{N}$ (EVANS, 2001). Fatores como a presença de múltiplas fontes de N com valores isotópicos distintos, associações micorrízicas, variação espacial e temporal na disponibilidade de N e mudanças na demanda da planta, podem influenciar a razão

isotópica $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$. As diferenças na razão isotópica $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ entre as fontes de N e plantas são, geralmente, causadas pelas reações que comumente discriminam os átomos de ^{15}N que são mais pesados (HANDLEY & RAVEN 1992). Logo, avaliar o metabolismo das plantas observando-se a aquisição de N pelas mesmas, seja ela a fonte atmosférica ou do solo, é um exemplo de como os isótopos podem ser úteis na ecologia (LUTTGE, 2007).

Apesar das entradas provenientes da atmosfera, do intemperismo da rocha e das adaptações das plantas para minimizar as perdas de nutrientes, a maior parte do N requerido pelas plantas é proveniente da decomposição da matéria orgânica morta presente no solo (SCHLESINGER, 1997). Para que as plantas possam assimilar o N disponível é necessário haver o processo de decomposição da matéria orgânica, pois essa é a sua fonte principal de N (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). Ao quebrar as ligações das estruturas existentes na matéria orgânica, os microrganismos deixam disponível o N orgânico dissolvido (NOD), podendo ser o mesmo diretamente assimilado pelas plantas e microrganismos como suporte para seu crescimento. Entretanto, quando o solo é limitado em C, os microrganismos irão quebrar NOD, utilizar os esqueletos de C e liberar amônio (NH_4^+) no solo, processo conhecido por **mineralização de N** ou **amonificação**. A mineralização líquida, que é o acúmulo de N inorgânico após um determinado intervalo de tempo, é influenciada pela temperatura e precipitação, sendo maior nos trópicos e ocorrendo em ambientes mais limitados por C do que por N (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002). O termo mineralização, refere-se ao processo de quebra e liberação de CO_2 e nutrientes na forma inorgânica (SCHLESINGER, 1997), podendo, então, esse termo ser usado para qualquer elemento químico. Em alguns ecossistemas o NH_4^+ , formado durante o processo de mineralização de N, será convertido em nitrito (NO_2^-) e, em seguida, em nitrato (NO_3^-), processo que será chamado de **nitrificação** (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002).

Quando o NOD, utilizado pelos microrganismos para seu crescimento, não se encontra em quantidades suficientes para suprir as necessidades, esses organismos irão absorver as fontes adicionais inorgânicas de N (NH_4^+ e NO_3^-) disponíveis no solo, processo chamado de **imobilização**. Ou seja, tanto para os microrganismos como para as plantas o NH_4^+ e o NO_3^- estão prontamente disponíveis para absorção, porém, o N orgânico, que também é fonte de N para as plantas, precisará ser

quebrado pela ação das enzimas microbianas para que possa ser absorvido pelas plantas (CHAPIN III; MATSON, MOONEY, 2002).

Para se usar a técnica de isótopos estáveis é necessário que as reações nos sistemas sejam incompletas, isto é, nem todos os átomos de N de um substrato poderão ser produtos de uma reação, pois é necessário que haja diferenças para que a assinatura isotópica seja medida e os efeitos dos isótopos possam ser vistos. Em um sistema existem diferentes *pools* ou compartimentos de moléculas de N ou íons com abundâncias distintas de ^{15}N . Essas proporções de N ou do ^{15}N individual podem ser modificadas e essas variações que podem ocorrer nas razões isotópicas são resultado de equilíbrio físico-químico e efeitos cinéticos isotópicos, como citado anteriormente (HOGBERG et al., 1997).

Todo o átomo de ^{15}N da planta é semelhante ao da fonte externa. E como a assinatura isotópica de ^{15}N da atmosfera é próxima de zero, torna-se vantagem usar a abundância natural de ^{15}N na análise da fonte de N para as plantas, pois o solo possui assinatura isotópica diferente da atmosfera (DAWSON et al., 2002). O N derivado da fixação é calculado comparando a composição isotópica de uma planta fixadora de N, ou seja, o N proveniente da atmosfera, com uma não fixadora que utiliza o N disponível no solo apenas. Logo, a análise do ^{15}N da planta pode ser usada para determinar se a fonte de N dela foi predominantemente atmosférica, ou seja, se está havendo fixação, ou do solo (DAWSON et al., 2002).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

3.1.1 Descrição das áreas de estudo

Com cerca de 315.000 ha, o Parque Estadual da Serra do Mar representa a maior área de Mata Atlântica contínua do Brasil. Criado em 1977 através do decreto estadual nº 10.251 de 30 de agosto, o parque divide -se em núcleos administrativos instalados em áreas de domínio estadual.

O presente estudo foi conduzido nos núcleos Picinguaba e Santa Virgínia (Figura 1), os quais estão inseridos em áreas de Floresta Ombrófila Densa e gradientes altitudinais distintos.

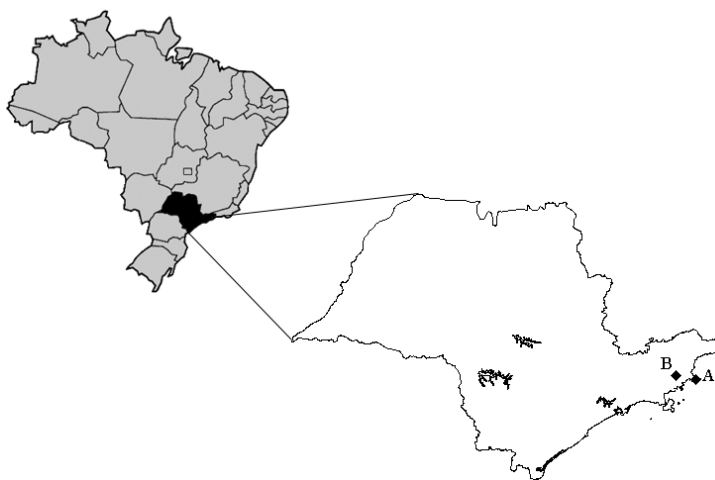


Figura 1 - Localização dos núcleos Picinguaba (A) e Santa Virgínia (B) do Parque Estadual da Serra do Mar. Escala: 1:6347590.

A Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual Serra do Mar está inserida em uma área de grande extensão e com diferentes gradientes altitudinais. Dessa forma, por possuir fisionomias distintas a área foi dividida: ao nível do mar – Floresta de Restinga; entre 50 e 100 m - Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas; entre 300 e 400m – Floresta Ombrófila Densa Submontana; entre 1.000 e 1.100 m - Floresta Ombrófila Densa Montana (Figura 2).

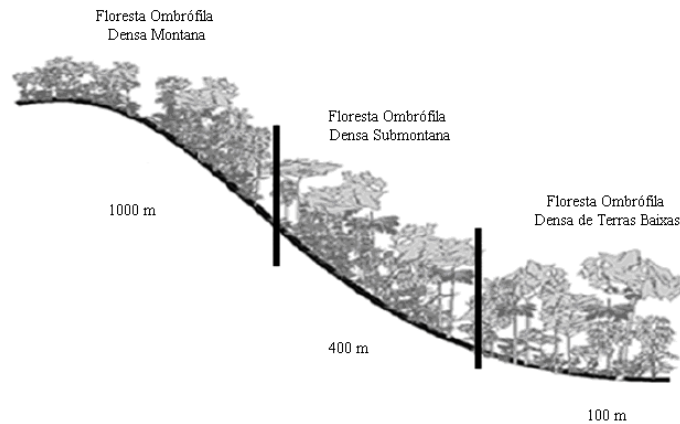


Figura 2 - Esquema do gradiente altitudinal e fisionomias vegetais presentes

3.1.2 Núcleo Picinguaba

Abrange uma área de cerca de 8.000 ha e está inserido no município de Ubatuba (23°31'-23°34'S; 45°02'-45°05'W). Este núcleo caracteriza-se por ser a única porção do PESH que atinge a orla marinha (NÚCLEO PICINGUABA, 2010). Embora se trate de um núcleo administrativo de uma unidade de conservação, vivem no parque comunidades de pescadores e moradores anteriores à sua formação, além da presença de turistas ocasionais ser constante (LADEIRA et al., 2005). O relevo da região é dominado pela Planície Costeira, passa pelos morros isolados e serras alongadas da Morraria Costeira, atingindo no seu limite interior as escarpas, festonadas ou com espigões digitados, da Serrania Costeira (PONÇANO et al., 1981). As altitudes no Núcleo Picinguaba variam do nível do mar a 1.340 m. O clima da região é tropical chuvoso, com temperaturas médias em torno de 21°C, elevados índices de umidade relativa do ar (superiores a 85%) e pluviosidade anual média de 2.600 mm, com uma discreta redução no período de maio a setembro (precipitação entre 80 e 160 mm mensais) (TALORA; MORELLATO, 2000). A formação vegetal das parcelas localizadas a 100 m recobre o sopé da Serra do Mar, desenvolvendo-se sobre solos sedimentares oriundos da erosão de áreas mais elevadas.

3.1.3 Núcleo Santa Virgínia

Abrange uma área de cerca de 17.000 ha, estando inserido nos municípios de Natividade da Serra, São Luís do Paraitinga, Cunha e Ubatuba (23°17' - 23°24'S; 45°03' - 45°11'W). O relevo da área apresenta forte declividade, (24 a 37°), possuindo altitudes variando de 850 a 1.200 m. O clima é tropical temperado com ausência de uma estação seca definida (SETZER, 1966). As temperaturas do ar e do solo são menores, decorrente da altitude mais elevada, observando-se, também, a formação de neblina que irá diminuir a irradiação anual (SOUSA NETO, 2011).

Devido às complexas características topográficas e geológicas da Serra do Mar (SUGUIO; MARTIN, 1978), os estados de São Paulo e do Rio de Janeiro sofrem interferências que resultam em uma heterogeneidade microclimática e de habitat ao longo de suas costas (ALVES et al., 2010). O solo dos dois núcleos em estudo é altamente intemperizado e geologicamente antigo, caracterizados, predominantemente, como *Inceptisols* sem alterações significativas em profundidade com a mudança na altitude, sendo, ainda, pobre em nutrientes, mas rico, quando comparado à área de restinga, e menos arenoso (MARTINS, 2010). A base é de rocha cristalina, predominando a magnetita, o granito e gnaisse (IPT - Instituto de Pesquisas Tecnológicas, 2000). Os índices pluviométricos são influenciados pela complexa topografia e pela proximidade com o mar, com precipitações em torno de 2.500 mm ao ano e temperatura mensal média variando de 19,1°C a 25,5°C (SILVA-DIAS et al., 1995; SENTELHA et al., 1999;) (Tabela1). A formação vegetal das duas fisionomias estudadas é a característica que recobre a Serra do Mar, predominando a presença de Myrtaceae, Rubiaceae, Fabaceae e Lauracea (JOLY et al., 2012), além das lianas serem abundantes nas florestas de Terras Baixas (ALVES et al., 2012).

Tabela 1 – Características básicas sobre os dois locais de amostragem na Floresta Ombrófila Densa do Parque Estadual Serra do Mar. Composição do solo é uma média a 1 m de profundidade. Para detalhes ver Martins, 2010

	Terras Baixas	Montana
Códigos de parcela	C, D, E	K, M, N
Altitude	100 m	1000 m
Declividade	10-30°	> 30°
Temperatura do ar	20°C	16°C
Temperatura do solo	20°C	15°C
Precipitação	3050 mm	2300 mm
Biomassa	209 Mg.ha ⁻¹	283 Mg.ha ⁻¹
Queda de folhas	8.4 Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹	5.5 Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹
Taxa de decomposição	18 meses	27 meses
Tipo de rocha	Granito/Gneisses	Granito/Gneisses
Ordem de solo	Inceptsol	Inceptsol
Areia (%)	49	57
Argila (%)	42	22
Silte (%)	9	21
pH	3.9	4
P (mg.kg ⁻¹)	7.2	6.6
SB (mmolc.kg ⁻¹)	4.3	5.7
CTC (mmolc.kg ⁻¹)	82.5	90.4
N-N ₂ O (ng.cm ⁻² .h ⁻¹)	3.9	0.9

As amostragens foram realizadas em parcelas permanentes de 1 ha inseridas no projeto temático do programa BIOTA/FAPESP: “Composição florística, estrutura e funcionamento da Floresta Ombrófila Densa dos Núcleos Picinguaba e Santa Virgínia do Parque Estadual da Serra do Mar”. Este projeto teve como principal objetivo, investigar a Floresta Ombrófila Densa Atlântica de forma multidisciplinar, visando testar a seguinte hipótese: as características intrínsecas das espécies determinam a composição florística, estrutura e funcionamento das diferentes fisionomias da Floresta Ombrófila Densa. Foram amostradas, então, parcelas localizadas a 100 m (“parcelas C e D”) - núcleo Picinguaba - e uma parcela localizada a 1000 m (“parcela M”) - núcleo Santa Virgínia (Figura 3).

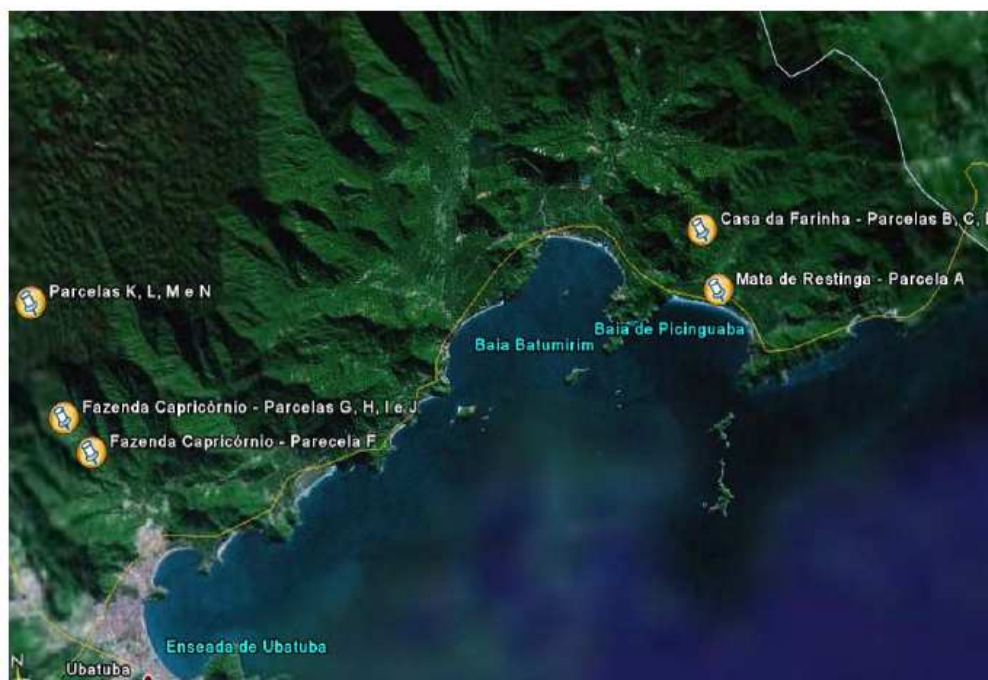


Figura 3 - Distribuição das áreas amostrais no Parque Estadual da Serra do Mar

3.2 Delineamento Amostral

Em cada parcela, foram amostradas as espécies arbóreas pertencentes à família Fabaceae (Tabela 2) e outras famílias (Tabela 3) para a determinação das concentrações de C, N, P e Ca no material vegetal (folhas) e determinação da composição isotópica do N estável.

