Julia Stuart

Leguminosas fixadoras de nitrogênio facilitam
outras espécies arbóreas em uma floresta de
restinga?

Do nitrogen fixing legumes facilitate other tree
species in a Restinga Forest?

São Paulo

2010

Julia Stuart

Leguminosas fixadoras de nitrogênio facilitam
outras espécies arbóreas em uma floresta de
restinga?

Do nitrogen fixing legumes facilitate other tree
species in a Restinga Forest?

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Versão corrigida. A versão original está disponível no Instituto de Biociências – IB/ USP.

Orientador(a): Dr. Alexandre
Adalardo de Oliveira

São Paulo
2010

Ficha Catalográfica

Stuart, Julia

Leguminosas fixadoras de nitrogênio
facilitam outras espécies arbóreas em uma
floresta de Restinga?
69 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Facilitação 2. Nitrogênio 3.
Restinga I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Ecologia.

Comissão Julgadora:

Profa. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini

Prof. Dr. Sergio Tadeu Meirelles

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Orientador

Dedico esse trabalho à minha mãe (*in memoriam*),
que sem querer tornou essa fase
a mais difícil da minha vida,
mas que sempre me fará
caminhar pelo lado ensolarado
da vida.

A uma Ausência

Sinto-me, sem sentir, todo abrasado
No rigoroso fogo que me alenta;
O mal, que me consome, me sustenta,
O bem, que me entretém, me dá cuidado.

Ando sem me mover, falo calado,
O que mais perto vejo se me ausenta,
E o que estou sem ver mais me atormenta;
Alegro-me de ver atormentado.

Choro no mesmo ponto em que me rio,
No mor risco me anima a confiança,
Do que menos se espera estou mais certo.

Mas, se de confiado desconfio,
É porque, entre os receios da mudança,
Ando perdido em mim como em deserto.

Antônio Barbosa Bacelar

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Alexandre, pelas boas idéias e conversas, pelos ensinamentos, pela orientação.

À FAPESP, pelo apoio financeiro durante a realização do projeto.

A todos os funcionários do Parque Estadual da Ilha do Cardoso – PEIC, pela atenção e disponibilidade em ajudar.

A todos os moradores da Ilha do Cardoso, em especial à Dona Maria, por me fazerem sentir em casa.

Aos funcionários do IB e do Departamento de Ecologia, pelo apoio e ajuda recorrentes.

Aos professores do Departamento de Ecologia, em especial Paulo Inácio, Glauco e Miudo, pela participação ativa nos seminários, contribuindo de maneira rica para o crescimento dos alunos.

Aos professores da banca de qualificação, pelas correções e sugestões valiosas.

Ao prof. Christopher Lortie, pela colaboração no desenvolvimento desse trabalho.

Aos profs. Ragan Callaway e Kyle Harms, por disponibilizarem parte de seu tempo para ouvir um pouco sobre esse projeto e sugerirem melhorias.

Aos professores do curso de campo, em especial ao Glauco, pelos inúmeros ensinamentos ao longo daquele inesquecível mês, e ao Paulo Inácio, pela ajuda incansável no meu projeto individual.

Ao Marcelo Brizzotti, pela figura da área de estudo.

A todos os meus divertidos ajudantes de campo. Esse trabalho seria impossível sem vocês!

Aos queridos amigos do LABTROP pela convivência harmoniosa e divertida