É conhecido que algumas leguminosas estabelecem relações simbióticas com bactérias do gênero *Rhizobium* que se manifesta pela formação de nódulos nas raízes das plantas. Nesta relação simbiótica a bactéria fixa nitrogênio atmosférico repassando-o à planta que em troca fornece carboidrato para as bactérias. Simplificadamente se adota o termo “fixadoras” para espécies de leguminosas que estabelecem esse tipo de simbiose. Portanto, espécies que estabelecem nódulos podem, potencialmente, fixar N do ar. Identificou-se, com o apoio na literatura, as espécies noduladoras de leguminosas, que foram denominadas “F+”; em contrapartida às espécies de leguminosas que não nodulam (F-) (Tabela 2 e Anexo A) e espécies pertencentes a outras famílias (NF) (Tabela 3).

Para as análises nutricionais e isotópicas, foram coletadas de cinco a oito folhas saudáveis e maduras, localizadas na porção externa da copa das árvores e que

recebam incidência luminosa direta. A coleta das folhas foi feita com o auxílio de um podão (Figura 4), o qual pode atingir uma altura de 6 m. Para se evitar a possibilidade de variabilidade na concentração de nutrientes ao longo da copa, as folhas foram coletadas nas mesmas alturas, quando possível.



Figura 4 - Coleta de folhas através do uso do podão

Tabela 2 - Lista de espécies de leguminosas amostradas em cada parcela de estudo, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (m) (continua)

Código de			Altura (m)	DAP		
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)	Família	Espécie
13	C	100	11,0	22,9	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
101	C	100	3,0	9,2	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
105	C	100	6,0	11,5	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
111	C	100	9,0	8,6	Fabaceae	<i>Inga striata</i>
273	C	100	7,0	11,3	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
378	C	100	3,0	7,9	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
384	C	100	4,0	6,5	Fabaceae	
393	C	100	6,5	4,8	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp.
486	C	100	6,0	5,1	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
503	C	100	5,5	9,5	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
517	C	100	2,5	14,9	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
597	C	100	5,5	5,7	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp.
696	C	100	4,0	6,6	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
714	C	100	8,0	12,0	Fabaceae	

Tabela 2 - Lista de espécies de leguminosas amostradas em cada parcela de estudo, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (m) (continuação)

Código de		Altura (m)		DAP		Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)	Família	
776	C	100	4,0	14,4	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
777	C	100	3,0	25,0	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
782	C	100	6,0	19,8	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp
787	C	100	7,0	17,9	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
840	C	100	5,0	9,8	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>
847	C	100	1,5	8,0	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
996	C	100	13,0	25,6	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
47	D	100	2,0	5,2	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
128	D	100	7,0	5,8	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
144	D	100	7,0	6,8	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>
168	D	100	8,0	6,3	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
214	D	100	6,0	23,3	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>
285	D	100	3,0	6,1	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
346	D	100	6,0	5,9	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
404	D	100	7,0	9,0	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
436	D	100	5,0	5,5	Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i>
580	D	100	5,0	4,8	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
615	D	100	7,0	7,5	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
649	D	100	3,0	5,5	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
824	D	100	8,0	11,0	Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>
862	D	100	11,0	13,0	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
891	D	100	5,0	5,8	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
959	D	100	5,5	10,5	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
965	D	100	4,0	7,3	Fabaceae	<i>Inga cauliflora</i>
974	D	100	8,0	11,8	Fabaceae	<i>Inga</i> sp1
995	D	100	5,0	13,1	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
1010	D	100	3,5	6,1	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>
1062	D	100	5,0	14,9	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
1097	D	100	6,0	12,6	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>
1146	D	100	5,0	5,7	Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i>
1291	D	100	13,0	20,6	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
1304	D	100	5,0	12,4	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
1324	D	100	13,0	23,3	Fabaceae	<i>Inga</i> sp3
1326	D	100	6,0	6,0	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
1333	D	100	8,0	7,2	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>
1345	D	100	8,0	8,0	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>
77	M	1000	1,4	11,5	Fabaceae	<i>Inga</i> sp
95	M	1000	6,0	6,4	Fabaceae	<i>Inga</i> sp
119	M	1000	1,8	6,6	Fabaceae	<i>Inga</i> sp
124	M	1000	4,0	4,8	Fabaceae	<i>Inga</i> sp
129	M	1000	1,5	5,4	Fabaceae	<i>Inga</i> sp
134	M	1000	5,0	5,4	Fabaceae	<i>Inga</i> sp

Tabela 2 - Lista de espécies de leguminosas amostradas em cada parcela de estudo, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (m) (continuação)

Código de		Altura (m)		DAP	Família	Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)		
140	M	1000	1,4	11,5	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
152	M	1000	6,0	5,8	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
152	M	1000	6,0	5,8	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
173	M	1000	2,5	8,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
189	M	1000	3,0	7,0	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
261	M	1000	1,0	12,5	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
285	M	1000	5,0	6,6	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
301	M	1000	5,0	13,4	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
312	M	1000	4,0	8,7	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
313	M	1000	4,0	7,6	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
318	M	1000	3,0	6,8	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>
320	M	1000	7,0	5,0	Fabaceae	<i>Sclerolobium sp</i>
331	M	1000	6,0	11,0	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
333	M	1000	4,0	7,5	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
337	M	1000	3,0	7,6	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
343	M	1000	18,0	5,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
345	M	1000	3,0	4,8	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
349	M	1000	1,4	6,8	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
351	M	1000	8,0	19,6	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
351	M	1000	8,0	19,6	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>
353	M	1000	3,0	11,6	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
373	M	1000	7,0	5,3	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
384	M	1000	12,0	0,0	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>
384	M	1000	12,0	0,0	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>
449	M	1000	6,0	7,4	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
474	M	1000	2,6	8,4	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
476	M	1000	9,0	5,6	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
481	M	1000	3,0	5,5	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
487	M	1000	3,0	4,8	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
500	M	1000	12,0	6,9	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
511	M	1000	8,0	5,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
534	M	1000	2,0	6,6	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
539	M	1000	6,5	6,5	Fabaceae	<i>Tachigali sp</i>
573	M	1000	4,5	4,8	Fabaceae	<i>Tachigali sp</i>
610	M	1000	8,0	7,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
646	M	1000	1,2	5,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
660	M	1000	3,0	9,0	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
663	M	1000	2,5	8,8	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
676	M	1000	6,0	5,7	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
692	M	1000	9,0	7,0	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
700	M	1000	5,5	5,6	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
713	M	1000	6,0	5,5	Fabaceae	<i>Inga sp</i>

Tabela 2 - Lista de espécies de leguminosas amostradas em cada parcela de estudo, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (m) (conclusão)

Código de		Altura (m)		DAP	Família	Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)		
726	M	1000	2,5	7,1	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
734	M	1000	3,5	7,2	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
735	M	1000	5,5	7,5	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
808	M	1000	8,0	8,4	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
856	M	1000	4,5	5,3	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
878	M	1000	4,0	12,7	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
897	M	1000	7,0	20,6	Fabaceae	<i>Abarema sp</i>
976	M	1000	10,0	22,0	Fabaceae	<i>Ormosia sp</i>
1007	M	1000	8,0	5,4	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>
1007	M	1000	8,0	5,4	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>
1038	M	1000	0,3	9,4	Fabaceae	<i>Inga sp</i>
1145	M	1000	8,0	10,1	Fabaceae	<i>Inga sp</i>

Tabela 3 - Lista de espécies arbóreas não-leguminosas amostradas como espécies testemunhas, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (continua)

Código de		Altura (m)		DAP	Família	Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)		
5	C	100	5,5	7,3	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>
10	C	100	1,2	6,5	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>
16	C	100	3,5	5,9	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>
18	C	100	4,0	8,0	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>
37	C	100	1,6	5,7	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>
38	C	100	27,8	2,2	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>
47	C	100	4,0	4,8	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>
91	C	100	1,6	10,1	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>
92	C	100	2,0	6,9	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>
99	C	100	3,0	6,8	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>
182	C	100	2,0	8,5	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>
195	C	100	4,0	7,0	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>
201	C	100	4,0	26,7	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>
270	C	100	1,5	4,9	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>
339	C	100	6,0	8,7	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>
368	C	100	4,0	5,2	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>
381	C	100	8,5	6,0	Euphorbiaceae	<i>Mabea piriri</i>
383	C	100	2,0	11,7	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>
434	C	100	2,5	10,2	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>
772	C	100	5,0	7,8	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>
824	C	100	3,0	10,4	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>
1071	C	100	5,0	31,7	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>
1073	C	100	2,5	15,4	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>
1076	C	100	5,5	8,4	Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>

Tabela 3 - Lista de espécies arbóreas não-leguminosas amostradas como espécies testemunhas, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (continuação)

Código de		Altura (m)			DAP	Família	Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)			
1078	C	100	6,5	18,6	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	
1	D	100	6,0	19,9	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	
9	D	100	12,0	21,7	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
19	D	100	2,0	8,5	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
20	D	100	1,0	5,5	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
46	D	100	2,0	5,2	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	
49	D	100	3,0	14,2	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
71	D	100	9,0	21,3	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	
74	D	100	4,0	10,2	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
81	D	100	2,5	6,1	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
127	D	100	2,5	5,6	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	
129	D	100	4,0	16,7	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
138	D	100	6,0	15,8	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
143	D	100	6,0	10,1	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	
167	D	100	4,5	7,7	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	
213	D	100	8,0	6,8	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
216	D	100	12,0	10,5	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
217	D	100	1,8	8,2	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
222	D	100	3,0	5,9	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	
263	D	100	5,0	10,3	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
274	D	100	5,0	6,2	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
280	D	100	4,5	11,9	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
282	D	100	6,0	18,0	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	
408	D	100	4,0	5,7	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
930	D	100	8,0	8,4	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
931	D	100	8,0	11,0	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	
41	M	1000	10,0	16,0	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
44	M	1000	7,0	0,0	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
49	M	1000	16,0	9,3	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
106	M	1000	9,0	9,1	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
114	M	1000	5,0	9,4	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
121	M	1000	8,0	22,3	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
131	M	1000	4,5	13,1	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
142	M	1000	7,0	4,9	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	
179	M	1000	5,0	5,8	Melastomataceae	<i>Miconia sp</i>	
186	M	1000	6,0	5,4	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
247	M	1000	12,0	17,8	Monimiaceae		
414	M	1000	10,0	11,6	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
452	M	1000	8,5	8,1	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
504	M	1000	13,0	13,9	Meliaceae	<i>Trichilia sp</i>	
509	M	1000	10,0	29,4	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
543	M	1000	5,0	4,9	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	

Tabela 3 - Lista de espécies arbóreas não-leguminosas amostradas como espécies testemunhas, bem como suas identificações, altura do fuste e DAP (conclusão)

Código de		Altura (m)			DAP	Família	Espécie
Campo	Parcela	Altitude	Fuste	(m)			
569	M	1000	5,0	5,7	Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	
583	M	1000	6,0	4,8	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
587	M	1000	3,0	7,8	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
591	M	1000	9,0	11,7	Melastomataceae	<i>Tibouchina sp</i>	
612	M	1000	6,5	7,3	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
691	M	1000	2,0	5,6	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
693	M	1000	2,0	5,4	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	
698	M	1000	0,9	12,7	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	
760	M	1000	5,5	4,8	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
769	M	1000	4,5	4,8	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
771	M	1000	3,5	4,9	Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i>	
775	M	1000	6,5	13,0	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp3</i>	
778	M	1000	7,0	7,8	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
790	M	1000	9,0	8,1	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
792	M	1000	3,5	10,9	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
795	M	1000	1,6	16,7	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
834	M	1000	4,5	16,5	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	
928	M	1000	2,0	9,8	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	
963	M	1000	6,0	17,4	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
1056	M	1000	8,0	6,6	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1064	M	1000	4,5	16,2	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	
1064	M	1000	4,5	16,2	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	
1065	M	1000	6,0	4,8	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1083	M	1000	10,0	13,6	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1090	M	1000	0,8	16,8	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1097	M	1000	6,0	4,9	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1171	M	1000	0,7	9,5	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	
1181	M	1000	5,0	7,8	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	
1260	M	1000	0,5	10,5	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	
1270	M	1000	0,5	14,2	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	
1284	M	1000	8,0	7,2	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	
1287	M	1000	9,0	12,9	Chrysobalanaceae	<i>Licania sp</i>	
1344	M	1000	4,5	7,7	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
1345	M	1000	7,0	7,7	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	
1346	M	1000	9,0	13,8	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	

3.3 Análises químicas e isotópicas

Para as medições das concentrações de N, C, P, Ca, das folhas, o material coletado foi seco em estufa a 60°C até peso constante e triturado em moinho Willye (TE – 648) a fino pó.

Sub-amostras de 1-2 mg do material arbóreo preparado foram acondicionadas em cápsulas de estanho e introduzidas em um analisador elementar (Carlo Erba modelo 1110, Milão, Itália), para a determinação da concentração de N e C total. Os gases gerados pela combustão são purificados em uma coluna de cromatografia gasosa e introduzidos diretamente num espectrômetro de massas, para a determinação das razões isotópicas (IRMS Delta Plus; Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA). Os materiais utilizados como referência serão o “sugarcane leaves” para o material foliar. A abundância natural de $\delta^{15}\text{N}$ é expressa como desvios por mil (‰) de um padrão internacionalmente reconhecido, por meio da equação:

$$\delta^{15}\text{N} = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000$$

onde, R é a razão molar $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ na amostra e no padrão. O padrão usado para o N é o ar atmosférico. O erro analítico aceitável é de $\pm 0,3\%$, $0,1\%$ e $0,5\%$ para o C, N e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

Para a determinação da concentração de P total no material vegetal (folhas) foi realizada uma digestão com ácido nítrico + ácido perclórico (proporção 5:1) (JOHNSON; ULRICH, 1959), utilizando 0,5 g de amostra e 6 mL da mistura dos ácidos. Após a digestão, o material digerido foi diluído em 50 mL de água deionizada. A concentração de P foi determinada por espectrofotometria utilizando o reativo “metavanadato de amônio + molibdato de amônio” (JACKSON, 1964; LOTT et al., 1956). A concentração de Ca foi determinada por espectrofotometria de absorção atômica (SectrAA-100, Varian Inc.), usando o mesmo extrato (de digestão) e adicionando uma solução 0,25% de óxido de lantânio. Para eliminar a interferência de P e Al, foi utilizada 1 mL do extrato e 9 mL da solução de óxido de lantânio (MALAVOLTA et al., 1997). Para o Ca, o erro analítico do equipamento fica em torno de 3% e para o P, esse erro é menor que 1%.

Todas as análises nutricionais e isotópicas relacionadas ao C e N foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/USP, enquanto que as

análises para determinação do P total e Ca foram processadas no Laboratório de Fertilidade do Solo (CENA/USP), sob responsabilidade do Prof. Dr. Takashi Muraoka.

3.4 Análises estatísticas

Os dados seguiram uma distribuição normal, portanto não houve a necessidade de transformá-los. Para testar somente diferenças entre as duas altitudes e correspondentes fisionomias florestais (Terras Baixas e Montana) considerando-se todas as plantas coletadas, independentemente de serem ou não nodulantes, utilizou-se uma análise de variância simples. Para testar as diferenças entre as duas altitudes e correspondentes fisionomias florestais (Terras Baixas e Montana) e presença de nódulos foi utilizada uma análise de variância fatorial onde as variáveis independentes foram a altitude média de ocorrência das fisionomias florestais (100 m e 1000 m) e a presença de nódulos nas leguminosas (F+, F- e NF). As variáveis dependentes foram os parâmetros químicos avaliados neste estudo. Em ambos os modelos foi aplicado o teste a posteriori de Tukey para variâncias distintas a fim de se identificar diferenças específicas entre as variáveis do modelo.

Diferenças ao nível de probabilidade de 5% foram consideradas significantes. As análises foram realizadas no pacote estatístico STATISTICA versão 11 para a plataforma Windows (STATSOFT, 2010).

4 RESULTADOS

4.1 Composição isotópica foliar

4.1.1 $\delta^{15}\text{N}$ foliar e suas variações nas leguminosas e não leguminosas

No total foram analisadas 207 amostras de folhas, sendo a média (\pm desvio-padrão) deste conjunto igual a $1.1 \pm 1.6\text{‰}$ (Tabela 4). Praticamente a metade dessas amostras é composta por indivíduos não pertencentes à família das Fabaceae (NF). A média do $\delta^{15}\text{N}_{\text{NF}}$ foi $1.6 \pm 1.8\text{‰}$, enquanto a média dentre amostras de folhas de espécimes de Fabaceae que não nodulam (F-) foi de $1.4 \pm 1.3\text{‰}$ (Tabela 4) e não significativamente distinta das plantas NF. Por outro lado, o valor médio do $\delta^{15}\text{N}$ dentre as amostras de folhas de espécimes de Fabaceae que nodulam (F+) foi igual a $0.4 \pm 1.2\text{‰}$ (Tabela 4). Este valor médio é significativamente menor (Tukey, $p < 0.01$) em relação ao valor médio do $\delta^{15}\text{N}_{\text{NF}}$, mas não significativamente distinto em relação ao valor médio do $\delta^{15}\text{N}_{\text{F-}}$ (Tukey, $p = 0.20$).

Considerando-se a diferença entre as duas altitudes em que amostras foram coletadas, o valor médio do $\delta^{15}\text{N}$ das plantas coletadas na floresta de Terras Baixas foi igual a $1.7 \pm 1.8\text{‰}$ (Tabela 4), o qual foi significativamente mais elevado (Tukey, $p < 0.01$) que o valor médio do $\delta^{15}\text{N}$ das plantas coletadas na floresta Montana ($\delta^{15}\text{N} = 0.5 \pm 1.3\text{‰}$) (Tabela 4).

Considerando-se a interação entre nodulação e altitude, a análise de variância fatorial indicou que 0.29 da variância observada nos valores do $\delta^{15}\text{N}$ pode ser explicada pela combinação entre status de nodulação e altitude em que as árvores foram amostradas (Tabela 5). O valor médio do $\delta^{15}\text{N}_{\text{NF}}$ foi também, como observado para o total de plantas coletadas, significativamente mais elevado na floresta de Terras Baixas em relação à floresta Montana (Tabela 6, Figura 5). No entanto, o valor médio do $\delta^{15}\text{N}_{\text{F+}}$ não foi distinto entre plantas coletadas nas florestas de Terras Baixas e Montana (Tabela 6, Figura 5). Como observado nas figuras 5, 6, 7, 8, 9 e 10, Fabaceae não nodulantes somente foram observadas na floresta de Terras Baixas e, portanto, não foi possível uma comparação destas plantas entre esta fisionomia e a floresta Montana (Figura 5).

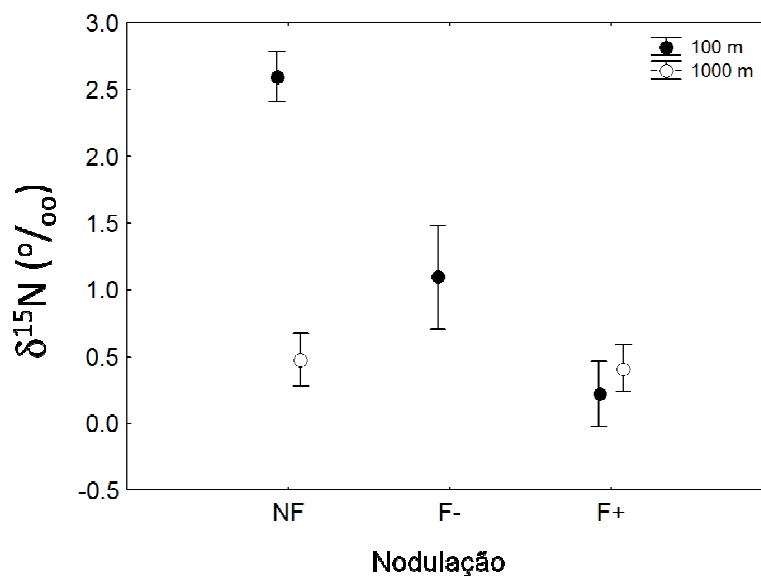


Figura 5 – Média dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliar na interação entre o *status* de nodulação e altitude. Barras representam o desvio padrão da média

4.2 Composição nutricional foliar

4.2.1 Concentração foliar de N

A concentração média foliar de N para todas as amostras de plantas coletadas foi de $30.6 \pm 9.4 \text{ g kg}^{-1}$ (Tabela 4). As concentrações médias das plantas NF e F- foram de $26.2 \pm 9.4 \text{ g kg}^{-1}$ e $27.8 \pm 3.4 \text{ g kg}^{-1}$, respectivamente. Esses valores não foram significativamente distintos, mas ambos foram significativamente menores (Tukey, $p < 0.01$) que a concentração média das plantas F+, cuja média foi de $36.0 \pm 7.1 \text{ g kg}^{-1}$ (Tabela 4).

Não houve diferença significativa entre os valores médios de N de plantas coletadas nas florestas de Terras Baixas e Montana, como pode ser observado na Tabela 4.

A análise de variância fatorial indicou que 0.27 da variância dos teores foliares de N foram explicados pelo *status* de nodulação e pelas altitudes de coleta (Tabela 5). Tanto nas plantas coletadas na floresta de Terras Baixas, como na floresta Montana, os teores médios de N foram menores nas plantas NF em relação às plantas F+ (Tabela 5, Figura 6). Por outro lado, não houve diferença significativa

entre os teores médios de N entre as duas fisionomias florestais, tanto para plantas NF como para F+ (Tabela 5, Figura 6).

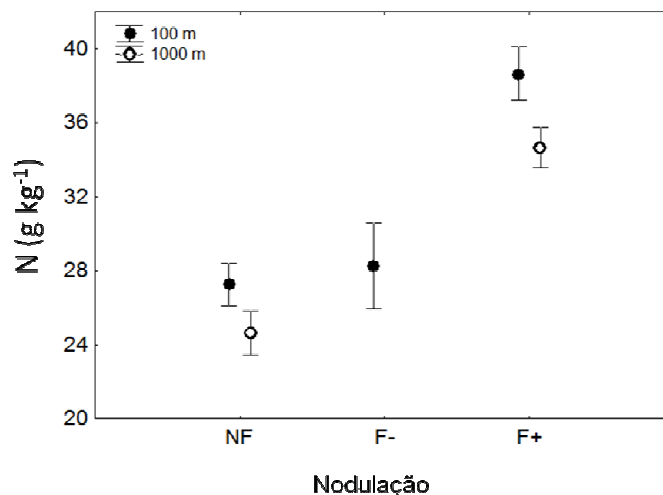


Figura 6 – Média dos valores da concentração de N foliar na interação entre o *status* de nodulação e altitude. Barras representam o desvio padrão da média

4.2.2 Concentração foliar de P

A concentração média foliar de P dentre todas as amostras de plantas foi 0.92 ± 0.36 g kg⁻¹ (Tabela 4). Não houve diferença significativa na concentração média de P dentre as plantas NF, F- e F+; por outro lado, a concentração média de P na floresta de Terras Baixas (1.15 ± 0.44 g kg⁻¹) foi significativamente mais elevada (Tukey, $p < 0.01$) que a concentração média da floresta Montana (0.81 ± 0.34 g kg⁻¹) (Tabela 4).

Somente 0.13 da variância observada nas concentrações de P foi explicada pela análise de variância fatorial (Tabela 5). Essa análise demonstrou que a concentração média de P das plantas NF da floresta de Terras Baixas foi significativamente mais elevada que a concentração média das plantas NF da floresta Montana (Tabela 6, Figura 7). Por outro lado, a diferença dentre as plantas F+ das duas fisionomias florestais não foram significativamente distintas (Tabela 5, Figura 7).

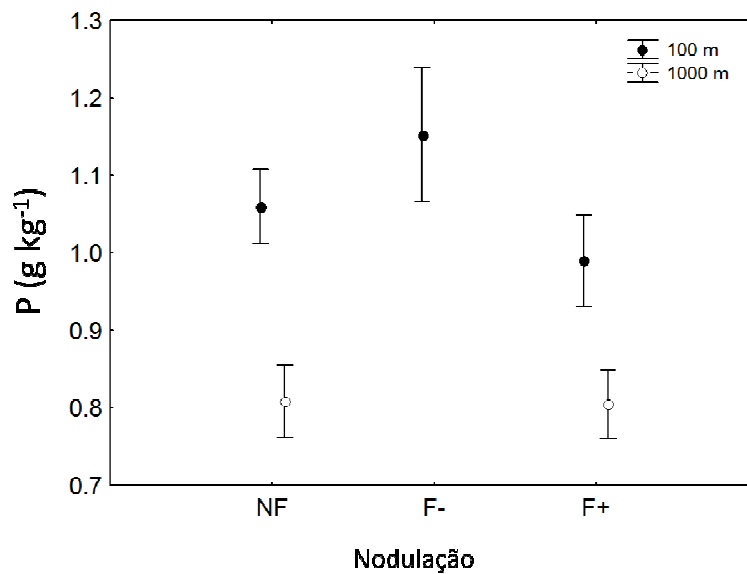


Figura 7 – Média dos valores da concentração de P foliar na interação entre o *status* de nodulação e altitude. Barras representam o desvio padrão da média

4.2.3 Concentração foliar de Ca

A concentração média foliar de Ca do conjunto de plantas coletadas foi $4.3 \pm 3.2 \text{ g kg}^{-1}$ (Tabela 4). A concentração média de Ca das plantas NF e F- foram similares, sendo iguais a $5.5 \pm 3.5 \text{ g kg}^{-1}$ e $5.0 \pm 2.0 \text{ g kg}^{-1}$, respectivamente. As plantas F+ tiveram concentrações menores de Ca em relação a NF e F-, $2.9 \pm 2.4 \text{ g kg}^{-1}$ (Tabela 4). No entanto, somente a concentração média das plantas NF foi significativamente maior (Tukey, $p < 0.01$) que as plantas F+.

Entre altitudes, a concentração média de Ca da floresta de Terras Baixas foi igual a $6.2 \pm 3.0 \text{ g kg}^{-1}$, valor significativamente maior (Tukey, $p < 0.01$) que o teor médio encontrado na floresta Montana, igual a $2.7 \pm 2.3 \text{ g kg}^{-1}$.

Cerca de 0.40 da variância nas concentrações de Ca foi explicada pela análise de variância fatorial (Tabela 5). Para outras variáveis as diferenças entre plantas F+ não foram significativas entre a floresta de Terras Baixas e Montana. Interessantemente, a concentração média de Ca foi mais elevada na primeira fisionomia de floresta em relação à segunda tanto para as plantas NF como para as plantas F+ (Tabela 6, Figura 8).

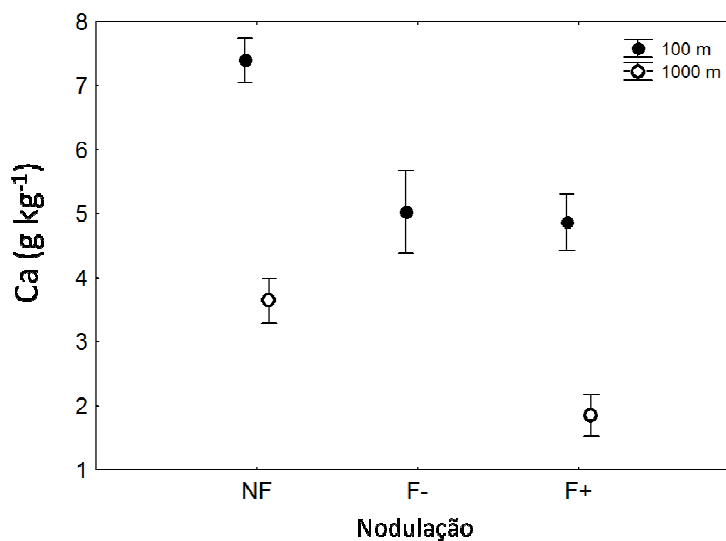


Figura 8 – Média dos valores da concentração de Ca foliar na interação entre o *status* de nodulação e altitude. Barras representam o desvio padrão da média

4.2.4 Relação entre C e N foliares - razão C:N

A relação C:N média de todas as plantas coletadas foi 17.0 ± 5.8 (Tabela 4). As razões C:N médias decresceram dentre as plantas NF, F- e F+ (Tabela 4). No entanto, o teste Tukey indicou que essa diferença somente foi significativa entre as plantas NF e F+ ($p < 0.01$).

Considerando-se a diferença entre as duas altitudes em que amostras foram coletadas, a razão média C:N das plantas coletadas na floresta de Terras Baixas foi igual a 15.9 ± 4.3 (Tabela 4), a qual foi significativamente menor (Tukey, $p < 0.01$) que a razão C:N média das plantas coletadas na floresta Montana, igual a 17.9 ± 6.7 (Tabela 4).

O coeficiente de correlação da análise fatorial indicou que 0.28 da variabilidade observada na razão C:N foram devidas ao *status* de nodulação e a altitude em que as plantas foram amostradas (Tabela 5). Interessantemente, a diferença entre as razões C:N observada para o conjunto de todas as amostras se manteve a mesma para plantas NF, ou seja a razão C:N média das plantas NF foi significativamente menor na floresta de Terras Baixas que na floresta Montana (Tabela 6, Figura 9). Por outro lado, não houve diferença significativa entre as razões C:N das plantas F+ coletadas nas duas fisionomias de florestas (Tabela 6, Figura 9).

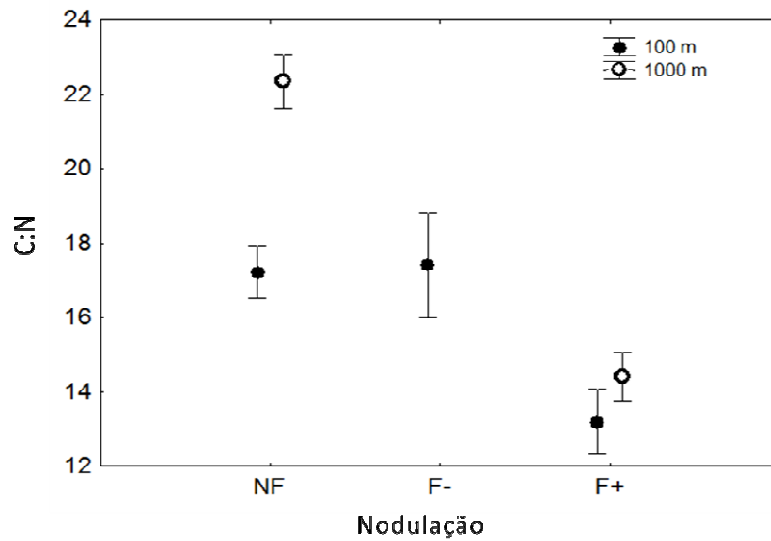


Figura 9 – Média dos valores da relação C:N na interação do *status* de nodulação e altitudes. Barras representam o desvio padrão da média

4.2.5 Relação entre N e P foliares - razão N:P

A razão N:P média dentre todas as plantas coletadas foi de 35.7 ± 12.0 (Tabela 4). A razão N:P média das plantas F+ foi de 43.5 ± 10 , valor significativamente mais elevado que a razão N:P média das plantas NF (30.2 ± 10) e plantas F- (25.6 ± 4.9), que por sua vez não diferiram entre si. Em relação à altitude, a razão N:P média das plantas da floresta de Terras Baixas foi igual a 31.4 ± 10.5 , que foi significativamente menor (Tukey, $p < 0.01$) que a razão média das plantas das floresta Montana, igual a 39.6 ± 11.7 (Tabela 4).

Cerca de 0.40 da variância das razões N:P foram explicadas pelas variáveis independentes na análise de variância fatorial (Tabela 5). Não houve diferença significativa das razões N:P dentre plantas F+ que ocorrem nas florestas de Terras Baixas e Montana (Tabela 6, Figura 10). Por outro lado, a razão N:P média das plantas NF da floresta de Terras Baixas foi significativamente mais elevada que a razão média das plantas NF da floresta Montana (Tabela 6, Figura 10).

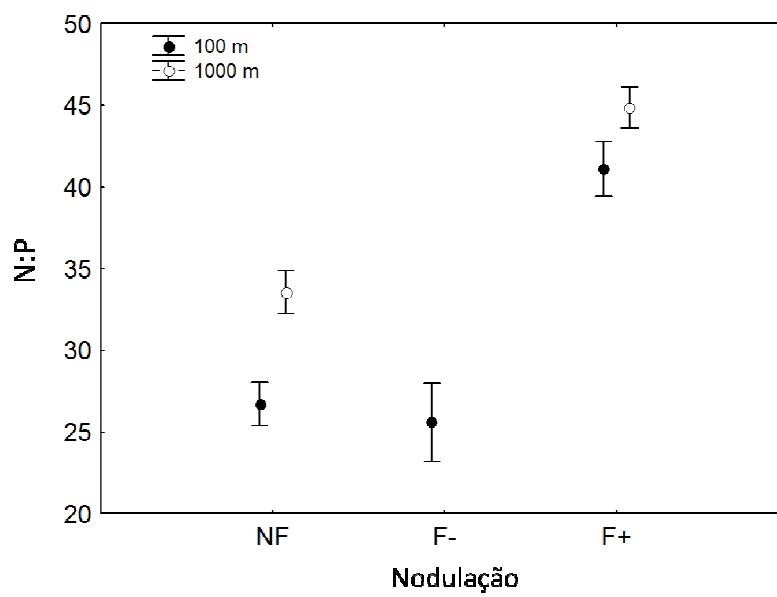


Figura 10 - Relação N:P na interação do *status* de nodulação e altitudes

Tabela 4 - Número de amostras (n), médias (μ), desvios-padrão (σ) e das variáveis dependentes $\delta^{15}\text{N}$, N, P, Ca, e razões C:N e N:P em relação às variáveis independentes altitude de coleta (Altitude), capacidade de fixação biológica de nitrogênio (Fixação) e interação entre as duas (Altitude*Fixação). NF – espécies não pertencentes à família das *Fabaceae*; F- – espécies pertencentes à família das *Fabaceae* que não fixam nitrogênio; F+ - espécies pertencentes à família das *Fabaceae* que fixam nitrogênio de acordo com dados da literatura (ver Anexo A)

Fator I	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		N (g kg ⁻¹)		P (g kg ⁻¹)		Ca (g kg ⁻¹)		C:N		N:P		
		μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	μ	σ	
Total		207	1.1	1.6	30.6	9.4	0.92	0.36	4.3	3.2	17	5.8	35.7	12
Altitude	100 m	98	1.7	1.8	31.1	8.5	1.05	0.34	6.2	3	15.9	4.3	31.4	10.5
Altitude	1000 m	109	0.5	1.3	30.1	10.2	0.81	0.34	2.7	2.3	17.9	6.7	39.6	11.7
Fixação	NF	101	1.6	1.8	26.2	9.4	0.93	0.38	5.5	3.5	19.5	6.4	30.2	10
Fixação	F-	15	1.4	1.3	27.8	3.4	1.15	0.44	5	2	17.8	2.1	25.6	4.9
Fixação	F+	91	0.4	1.2	36	7.1	0.87	0.31	2.9	2.4	14	3.8	43.5	10
Altitude*Fixação	100 m*Nf	50	2.6	1.5	27.3	7.1	1.06	0.3	7.4	3.4	17.2	4.3	26.7	6.5
Altitude*Fixação	100m*F-	15	1.4	1.3	27.8	3.4	1.15	0.44	5	2	17.8	2.1	25.6	4.9
Altitude*Fixação	100m*F+	33	0.4	1.5	38.5	7.1	0.99	0.33	4.9	2.1	13.2	3.9	41.1	10.5
Altitude*Fixação	1000 m*Nf	51	0.6	1.5	25.1	11.2	0.81	0.39	3.6	2.5	21.8	7.3	33.5	11.6
Altitude*Fixação	1000 m*F+	58	0.4	1.1	34.6	6.7	0.8	0.27	1.8	1.8	14.5	3.8	44.9	9.6

Tabela 5 - Parâmetros da análise de variância fatorial utilizando-se altitude de coleta e capacidade de fixação de nitrogênio como variáveis independentes e $\delta^{15}\text{N}$, teores de N, P, Ca e razões C:N e N:P das folhas como variáveis dependentes. r - coeficiente de correlação, r^2_{adj} - coeficiente de correlação ajustada, SS - soma dos quadrados, df - graus de liberdade, MS - quadrado médio, F - estatística de Fisher e p - nível de probabilidade

	Modelo					Resíduo				
	R	r^2_{adj}	SS	df	MS	SS	df	MS	F	P
$\delta^{15}\text{N}$	0.3	0.29	169.58	4	42.39	390.87	202	1.94	21.91	< 0.01
N	0.28	0.27	5172.72	4	1293.18	13123.6	202	64.97	19.9	< 0.01
P	0.13	0.11	21	4	5.25	142.83	202	0.71	7.43	< 0.01
Ca	0.41	0.4	867.2	4	216.8	1249.2	202	6.18	35.06	< 0.01
C:N	0.29	0.28	2030.66	4	507.66	4916.19	202	24.34	20.86	< 0.01
N:P	0.39	0.38	1861.86	4	465.46	2875.44	202	14.23	32.7	< 0.01

Tabela 6 - Níveis de probabilidade estimados através do teste de Tukey para variâncias desiguais considerando-se como variáveis independentes a altitude de coleta (Altitude) e a capacidade de fixação pelas plantas (Fixação) e variáveis dependentes $\delta^{15}\text{N}$, teores de N, P, Ca e razões C:N e N:P das folhas

(continua)

		$\delta^{15}\text{N}$				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
100 m	F-	< 0.01		0.31	0.61	0.5
100 m	F+	< 0.01	0.31		0.92	0.97
1000 m	NF	< 0.01	0.61	0.92		1
1000 m	F+	< 0.01	0.5	0.97	1	
		N				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		1	< 0.01	0.51	< 0.01
100 m	F-	1		< 0.01	0.81	0.29
100 m	F+	< 0.01	< 0.01		< 0.01	0.29
1000 m	NF	0.51	0.81	< 0.01		< 0.01
1000 m	F+	< 0.01	0.29	0.29	< 0.01	
		P				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		0.99	0.91	< 0.01	< 0.01
100 m	F-	0.94		0.67	0.04	0.04
100 m	F+	0.91	0.67		0.19	0.16
1000 m	NF	< 0.01	0.04	0.19		1
1000 m	F+	< 0.01	0.04	0.16	1	
		Ca				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		0.07	< 0.01	< 0.01	< 0.01
100 m	F-	0.07		1	0.54	< 0.01
100 m	F+	< 0.01	1		0.27	< 0.01
1000 m	NF	< 0.01	0.54	0.27		< 0.01
1000 m	F+	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	
		C:N				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		1	< 0.01	< 0.01	0.03
100 m	F-	1		0.21	0.1	0.55

Tabela 6 - Níveis de probabilidade estimados através do teste de Tukey para variâncias desiguais considerando-se como variáveis independentes a altitude de coleta (Altitude) e a capacidade de fixação pelas plantas (Fixação) e variáveis dependentes $\delta^{15}\text{N}$, teores de N, P, Ca e razões C:N e N:P das folhas (conclusão)

		C:N				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	F+	0.01	0.21		< 0.01	0.87
1000 m	NF	< 0.01	0.1	< 0.01		< 0.01
1000 m	F+	0.03	0.55	0.87	< 0.01	
		N:P				
Altitude	Fixação	100 m	100 m	100 m	1000 m	1000 m
		NF	F-	F+	NF	F+
100 m	NF		1	< 0.01	< 0.01	< 0.01
100 m	F-	1		< 0.01	0.14	< 0.01
100 m	F+	< 0.01	< 0.01		0.01	0.49
1000 m	NF	< 0.01	0.14	0.01		< 0.01
1000 m	F+	< 0.01	< 0.01	0.49	< 0.01	

5 DISCUSSÃO

Duas hipóteses foram levantadas no início deste documento. A primeira ressaltava que, independentemente de fixar ou não N, as Fabaceae teriam certas peculiaridades na composição química de suas folhas em relação a outras famílias. De fato, neste estudo foi observado que em ambas as fisionomias florestais a concentração média de N foi maior nas plantas F+ e a concentração média de Ca foi menor nessas mesmas plantas em relação a outras famílias. Ainda, a razão C:N média foi menor e a razão N:P média foi maior nas plantas F+ em relação à plantas NF (tabela 6, Figuras 6, 8, 9 e 10).

McKey (1994) foi o primeiro a sugerir que, independentemente de seu *status* de nodulação, o teor de N das folhas de plantas de Fabaceae seria mais elevado que em outras famílias. Esse fato foi confirmado por inúmeros trabalhos posteriores (e.g. VITOUSEK et al., 2002; BUSTAMANTE et al., 2004; OMETTO et al., 2006; NARDOTO et al., 2008; FYLLAS et al., 2009). Devido à maior concentração de N, as folhas das plantas F+ tendem a ter menores razões C:N. Esta mesma tendência foi observada por outros autores trabalhando na região Amazônica (OMETTO et al., 2006; FYLLAS et al. 2009). Menores concentrações de Ca foram também encontradas em folhas de leguminosas coletadas em várias regiões da Amazônia por Fyllas et al. (2009), mas não por Nardoto et al. (2008).

Por outro lado, uma diferença importante entre o presente estudo e outros foi a ausência de uma maior concentração de P nas folhas das plantas F+ (VITOUSEK et al., 2002, OMETTO et al., 2006; NARDOTO et al., 2008; FYLLAS et al., 2009). No entanto, mesmo levando-se em conta esta diferença, neste estudo e em outros, a razão N:P das leguminosas foi maior que as não leguminosas. Neste contexto é importante ressaltar que Alvarez-Clare e Mack (2011) analisando espécies tropicais em uma floresta da Costa Rica também não encontraram um enriquecimento em P nas leguminosas em relação a outras plantas; mas encontraram, como neste estudo, uma maior razão N:P nas folhas de leguminosas.

Quais seriam os principais motivos dessas diferenças na composição das folhas de plantas F+ e NF?

Antes de se discutir a pergunta acima seria interessante adicionar mais um nível de informação que se relaciona com a segunda hipótese. As leguminosas com a capacidade de estabelecer relações simbióticas com bactérias do gênero *Rhizobium* tem a opção de adquirir N atmosférico (FORD et al. 1960). A importância desta fixação de N para as florestas tropicais e a importância das leguminosas tem sido discutida por vários autores (VITOUSEK et al., 2002; PONS et al., 2007; BARRON, PURVES, HEDIN et al., 2011). Uma das principais conclusões desses estudos é que a aparente riqueza em N observada em várias florestas tropicais pode ser atribuída às plantas F+ (JENNY et al. 1948, 1949; ROGGY et al., 1999; PONS et al. 2007). Por outro lado, vários estudos têm demonstrado que em florestas tropicais maduras e pristinas a maioria das leguminosas não fixam N (VITOUSEK et al., 2002; OMETTO et al., 2006; NARDOTO et al., 2008; BARRON et al., 2011; NARDOTO et al., no prelo). Esta aparente contradição recebeu o nome de “nitrogen paradox” das florestas tropicais por Hedin et al. (2009).

Uma das principais dificuldades para o avanço deste paradoxo é a falta de metodologias inteiramente confiáveis para se medir a fixação de N em florestas tropicais, seja por organismos livres ou por leguminosas (BODDEY et al., 2010). Dentre estas técnicas uma das mais utilizadas é o $\delta^{15}\text{N}$ das folhas. Essa técnica tem como premissa que o $\delta^{15}\text{N}$ da planta fixadora reflete uma mistura entre N adquirido do ar que tem valores de $\delta^{15}\text{N}$ próximos a 0 ‰ com N vindo do solo que usualmente tem valores mais elevados (SHEARER AND KOHL, 1986). Ainda que essa premissa seja simples, existem várias outras suposições que podem validar o uso desta técnica (HÖGBERG, 1997; GEHRING; VLEK, 2004; BODDEY et al., 2010). Primeiramente, assume-se que o fracionamento isotópico entre a atmosfera, as bactérias do gênero *Rhizobium* e a planta seja baixo o suficiente para não mascarar possíveis diferenças entre plantas fixadoras e não fixadoras. De acordo com Högborg (1997) esse fracionamento pode variar de 0 a 2‰. Segundo, deve ser assumido que o $\delta^{15}\text{N}$ do solo reflita o $\delta^{15}\text{N}$ das formas inorgânicas (NH_4 e NO_3) e algumas formas orgânicas de N, e que as plantas F+ e NF estejam explorando as mesmas fontes (SHEARER; KOHL, 1986). Terceiro, é comum em solos tropicais outro tipo de simbiose entre raízes e fungos micorrízicos, novamente as plantas fornecendo energia e as micorrizas fornecendo P que é

um nutriente limitante nos trópicos (STÜRMER; SIQUEIRA, 2005; TEDERSOO et al., 2012). Dependendo do tipo de planta e da associação com diferentes tipos de fungos micorrízicos, os mesmos podem transferir N com $\delta^{15}\text{N}$ maior ou menor que aquele presente no solo, dificultando o uso de $\delta^{15}\text{N}$ na constatação de fixação de N atmosférico por leguminosas (HOBBIE; HÖGBERG, 2012). Mais uma vez, assume-se que essas associações micorrízicas levem ao fracionamento isotópico dentre todas as plantas de uma determinada fisionomia florestal. Portanto, desta discussão acima fica claro que o *status* de fixação baseando-se nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ é apenas uma indicação desta capacidade. Högberg (1997) propõe que haja no mínimo uma diferença de 5‰ entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas potencialmente fixadoras e não-fixadoras. GEHRING e VLEK (2004), adicionalmente, propõem que sejam utilizadas leguminosas não-fixadoras (F-) como plantas testemunhas devido às características fisiológicas comuns entre F+ e F-.

Nesse estudo, somente foram encontradas plantas F- na floresta de Terra-Baixas e o $\delta^{15}\text{N}$ destas plantas não foi estatisticamente distinto em relação às plantas F+ desta mesma fisionomia florestal (Tabela 6, Figura 5). Por outro lado, o $\delta^{15}\text{N}$ das plantas F+ foi significativamente menor que as plantas NF; no entanto, a diferença média entre os dois tipos de plantas foi de 1,2‰ (Tabela 4), abaixo da diferença mínima de 2 a 5‰, proposta por Högberg (1997). Na floresta Montana praticamente não houve diferença entre os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das plantas F+ e NF, lembrando-se que não foram localizadas plantas F- nestas florestas. Portanto, baseando-se nos resultados acima seria razoável concluir que provavelmente a maioria das plantas F+ nas duas fisionomias da Mata Atlântica não estejam fixando N da atmosfera. Esse resultado faz eco a tantos outros estudos que obtiveram resultados semelhantes e reforça o “nitrogen paradox” das florestas tropicais proposto por Hedin et al. (2009). Provavelmente, a solução deste paradoxo esteja na proposta de Barron et al. (2011) sobre a existência de micro sítios de carência de N, onde a fixação de N possa ocorrer e nas recentes descobertas de Berdugo (2012) que demonstrou que nas Terras Baixas organismos livres no solo e na serapilheira podem contribuir com quantidades significativas de N para a economia das florestas.

A discussão acima nos remete a segunda hipótese, que levantou a possibilidade de as leguminosas da floresta de Terra Baixas fixarem N

atmosférico de forma mais ativa devido à maior temperatura, uma vez que Houlton et al. (2008) levantaram a hipótese de a temperatura ser um dos fatores reguladores mais importantes para a fixação. No entanto, a ausência de diferenças acima de 5‰ entre as plantas F+ e NF e a ausência de diferença significativamente estatística entre F+ e F-, são argumentos robustos o suficiente para que a segunda hipótese desse estudo seja refutada.

Apesar da aparente ausência de fixação, foi demonstrado anteriormente que existem diferenças significativas na composição foliar dentre F+ e NF (Tabela 6, Figuras 5, 6, 7, 8, 9 e 10), tanto na floresta de Terras Baixas como na Montana. A maioria dessas diferenças foram já antes documentadas e algumas explicações das causas são possíveis, ainda que algumas de forma especulativas. A mais evidente é a maior concentração de N nas folhas de leguminosas mesmo na ausência de fixação (VITOUSEK et al., 2002). McKey (1994) se referiu às leguminosas como plantas que tem mecanismos fisiológicos que demandam altas concentrações de N em suas folhas. Provavelmente, esta maior concentração de N seja destinada a processos metabólicos e não estruturais ou de defesa contra a herbivoria, pois leguminosas coletadas em diversas regiões da Amazônia tiveram uma menor massa por área que as plantas não leguminosas (FYLLAS et al., 2009).

As maiores concentrações de N nas plantas F+ acarretam um decréscimo na razão C:N de suas folhas em relação as plantas NF (Figura 9). Essa menor razão C:N das F+ pode levar a uma decomposição mais acelerada das plantas F+ em relação às plantas NF (MANZONI et al. 2010), evidenciando a importância dessas plantas para a economia do N em florestas tropicais. Resultados preliminares obtidos em experimentos de decomposição nos mesmos locais de coleta deste estudo, conduzidos por Luciana Della Coletta (dados não publicados), indicam para ambas fisionomias florestais uma taxa de decomposição mais rápida para leguminosas quando comparada às plantas não leguminosas.

Vários estudos têm encontrado maiores concentrações foliares de P em plantas F+ em relação às plantas NF. A principal explicação para esse enriquecimento em P seriam as altas demandas energéticas envolvidas no processo de fixação, principalmente ligadas à produção de adenosina tri-fosfato (ATP), que obviamente necessita de P para sua síntese (VITOUSEK et al.,

2002). Por outro lado, Vitousek et al. (2002) argumentam que culturas agrícolas realmente necessitam uma grande quantidade de P para fixarem N. No entanto, esses mesmos autores questionam se essa demanda seria a mesma em florestas tropicais onde P é quase sempre o nutriente mais limitante. Mais recentemente, Houlton et al. (2008) preconizam que plantas F+ em florestas tropicais sobre solos inférteis, como é o caso deste estudo, produziriam fosfatase que seria capaz de disponibilizar para as plantas P orgânico.

Finalmente, a menor concentração de Ca observada nas plantas F+ em relação às plantas NF nas duas fisionomias florestais foi também observada em plantas F+ coletadas em diversas regiões da Amazônia. A explicação mais plausível para essa menor concentração seria a alta demanda de Ca pelo simbionte *Rhizobium* (O'HARA et al., 2001).

Um último aspecto das leguminosas que nos remete ao próximo tópico de discussão é o fato de a composição das plantas NF da floresta de Terras Baixas ser distinta das plantas NF da floresta Montana, sugerindo uma clara influência da altitude na composição destas plantas. Por outro lado, essas diferenças não foram observadas nas plantas F+, sugerindo que essas plantas parecem imunes aos fatores que determinam as diferenças observadas entre as plantas NF. Resumidamente, essas diferenças são as seguintes, na floresta de Terras Baixas as concentrações de P e Ca foram significativamente maiores, enquanto as razões C:N e N:P foram menores que na floresta Montana (Tabela 6). Finalmente, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ na floresta de Terras Baixas foram menores que na floresta Montana.

Geralmente, as concentrações de P e Ca das plantas seguem as concentrações desses elementos no solo (VITOUSEK AND SANFORD, 1986). No caso deste estudo as concentrações de P e Ca no solo não foram distintas entre solos das florestas de Terras Baixas e Montana (MARTINS, 2010). Portanto, diferenças na composição pedológica não podem ser consideradas como causadoras das diferenças observadas. Uma outra possibilidade seria a ocorrência de um conjunto de espécies de plantas com requerimentos nutricionais distintos entre as duas fisionomias predominantemente por fatores genéticos. A base de dados deste estudo não é suficientemente detalhada para se averiguar essa possibilidade. Por outro lado, Fyllas et al. (2009) demonstraram que fatores genéticos exercem pouco controle sobre a

concentração foliar de Ca e P. Esses autores ressaltaram que esses dois nutrientes são mais controlados por fatores ambientais locais. Esse tipo de controle pode realmente ocorrer no caso deste estudo devido à diferença na temperatura do ar entre as duas altitudes (SOUSA NETO et al., 2011). As temperaturas mais baixas em altitude retardariam os processos de decomposição liberando uma quantidade menor de nutrientes para as plantas (VITOUSEK; HOWARTH, 1991; VIEIRA et al. 2011). Nota-se também que a produção de liteira é menor na floresta Montana que na floresta de Terras Baixas (SOUSA NETO et al., 2011). Esses dois fatos acarretariam uma maior disponibilidade de nutrientes na floresta de Terras Baixas. Essa maior disponibilidade acarretaria maiores perdas de nutrientes, como o N, levando a uma maior perda desse elemento na forma de emissão de N_2O que são mais elevadas na menor altitude (SOUSA NETO et al., 2011). Provavelmente, essas maiores perdas de N explicariam os valores de $\delta^{15}N$ mais elevados na floresta de Terras Baixas em relação à floresta Montana (MARTINELLI et al., 1999; NARDOTO et al., 2008).

6 CONCLUSÕES

Duas hipóteses principais foram levantadas nesse estudo. A primeira foi confirmada pelos resultados aqui apresentados. Realmente, as leguminosas fixando N ou não têm características próprias que as diferenciam totalmente de outras famílias. Essas diferenças, como maiores concentrações de N e menores razões de C:N, interferem possivelmente também na decomposição destas plantas e, conseqüentemente, na economia de N de todo o ecossistema.

A segunda hipótese deste estudo não foi confirmada, tanto na floresta de Terras Baixas como na Montana nossos dados indicaram, assim como vários outros, que a maioria das leguminosas não estava fixando N. Portanto, na Mata Atlântica, situada no norte do litoral paulistano, o “nitrogen paradox” persiste. No entanto, a composição foliar das plantas situadas nas Terras Baixas foi diferente das plantas situadas na floresta Montana, sugerindo maior disponibilidade de N nas Terras Baixas.

REFERÊNCIAS

- ABER, J.D.; MCDOWELL, W.H.; NADELHOFFER, K.J.; MAGILL, A.; BERNTSON, G.; KAMAKEYA, M.; MCNULTY, S.; CURRIE, W.; RUSTAD, L.; FERNANDEZ, I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. **BioScience**, California, v. 48, p. 921–934, 1998.
- ALLEN, O.N.; ALLEN, E.K. **The Leguminosae**. Wisconsin: University of Wisconsin Press, 1981. 813p.
- ALVAREZ-CLARE, S.; MACK, M.C. Influence of precipitation on soil and foliar nutrients across nine Costa Rican forests. **Biotropica**, Washington, v. 43, p. 433–441, 2011 DOI: 10.1111/j.1744-7429.2010.00732.x
- ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; SCARANELLO, M.A.; CAMARGO, P.B.; SANTOS, F.A.M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical moist forest (Brazil), **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 260, p. 679–691, 2010.
- ANDRADE, T.N.B.; CAMARGO, P.B.; SILVA, D.M.L.; PICCOLO, M.C.; VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Dynamics of dissolved forms of carbon and inorganic nitrogen in small watersheds of the coastal Atlantic Forest in southeast BRAZIL. **Water, Air & Soil Pollution**, Dordrecht, v. 214, p. 393–408, 2011. DOI: 10.1007/S11270-010-0431-Z.
- BARRON, A.R. **Patterns and controls on nitrogen fixation in a lowland tropical forest, Panama**. 2007. 206p. thesis. (PhD) - Princeton University, 2007.
- BARRON, A.R.; WURZBURGER, N.; BELLENGER, J.P.; WRIGHT, S.J.; HEDIN, L.O. Molybdenum limitation of symbiotic nitrogen fixation in tropical forest soils. **Nature Geoscience**, London, v.2, n.1, p. 42–45, 2009.
- BARRON, A.R.; PURVES, D.W.; HEDIN, L.O. Facultative nitrogen fixation by canopy legumes in a lowland tropical forest. **Oecologia**, Berlin, v. 165, p. 511–520, 2011.
- BERDUGO, S.E.B. **Fixação biológica de N₂ e diversidade de bactérias diazotróficas numa floresta de restinga**. 2012. 95p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiróz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2012.
- BINKLEY, D.; SOLLINS, P.; BELL, R.; SACHS, D.; MYROLD, D. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder–conifer stands. **Ecology**, Tempe, v. 73, p. 2022–2033, 1992.
- BODDEY, R.M.; PEOPLES, M.B.; PALMER, B.; DART, P.J. Use of the ¹⁵N natural abundance technique to quantify biological nitrogen fixation by woody perennials. **Nutrient Cycling in Agroecosystems**, Dordrecht, v. 57, p. 235–270, 2000.

BONAN, G.B. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. **Science**, Washington, v. 320, p. 1444–1449, 2008.

BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A.; SILVA, D.A.; CAMARGO, P.B.; KLINK, C.A.; DOMINGUES, T.F.; SANTOS, R.V. $\delta^{15}\text{N}$ natural abundance in woody plants and soils of central Brazilian savannas (cerrado). **Ecological Applications**, Tempe, v. 14, n. 4, p. S200–S213 Suppl. S, Aug., 2004.

CHAPIN III, F.S.; MATSON, P.A.; MOONEY, H.A. **Principles of terrestrial ecosystem ecology**. New York: Springer-Verlag, 2002. 436p.

CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; CONSTANCE, B.C.; LEY, R.E.; SCHMIDT, S.K. Soil microbial dynamics in Costa Rica: seasonal and biogeochemical constraints. **Biotropica**, Washington, v. 36, p. 184–195, 2004.

CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R.; SCHIMMEL, D.S.; FISHER, H.; HOWARTH, R.W.; HEDIN, L.O.; PERAKIS, S.S.; LATTY, E.F.; VON FISCHER, J.C.; ELSER, A.; WASSON, M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N_2) fixation in natural ecosystems. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v.13, n.2, p. 623 - 645, 1999.

CORBY, H.D.L. Types of rhizobial nodules and their distribution among the leguminosae. **Kirkia**, Salisbury, v. 13, n. 1, p. 53–123, 1988.

CREWS, T.E.; KITAYAMA, J.H.; FOWNES, R.H.; RILEY, D.A.; HERBERT, D.; MUELLER-DOMBOIS ;VITOUSEK, P.M. Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. **Ecology**, Tempe, v. 76, p.1407–1424, 1995.

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

DAVIDSON, E.A.; CARVALHO, C.J.R.D.; FIGUEIRA, A.M.; ISHIDA, F.Y.; OMETTO, J.P.H.B.; NARDOTO, G.B.; SABÁ, R.T.; HAYASHI, S.N.; LEAL, E.C.; VIEIRA, I.C.G.; MARTINELLI, L.A. Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. **Nature**, London, v. 447, p. 995-998, 2007.

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

DOYLE, J.J.; DOYLE, J.L.; BALLENGER, J.A.; DICKSON, E.E.; KAJITA, T.; OHASHI, H. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 84, n 4, p. 541–554, 1997.

DUFF, S.M.G.; SARATH, G.; PLAXTON, W.C. The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. **Physiology Plant**, Berne, v. 90, p. 791–800, 1994.

DYHRMAN, S.T.; CHAPPELL, P.D.; HALEY, S.T.; MOFFETT, J.W.; ORCHARD, E.D.; WATERBURY, J.B.; WEBB, E.A. Phosphonate utilization by the globally important marine diazotroph *Trichodesmium*. **Nature**, London, v. 439, p. 68–71, 2006.

EVANS, R.D. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 16, p. 121-126, 2001.

FARIA, S.M.; FRANCO, A.A.; MENANDRO, M.S.; JESUS, R.M.; BAITELLO, J.B.; AGUIAR, O.T.; DOBEREINER, J. Levantamento da nodulação de Leguminosas florestais nativas na região sudeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 19, p. 143–153, 1984.

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

FIELD, C.B.; BEHRENFELD, M.J.; RANDERSON, J.T.; FALKOWSKI, P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. **Science**, Washington, v. 281, p. 237–240, 1998.

FYLLAS, N.M.; PATIÑO, S.; BAKER, T.R.; NARDOTO, G.B.; MARTINELLI, L. A.; QUESADA, C.A.; PAIVA, R.; SCHWARZ, M.; HORNA, V.; MERCADO, L. M.; SANTOS, A.; ARROYO, L.; JIMÉNEZ, E. M.; LUIZÃO, F.J.; NEILL, D.A.; SILVA N.; PRIETO, A.; RUDAS, A.; SILVEIRA, M.; VIEIRA, I.C.G.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; MALHI, Y.; PHILLIPS, O. L.; LLOYD, J. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. **Biogeosciences**, Germany, v. 6, p. 2677–2708, 2009.

GALLOWAY, J.N.; DENTENER, F.J.; CAPONE, D.G.; BOYER, E.W.; HOWARTH, R.W.; SEITZINGER, S.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.; VOROSMARTY, C.J. Nitrogen cycles: past, present, and future. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v.70, p.153–226, 2004.

GALLOWAY, J.N.; SCHLESINGER, W.H.; LEVY, H.; MICHAELS, A.; SCHNOOR, J.L. Nitrogen fixation: anthropogenic enhancement-environmental response. **Global Biogeochemistry Cycles**, Washington, v. 9, p. 235–352, 1995.

GALLOWAY, J.N.; SCHLESINGER, W.H.; LEVY, H.; MICHAELS, A.; SCHNOOR, J.L. Nitrogen fixation: anthropogenic enhancement-environmental response. **Global Biogeochemistry Cycles**, Washington, v. 9, p. 235–252, 1995.

GEHRING, C.; VLEK, P.L.G. Limitations of the ^{15}N natural abundance method for estimating biological nitrogen fixation in Amazonian forest legumes. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 5, p. 567-580, 2004.

GERBER, S.; HEDIN, L.O.; OPPENHEIMER, M.; PACALA, S.W.; SHEVLIKOVA E. 2009. Nitrogen cycling and feedbacks in a global dynamic land model. **Global Biogeochemistry Cycles** In press (DOI: 10.1029/2008GB003336)

GROPPO, J.D. **Caracterização hidrológica e dinâmica do nitrogênio em uma microbacia com cobertura florestal (Mata Atlântica), no Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia**. 2010. 80p. Tese (Doutorado na área Química na Agricultura e no Meio Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura - CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP. 2010.

GRUBB, P.J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 8, p. 83–107, 1977.

GUTSCHICK, V.P. Evolved strategies in nitrogen acquisition by plants. **American Naturalist**, Chicago, v. 118, p. 607–637, 1981.

HALL, S.J.; MATSON, P.A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests. **Nature**, London, v. 401, p. 152–155, 1999.

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

HEDIN, L.O.; VITOUSEK, P.M.; MATSON, P.A. Nutrient losses over four million years of tropical forest development. **Ecology**, Tempe, v. 84, p. 2231–2255, 2003.

HERBERT, D.A.; FOWNES, J.H. Phosphorus limitation of forest leaf area and net primary production on a highly weathered soil. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 29, p. 223–235, 1995.

HOBBIE, E.A.; HÖGBERG, P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics. **New Phytologist**, Cambridge, v. 196, p. 367–382, 2012. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04300.x

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

HOULTON, B.Z.; WANG, Y-P.; VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. **Nature**, London, v. 454, p. 327–330, 2008.

HOULTON, B.Z.; SIGMAN, D.M.; HEDIN, L.O. Isotopic evidence for large gaseous nitrogen losses from tropical rainforests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 103, n. 23, p. 8745–8750, 2006.

IPT-Instituto de Pesquisas Tecnológicas, 2000. **Diagnóstico da situação atual dos recursos hídricos da Unidade de Gerenciamento dos Recursos Hídricos do Litoral Norte–UGRHI-3**: Governo do Estado de São Paulo, São Paulo, 2000. (Relatório 46.172.)

JACKSON, M.L. **Analisis quimico de suelos**. Englehood Cliffs; New Jersey: Prentice Hall, 1964. 662p.

JENNY, H.; BINGHAM, F.T.; PADILLA-SARAVIA, B. Nitrogen and organic matter contents of equatorial soils of Colombia, South America. **Soil Science**, Baltimore, v. 66, p. 173-186, 1948.

JENNY, H.; GESSEL, S.P.; BINGHAM, F.T. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. **Soil Science**, Baltimore, v. 68, p. 419-432, 1949.

JENNY, H. Causes of the high nitrogen and organic matter content of certain tropical forest soils. **Soil Science**, Baltimore, v. 69, n.1, p.63–69, 1950.

JOHNSON, C.M.; ULRICH, A. Analytical methods for use in plant analysis. **California Agricultural Experiment Station Bulletin**, Berkeley, v. 766, p. 1-78, 1959.

JOLY, C.A.; ASSIS, M. A.; BERNACCI, L.C.; TAMASHIRO, J.Y.; CAMPOS, M. C R. de; GOMES, J.A.M.A.; LACERDA, M.S.; SANTOS, F.A.M. dos; PEDRONI, F.; PEREIRA, L. de S.; PADGURSCHI, M. de C.G.; PRATA, E.M.B.; RAMOS, E.; TORRES, R.B.; ROCHELLE, A.; MARTINS, F.R.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S. A.; MARTINELLI, L.A.; CAMARGO, P.B. de; AIDAR, M.P.M.; EISENLOHR, P. V.; SIMÕES, E.; VILLANI, J.P.; BELINELLO, R. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente altitudinal. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, n. 1, p. 123-145, 2012.

LACERDA, M.S. **Composição florística e estrutura da comunidade arbórea num gradiente altitudinal da Mata Atlântica**. 2001. 123p. Tese (Doutorado na área de Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2001.

LADEIRA, F.S.B.; DAGNINO, R.S.; FREITAS, M.W.D.; VALERIANO, M.M.; CARPI JÚNIOR S. **Análise paisagística integrada do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, Ubatuba – SP**. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA FÍSICA APLICADA. 9., 2005, Ubatuba.

LAVIN, M.T.; PENNINGTON, R.T.; KLITGAARD, B.B.; SPRENT, J.I.; LIMA, H. C.; GASSON, P.E. The dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 88, n. 3, p. 503–533, 2001.

LEMOS, M.T.O. **Prospecção de rizobactérias promotoras de crescimento em quatro espécies arbóreas nativas do Brasil**. 2009. 59p. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agropecuária) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal, SP, 2009.

LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B.; LOCK, M. (Ed.). **Legumes of the world**. Kew:Royal Botanic Gardens, 2005. 577p.

LEWIS, S.L.; LOPEZ-GONZALEZ, G.; SONKE, B.; AFFUM-BAFFOE, K.; BAKER, T.R.; OJO, L.O.; PHILLIPS, O.L.; REITSMA, J.M.; WHITE, L.; COMISKEY, J.A.; DJUIKOUO K., M.-N; EWANGO, C.E.N.; FELDPAUSCH, T. R.; HAMILTON, A.C.; GLOOR, M.; HART, T.; HLADIK, A.; LLOYD, J.; LOVETT, J.C.; MAKANA, J.; MALHI, Y.; MBAGO, F.M.; NDANGALASI, H.J.; PEACOCK, J.; PEH, K. S.-H.; SHEIL, D.; SUNDERLAND, T.; SWAINE, M.D.; TAPLIN, J.; TAYLOR, D.; THOMAS, S.C.; VOTERE, R.; WO"LL, H. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. **Nature**, London, v. 457, p. 1003–1007, 2009.

LIBBY, W.F. Chemistry of Energetic Atoms Produced by Nuclear Reactions. **Journal of the American Chemical Society**, Easton, v. 69, n. 10, p. 2523-2534, 1947.

LIETH, H.; WERGER, M.J.A. Ecosystems of the world 14B. **Tropical rain forest ecosystems**. Biogeographical and Ecological Studies. 1989. xvii + 713 p.

LOTT, W.L.; NERY, J.P.; GALLO, J.R.; MEDCALF, J.C. Leaf analysis technique in coffee research. **IBCE Restoration Institute Bulletin**, Barcelona, v.2, n. 9, p. 21-24, 1956.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Berlin:Springer, 2007. 458p.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. 2.ed. Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1997. 319p.

MALHI, Y.; BALDOCCHI, D.D.; JARVIS, P.G. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. **Plant, Cell & Environment**, Oxford, v. 22, p. 715–740, 1999. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1999.00453.x

MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 359, p. 549–555, 2004.

MANZONI, S.; TROFYMOW, J.A.; JACKSON, R.B.; PORPORATO, A. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 80, p. 89–106, 2010.

MARTINELLI, L.A. Soil atmosphere exchange of nitrous oxide, methane and carbon dioxide in a gradient of elevation in the coastal Brazilian Atlantic forest. **Biogeosciences**, Germany, v. 8, p. 733–742, 2011. DOI:10.5194/bg-8-733-2011

MARTINELLI, L.A.; OMETTO, J.P.H.B.; FERRAZ, E.S.; VICTORIA, R.L.; CAMARGO, P.B.; MOREIRA, M.Z. **Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis**. São Paulo: Oficina de Textos, 2009. 144p.

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

MARTINS, S.C. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, Estado de São Paulo**. 2010. 156p. Tese (Doutorado na área de Química na Agricultura e no Meio Ambiente) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura- CENA, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP. 2010.

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

MCKANE, R.B.; RASTETTER, E.B.; SHAVER, G.R.; NADELHOFFER, K.J.; GIBLIN, A.E.; LAUNDRE, J.A. ; CHAPIN III, F.S. Reconstruction and analysis of historical changes in carbon storage in arctic tundra. **Ecology**, Tempe, v. 78, p. 1188–1198, 1997.

MCKEY, D. Legume and nitrogen: The evolutionary ecology of a nitrogendemanding lifestyle. In: SPRENT, J.I.; MCKEY, D. (Ed.). **Advances in Legume Systematics** 5. The Nitrogen Factor. Kew: Royal Botanic Gardens, p. 211-228, 1994.

MELILLO, J.M.; MCGUIRE, A.D.; KICKLIGHTER, D.W.; MOORE, B.; VOROSMARTY, C.J.; SCHLOSS, A.L. Global climate change and terrestrial net primary production. **Nature**, London, v. 363, p. 234–240, 1993.

MENGE, D.N.L.; HEDIN, L.O. Nitrogen fixation in different biogeochemical niches along a 120,000-year chronosequence in New Zealand. **Ecology**, Arizona, v. 90, p. 2190–201, 2009.

MENGE, D.N.L.; LEVIN, S.A.; HEDIN, L.O. Evolutionary tradeoffs can select against nitrogen fixation and thereby maintain nitrogen limitation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 105, p. 1573–1578, 2008.

MOREIRA, F.M.S.; SILVA, M.F.; FARIA, S.M. Occurrence of nodulation in legume species in the amazon region of Brazil. **New Phytologist**, Cambridge, v. 121, n. 4, p. 563-570, Aug., 1992.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, Washington, v. 32, n. 4b, p. 786-792. Special Issue: The Brazilian Atlantic Forest, 2000.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, London, v. 403, p. 853-858, 2000.

NARDOTO, G.B.; OMETTO, J.P.H.B.; EHLERINGER, J.R.; HIGUCHI, N.; BUSTAMANTE, M.M.C.; MARTINELLI, L.A. Understanding the influences of spatial patterns on the N availability within the Brazilian Amazon Forest. **Ecosystems**, New York, v. 11, p. 1234–1246, 2008. DOI: 10.1007/s10021-008-9189-1.

NÚCLEO PICINGUABA – PARQUE ESTADUAL DA SERRA DO MAR.
Disponível em <<http://www.ubatuba.com.br/pesm/index.htm>>.

O'HARA, G.W. Nutritional constraints on root nodule bacteria affecting symbiotic nitrogen fixation: a review. **Journal of Experimental Agriculture**, Melbourne, v. 4, p. 417–433, 2001.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A.L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil, and the influence of climate. **Biotropica**, Washington, v. 32, n. 4b, p. 793-810, 2000.

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**, Dordrecht, v. 79, n. 1, p.251-274, 2006.

PERAKIS, S.S.; HEDIN, L.O. Nitrogen loss from unpolluted South American forests mainly via dissolved organic compounds. **Nature**, London, v. 415, p. 416–419, 2002.

PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; NUNEZ, P.V.; VÁSQUEZ, R. M.; LAURANCE, S. G.; FERREIRA, L. V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, Washington, v. 282, p. 439–442, 1998.

PONÇANO, W.L.; CARNEIRO, C.D.R.; BISTRICHI, C.A.; ALMEIDA, F.F.M. de; PRANDINI, F.L. **Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo**. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas. 1981. 94p.

PONS, T.L.; PERREIJN, K.; van KESSEL, C.; WERGER, M.J.A. Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: ^{15}N natural abundance measurements supported by experimental isotopic enrichment. **New Phytologist**, Cambridge, v.173, p. 154–167, 2007.

RASTETTER, E.B.; VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.; SHAVER, G.R.; HERBERT, D.; ÅGREN, G.I. Resource optimization and symbiotic nitrogen fixation. **Ecosystems**, New York, v. 4, p. 369–388, 2001.

RASTETTER, E.B.; ÅGREN, G.I.; SHAVER, G.R. Responses of N-limited ecosystems to increased CO_2 : A balanced-nutrition, coupled-element-cycles model. **Ecological Applications**, Tempe, v. 7, p. 444–460, 1997.

REED, S.C.; CLEVELAND, C.C.; TOWNSEND, A.R. Tree species control rates of free-living nitrogen fixation in a tropical rain forest. **Ecology**, Tempe, v. 89, n. 10, p. 2924-2934, 2008.

RIBEIRO, R.D.; LIMA, H.C. Riqueza e distribuição geográfica de espécies arbóreas da família Leguminosae e implicações para conservação no Centro de Diversidade Vegetal de Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 1, p. 111-127, 2009.

ROBERTSON, G.P.; ROSSWALL, T. Nitrogen in west Africa: the regional cycle. **Ecological Monographs**, Lawrence, v.56, p.43–72, 1986.

ROGGY, J.C.; PRÉVOST, M.F.; GOUBIERE, F.; CASABIANCA, H.; GARBAYE, J.; DOMENACJ, A.M. 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**, Berlin, v. 120, p. 171-182, 1999.

RUNDEL, P.W.; EHLERINGER, J.R. Stable isotopes in ecological research. **Ecological studies**, Berlin, v. 68, p. 1-15, 1988.

BROWN, S.; LUGO, A.E. The Storage and Production of Organic Matter in Tropical Forests and Their Role in the Global Carbon Cycle. **Biotropica**, Washington, v. 14, n. 3 p. 161-187, 1982.

SCHIMMEL, D.S.; BRASSELL, B.H.; PARTON, W.J. Equilibration of the terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 94, p. 8280–8283, 1997.

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

SENTELHAS, P.C.; PEREIRA, A.R.; MARIN, F.R.; ANGELOCCI, L.R.; ALFONSI, R.R.; CARAMORI, P.H.; SWART, S. **Balances Hídricos Climatológicos do Brasil - 500 balances hídricos de localidades brasileiras**. ESALQ, Piracicaba. 1999.

SETZER, J. **Atlas Climático e Ecológico do Estado de São Paulo**. Comissão Interestadual da Bacia Paraná-Uruguaí, 1966. 61p.

SHEARER, G.; KOHL, D.H. N₂-fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 13, p. 699-756, 1986.

SILVA-DIAS, M.A.E.; VIDALE, P.E.; BLANCO, C.M.R. Case study and numerical simulation of the summer regional circulation in São Paulo, Brazil. **Boundary Layer Meteorology**, Dordrecht, v. 74, p. 371–388, 1995.

SOUSA NETO, E.; CARMO, J.B.; KELLER, M.; MARTINS, S.C.; ALVES, L.F.; VIEIRA, S.A.; PICCOLO, M.C.; CAMARGO, P.; COUTO, H.T.Z.; JOLY, C.A.; SCHULTZE, M.; KONDOROSI, A. Regulation of symbiotic root nodule development. **Annual Review of Genetics**, Dordrecht, v. 32, p. 33-57, 1998.

SPRENT, J.I. Legume trees and shrubs in the tropics: N₂ fixation in perspective. **Soil Biology and Biogeochemistry**, Oxford, v. 27, n. 4/5, p. 401-407, 1995.

SPRENT, J.I. Nodulated legume trees. In: DWERNER, W.E.N. (Ed.). **Nitrogen Fixation in Agriculture, Forestry, Ecology and the Environment**. New York: Springer-Verlag, 2005. p. 113–141.

STATSOFT, Inc. 2010. Disponível em <<http://www.statsoft.com>>.

STÜRMER, S.L.; SIQUEIRA, J.O. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 21, p. 255–267, 2011. DOI 10.1007/s00572-010-0330-6

SUGUIO, K.; MARTIN, L. **Quaternary marine formations of the states of São Paulo and southern Rio de Janeiro**. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON COASTAL EVOLUTION IN THE QUATERNARY, 1978. São Paulo:University of São Paulo, 1978. p. 55.

TALORA, D.C.; MORELLATO, P.C. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n.1, p. 13-26, 2000.

TANNER, E.V.J.; VITOUSEK, P.M.; CUEVAS, E. Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. **Ecology**, Tempe, v. 79, n. 1, p. 10–22, 1998.

TEDERSOO, L.; BAHRAM, M.; TOOTS, M.; DIÉDHIOU, A. G.; HENKEL, T. W.; RASMUS, K.; MORRIS, M. H.; NARA, K.; NOUHRA, E.; PEAY, K. G.; PÖEME, S.; RYBERG, M.; SMITH, M. E.; KÖLJALG, U. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. **Molecular Ecology**, v. 21, p. 4160–4170, 2012. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2012.05602.x

TOWNSEND, A.R.; CLEVELAND, C.C. ; ASNER, G.P.; BUSTAMANTE, M M.C. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. **Ecology**, Tempe, v. 88, p. 107–118, 2007.

TRESEDER, K.K.; VITOUSEK, P.M. Effects of soil nutrient availability on investment in acquisition of N and P in Hawaiian rain forests. **Ecology**, Tempe, v. 82, p. 946–954, 2001.

ULIASSI, D.D.; RRUSS, W. Limitations to symbiotic nitrogen fixation in primary succession on the Tanana River floodplain, Alaska. **Ecology**, Tempe, v. 83, p. 88-103, 2002.

USDA, ARS, National Genetic Resources Program. **Germplasm Resources Information Network - (GRIN)** [Base de Dados Disponível na Internet]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville. Disponível em : <http://www.ars-grin.gov/~sbmljw/cgi-bin/taxnodul.pl> Acesso em: 27 Nov. 2012.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 124p.

VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; AIDAR, M.; ARAÚJO, L.S.; BAKER, T.; BATISTA, J. L.F.; CAMPOS, M.C.; CAMARGO, P.B.; CHAVE, J.; DELITTI, W.B.C.; HIGUCHI, N.; HONORIO, E.; JOLY, C.A.; KELLER, M.; MARTINELLI, L.A.; MATTOS, E. A. de; METZKER, T.; PHILLIPS, O.; SANTOS, F.A.M. dos; SHIMABUKURO, M.T.; SILVEIRA, M.; TRUMBORE, S.E. Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 8, n. 2, p. 21-29, June, 2008.

VIEIRA, S.A.; ALVES, L.F.; DUARTE-NETO, P.J. Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic Forest elevation range. **Ecology and Evolution**, Oxford, v. 1, n. 3, p. 421–434, 2011.

VITOUSEK, P.M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist**, Chicago, v. 119, p. 553–572, 1982.

VITOUSEK, P.M.; FIELD, C.B. Ecosystem constraints to symbiotic nitrogen fixers: a simple model and its implications. **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 46, p. 179–202, 1999.

VITOUSEK, P.M.; HOWARTH, R.W. Nitrogen limitation on land and in the sea - how can it occur? **Biogeochemistry**, Dordrecht, v. 3, p. 87-115, 1991.

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

VITOUSEK, P.M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. **Ecology**, Tempe, v. 65, p. 285–298, 1984.

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

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

WALKER, T.W.; SYERS, J.K. The fate of phosphorus during pedogenesis. **Geoderma**, Amsterdam, v. 15, p.1–19, 1976.

ANEXOS

ANEXO A – Classificação quanto à capacidade de nodulação dos gêneros e espécies de Fabaceae

Gênero	Espécie	Nodulação	Literatura consultada
<i>Abarema</i> *	<i>Sp</i>	+	MOREIRA et al., 1992
<i>Copaifera</i>	<i>langsdorffii</i>	-	FARIA et al., 1984; LEMOS 2009
	<i>sp.*</i>	-	GRIN**
<i>Dahlstedtia</i>	<i>pinnata</i>	+	FARIA et al., 1984
<i>Inga</i>	<i>cauliflora</i>	+	CORBY, 1988
	<i>marginata</i>	+	ALLEN; ALLEN, 1981
	<i>sp*</i>	+	GRIN**
<i>Ormosia</i> *	<i>sp</i>	+	GRIN**
<i>Pseudopiptadenia</i>	<i>warmingii</i>	-	GRIN**
<i>Pterocarpus</i>	<i>rohrii</i>	-	LAVIN et al., 2001
<i>Sclerolobium</i>	<i>sp</i>	+	CORBY, 1988; FARIA et al., 1989
<i>Swartzia</i>	<i>oblata</i>	+	DOYLE et al., 1997
	<i>simplex</i>	+	DOYLE et al., 1997
	<i>simplex var. grandiflora</i>	+	DOYLE et al., 1997
<i>Tachigali</i>	<i>denudata</i>	+	CORBY, 1988; FARIA et al., 1989
<i>Zollernia</i>	<i>ilicifolia</i>	-	FARIA et al., 1984

*Grande número de espécies analisadas e disponíveis para consulta no site.

**Maior parte das espécies desse gênero, encontradas no banco de dados, mostrou-se noduladora.

USDA, ARS, National Genetic Resources Program.

Germplasm Resources Information Network - (**GRIN**) [Base de Dados Disponível na Internet].

National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland.

URL: <http://www.ars-grin.gov/~sbmljw/cgi-bin/taxnodul.pl> (27 November 2012)

ANEXO B - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies de leguminosas (continua)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	N(g kg ⁻¹)	C (g kg ⁻¹)	C:N
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	3,42	4,31	49,66	11,53
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	2,51	3,95	49,61	12,56
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	2,22	4,46	49,94	11,19
100	Fabaceae	<i>Inga striata</i>	1,41	4,12	45,56	11,06
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	0,21	3,42	49,13	14,36
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	1,91	3,87	48,93	12,65
100	Fabaceae		2,54	2,77	45,29	16,37
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp.	2,44	2,50	49,14	19,69
100	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	4,12	3,22	47,59	14,77
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	0,95	3,61	49,50	13,71
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	0,76	4,01	48,55	12,12
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp	3,07	2,55	49,22	19,33
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	-0,11	4,03	49,48	12,28
100	Fabaceae		2,28	2,21	44,90	20,29
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	2,44	3,90	48,08	12,34
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	1,41	4,50	49,10	10,92
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp	2,16	2,69	50,76	18,85
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	3,25	3,25	49,70	15,29
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	0,99	4,18	49,32	11,79
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	2,11	2,61	49,04	18,81
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	0,69	2,59	49,45	19,10
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	-0,89	2,85	48,48	17,03
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	-0,98	2,74	49,57	18,11
100	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>	0,00	2,18	49,50	22,70
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	1,08	2,93	50,31	17,17
100	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>	-1,25	5,12	47,18	9,21
100	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	0,28	3,76	45,40	12,07
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	2,37	4,55	47,90	10,53
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,22	3,89	48,99	12,60
100	Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i>	-0,03	2,67	52,56	19,72
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	0,48	3,72	48,07	12,94
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	1,36	2,77	47,89	17,32
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	0,78	2,41	47,92	19,88
100	Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>	2,80	3,75	44,80	11,96
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-0,47	4,01	47,94	11,96
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,19	3,69	49,12	13,33
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,22	4,25	48,89	11,49
100	Fabaceae	<i>Inga cauliflora</i>	0,53	3,29	42,18	12,83
100	Fabaceae	<i>Inga</i> sp1	-0,65	5,00	46,57	9,31
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,84	4,03	49,99	12,41
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	1,18	2,53	43,38	17,16
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,56	3,49	48,79	13,99
100	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>	0,48	1,55	46,41	29,86

ANEXO B - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies de leguminosas (continuação)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	N(g kg ⁻¹)	C (g kg ⁻¹)	C:N
100	Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i>	1,82	2,83	49,53	17,52
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-0,57	4,23	49,08	11,60
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-0,60	3,92	48,72	12,42
100	Fabaceae	<i>Inga sp3</i>	-0,06	3,86	47,84	12,39
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,82	4,12	49,80	12,09
100	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>	-0,50	2,58	48,68	18,86
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	-1,03	4,29	48,53	11,33
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,22	4,43	45,96	10,37
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,34	3,78	46,43	12,29
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,06	3,83	46,46	12,12
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,07	3,77	48,22	12,80
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,11	3,32	47,05	14,19
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,74	3,26	46,92	14,41
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,06	3,44	48,23	14,03
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	-0,06	2,74	49,25	17,95
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	-0,65	2,33	48,55	20,82
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,36	3,49	46,95	13,45
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-1,13	3,92	47,26	12,05
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	2,26	3,58	47,33	13,21
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	-0,42	3,47	46,84	13,49
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	-0,02	3,42	47,46	13,89
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	1,10	3,61	49,26	13,64
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	0,65	3,66	48,14	13,15
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	0,08	3,59	47,86	13,31
1000	Fabaceae	<i>Sclerolobium sp</i>	-1,19	2,64	49,48	18,78
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,59	3,61	48,03	13,30
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,14	3,27	48,46	14,80
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,16	3,05	48,02	15,74
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,06	3,03	46,89	15,46
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,16	3,21	48,00	14,94
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,18	3,58	47,77	13,36
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	0,02	1,58	49,32	31,27
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	-0,66	1,93	48,57	25,13
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-1,39	3,80	48,83	12,83
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-1,08	3,46	48,73	14,09
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	-1,45	4,18	48,00	11,49
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	-0,71	5,10	47,07	9,23
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,80	3,38	48,16	14,25
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,89	3,43	48,46	14,12
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,08	3,15	47,12	14,95
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,10	4,03	47,21	11,71
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,90	3,00	48,39	16,16
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,51	3,32	48,54	14,62

ANEXO B - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies de leguminosas (conclusão)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	N(g kg ⁻¹)	C (g kg ⁻¹)	C:N
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,93	3,03	47,32	15,59
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,43	3,45	48,44	14,04
1000	Fabaceae	<i>Tachigali sp</i>	-0,06	4,72	51,08	10,83
1000	Fabaceae	<i>Tachigali sp</i>	-0,22	3,72	50,63	13,59
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	3,17	3,56	47,99	13,46
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,21	4,11	47,19	11,47
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,20	3,17	47,55	15,02
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,50	3,29	48,39	14,70
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,39	3,92	46,40	11,83
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,98	1,92	44,68	23,31
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,04	3,64	48,51	13,33
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,80	3,46	48,31	13,97
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,53	3,33	49,29	14,81
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,01	3,29	49,26	14,99
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,51	3,25	49,51	15,24
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,64	4,13	46,61	11,28
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,68	3,17	48,36	15,24
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	-0,59	3,90	48,40	12,40
1000	Fabaceae	<i>Abarema sp</i>	-0,21	5,25	48,93	9,32
1000	Fabaceae	<i>Ormosia sp</i>	-0,27	2,17	50,22	23,13
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	2,78	4,44	49,02	11,03
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	2,29	4,46	46,90	10,52
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,70	3,32	48,65	14,67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,81	3,73	46,87	12,55

ANEXO C - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies das não-leguminosas analisadas (continua)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N(g kg ⁻¹)	C(g kg ⁻¹)	C:N
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	5.7	3.09	37.77	12.2
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	1.2	3.02	48.38	16.0
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	4.2	3.34	38.09	11.4
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	5.0	2.91	35.97	12.3
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	1.0	2.86	46.23	16.1
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	3.8	2.85	47.64	16.7
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	5.1	2.77	48.77	17.6
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	-0.2	2.85	47.39	16.6
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	-0.1	2.41	46.25	19.2
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	1.5	3.03	45.56	15.0
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	2.1	2.41	44.98	18.7
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	0.9	2.06	44.88	21.8
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4.6	2.58	46.30	17.9
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	3.8	2.65	36.08	13.6
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	4.4	1.78	45.59	25.6
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3.6	2.21	46.34	21.0
100	Euphorbiaceae	<i>Mabea piriri</i>	3.9	2.80	47.41	17.0
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	3.7	2.54	47.87	18.8
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	2.8	2.24	45.09	20.2
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3.1	2.25	45.67	20.3
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3.8	2.47	46.05	18.7
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4.6	2.11	46.58	22.1
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4.3	2.20	48.94	22.3
100	Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	1.0	2.90	49.39	17.1
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3.8	2.67	44.85	16.8
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3.8	2.16	43.66	20.2
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	2.6	1.89	43.22	22.9
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	0.4	2.57	45.78	17.8
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	0.4	3.04	46.27	15.2
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	1.9	2.43	45.16	18.6
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	2.3	2.13	45.60	21.4
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	2.2	2.21	45.53	20.6
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	2.1	3.22	40.00	12.4
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	-0.3	2.74	45.09	16.5
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	2.0	4.15	41.90	10.1
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	1.6	1.98	45.28	22.8
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	0.2	2.42	48.14	19.9
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	2.7	5.08	43.22	8.5
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	2.1	5.04	42.00	8.3
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	3.8	2.73	37.83	13.9
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	2.9	3.05	39.77	13.0
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	1.8	3.01	45.46	15.1
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	2.5	4.39	42.32	9.6

ANEXO C - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies das não-leguminosas analisadas (continuação)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N(g kg ⁻¹)	C(g kg ⁻¹)	C:N
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3.5	2.06	46.00	22.4
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	2.8	1.96	45.35	23.1
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	0.0	2.40	45.68	19.0
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3.3	1.85	45.99	24.9
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	3.4	3.14	38.04	12.1
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	2.2	2.76	37.69	13.7
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	2.2	3.04	39.50	13.0
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	3.8	1.82	48.27	26.6
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.8	1.57	47.75	30.4
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	2.6	1.57	48.02	30.6
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.4	1.75	47.68	27.2
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.9	1.89	47.69	25.2
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.1	1.75	46.91	26.8
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.3	1.87	48.19	25.8
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1.8	1.71	46.58	27.2
1000	Melastomataceae	<i>Miconia sp</i>	0.1	1.46	47.22	32.3
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	-1.6	1.84	45.84	24.9
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp</i>	1.9	1.70	47.64	28.0
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1.0	1.55	43.92	28.3
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	2.5	2.13	50.14	23.6
1000	Meliaceae	<i>Trichilia sp</i>	0.7	1.69	48.00	28.5
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0.6	2.06	49.67	24.1
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	2.0	1.93	49.70	25.8
1000	Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	-1.6	2.32	49.19	21.2
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1.6	2.21	49.38	22.4
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0.5	1.67	46.29	27.7
1000	Melastomataceae	<i>Tibouchina sp</i>	-0.2	1.71	45.82	26.8
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1.2	2.49	47.78	19.2
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	2.1	4.51	47.49	10.5
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	0.2	3.49	46.55	13.3
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	-0.4	3.31	47.39	14.3
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-1.7	1.76	47.43	26.9
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-1.1	1.78	46.46	26.0
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i>	-2.7	1.69	46.25	27.3
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp3</i>	-2.1	1.91	49.14	25.7
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-1.7	1.53	46.98	30.8
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	3.5	2.63	48.15	18.3
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	2.0	2.24	48.83	21.8
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1.0	2.68	48.50	18.1
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	0.5	3.38	46.64	13.8
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	-0.8	4.57	45.15	9.9
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-0.8	1.49	46.34	31.2
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	0.8	4.26	47.87	11.2

ANEXO C - Valores referentes às concentrações químicas e isotópicas de C e N em amostras foliares de espécies das não-leguminosas analisadas (conclusão)

Altitude	Família	Espécie	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	N(g kg ⁻¹)	C(g kg ⁻¹)	C:N
1000	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	-1.3	1.78	49.65	27.8
1000	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	1.0	4.80	43.96	9.1
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	1.1	4.29	44.22	10.3
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	1.3	5.27	44.50	8.4
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	1.3	4.70	44.14	9.4
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	-0.6	4.52	45.40	10.0
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	1.2	5.07	42.68	8.4
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-1.1	1.96	45.06	23.0
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	-0.2	2.78	46.13	16.6
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	0.1	2.83	46.97	16.6
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	1.9	2.80	45.55	16.3
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania sp</i>	2.3	1.58	46.87	29.6
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1.0	1.84	49.24	26.7
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0.7	2.24	48.51	21.6
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	-2.2	1.76	47.95	27.3

ANEXO D - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras foliares de espécies de leguminosas (continua)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	6,69	1.57
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	2,41	0.81
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	1,92	0.82
100	Fabaceae	<i>Inga striata</i>	8,34	1.49
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	7,04	0.77
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	5,89	0.85
100	Fabaceae		6,29	1.40
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp.	4,23	1.26
100	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	9,81	0.86
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	4,61	0.87
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	5,07	0.67
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp	3,93	1.25
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	4,5	1.07
100	Fabaceae		8,46	1.31
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	6,33	0.85
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	5,26	1.04
100	Fabaceae	<i>Copaifera</i> sp	5,53	1.06
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	3,94	1.09
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i> var. <i>grandiflora</i>	3,29	0.86
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	5,54	0.93
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	4,27	1.16
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	9,91	1.36
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	5,37	0.98
100	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>	1,75	0.97
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	3,04	1.40
100	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>	3,85	2.01
100	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	6,46	1.37
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	6,23	0.89
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	4,8	0.83
100	Fabaceae	<i>Pseudopiptadenia warmingii</i>	6,25	0.94
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	5,78	1.07
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	4,01	1.14
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	4,62	0.77
100	Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>	0,97	2.60
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	2,96	0.84
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	5,88	0.87
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	5,91	0.87
100	Fabaceae	<i>Inga cauliflora</i>	3,81	0.83
100	Fabaceae	<i>Inga</i> sp1	7,02	1.93
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	4,5	0.80
100	Fabaceae	<i>Zollernia ilicifolia</i>	6,54	0.89

ANEXO D - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras
foliares de espécies de leguminosas (continuação)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	2,5	0.90
100	Fabaceae	<i>Swartzia oblata</i>	6,67	0.62
100	Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i>	7,28	0.87
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	6,59	0.91
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	6,53	0.84
100	Fabaceae	<i>Inga sp3</i>	1,83	0.92
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	2,13	0.67
100	Fabaceae	<i>Tachigali denudata</i>	1,2	1.09
100	Fabaceae	<i>Swartzia simplex</i>	2,95	0.89
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,79	0.89
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,07	0.89
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,83	0.83
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,89	0.86
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,01	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,72	0.60
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,84	0.66
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	2,68	0.51
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	2,81	0.87
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,01	0.68
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,25	0.83
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	1,65	0.70
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	0,8	0.83
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	1,31	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	0,9	0.72
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	1,1	0.64
1000	Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	1,38	0.77
1000	Fabaceae	<i>Sclerolobium sp</i>	2,06	0.56
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,98	0.81
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,9	0.80
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,94	0.54
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,71	0.58
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,82	0.62
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,76	0.77
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	1,47	0.75
1000	Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i>	1,93	0.87
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,32	0.79
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,34	0.63
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	4,83	1.03
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	6,11	0.90
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,05	0.68
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,31	0.60

ANEXO D - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras
foliares de espécies de leguminosas (conclusão)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,25	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,46	0.84
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,27	0.64
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,23	0.60
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,52	0.63
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,77	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,85	0.75
1000	Fabaceae	<i>Tachigali sp</i>	0,89	0.71
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,64	0.78
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,36	0.76
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,61	0.74
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,15	0.76
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,87	0.77
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,43	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,73	1.17
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,05	0.98
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,24	0.94
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,05	1.02
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,43	0.89
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	7,79	1.31
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,38	0.70
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	0,64	1.14
1000	Fabaceae	<i>Abarema sp</i>	1,29	2.48
1000	Fabaceae	<i>Ormosia sp</i>	3,64	0.74
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	10,74	0.75
1000	Fabaceae	<i>Mimosoideae sp</i>	5,47	0.95
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	1,3	0.67
1000	Fabaceae	<i>Inga sp</i>	2,26	0.81

ANEXO E - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras foliares de espécies de não leguminosas (continua)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	9,22	0.97
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	6,1	1.39
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	7,79	0.94
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	11,16	0.79
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	6,38	1.85
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	4,35	0.90
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	4,59	1.02
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,12	1.26
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	7,67	1.71
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	7,75	1.02
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3,94	0.83
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3,86	0.87
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4,72	1.17
100	Rubiaceae	<i>Coussarea meridionalis</i>	11,63	0.90
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	5,77	0.94
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3,92	0.66
100	Euphorbiaceae	<i>Mabea piriri</i>	4,47	1.28
100	Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i>	5,11	1.03
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	6,59	0.85
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	5,62	0.76
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	4,38	0.99
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3,73	0.94
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	2,71	0.90
100	Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	4,92	0.98
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	3,81	1.64
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	5,87	0.86
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	6,46	0.67
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	9,29	1.18
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,87	1.33
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4,99	1.41
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	3,31	0.98
100	Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i>	4,17	1.03
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	9,4	0.95
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,98	1.10
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	9,51	1.18
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	6,4	0.67
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,92	0.77
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	8,38	1.94
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	21,89	1.31
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	10,45	1.29

ANEXO E - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras
foliares de espécies de não leguminosas (continuação)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	12,06	1.07
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,31	1.64
100	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	12,66	0.90
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	8,06	0.67
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	6,22	0.76
100	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	8,78	1.14
100	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum flexuosum</i>	6,12	0.70
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	9,76	0.90
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	11,12	0.90
100	Rubiaceae	<i>Coussarea accedens</i>	11,3	1.06
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,25	0.72
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,62	0.38
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,22	0.53
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,22	0.43
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,96	0.47
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	2,92	0.54
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	0,97	0.36
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania hoehnei</i>	1,28	0.32
1000	Melastomataceae	<i>Miconia sp</i>	5,58	0.34
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	7,64	0.56
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp</i>	1,1	1.12
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	3,46	0.30
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0,86	0.72
1000	Meliaceae	<i>Trichilia sp</i>	6,92	0.62
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0,91	0.70
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1,24	0.63
1000	Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	9,54	0.75
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1,48	0.79
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	2,15	0.36
1000	Melastomataceae	<i>Tibouchina sp</i>	11,39	0.56
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1,17	0.93
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	2,13	0.87
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp</i>	7,07	1.22
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i>	4,93	1.41
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	3,3	0.52
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	3,2	0.62
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia boracensis</i>	4,9	0.48
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia sp3</i>	4,92	0.90
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	4,4	0.60
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	0,5	1.31
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	1,3	0.72

ANEXO E - Valores referentes às concentrações químicas Ca e P em amostras
foliares de espécies de não leguminosas (conclusão)

Altitude	Família	Espécie	Ca (g kg ⁻¹)	P (g kg ⁻¹)
1000	Chrysobalanaceae		2,13	0.83
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	5,32	1.18
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	6,25	1.76
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	4,25	0.70
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	1,69	0.87
1000	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	4,23	1.32
1000	Winteraceae	<i>Drimys brasiliensis</i>	3,1	0.56
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	5,42	1.40
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	4,7	2.18
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	5,06	1.30
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	5,01	1.14
1000	Nyctaginaceae	<i>Guapira sp</i>	6,8	1.46
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	3,48	0.52
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	7,69	0.80
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	6,19	0.99
1000	Monimiaceae	<i>Mollinedia</i>	2,03	1.00
1000	Chrysobalanaceae	<i>Licania sp</i>	0,84	0.46
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	3,46	0.51
1000	Chrysobalanaceae	<i>Couepia venosa</i>	2,51	0.90
1000	Myrtaceae	<i>Myrcia spectabilis</i>	2,98	0.59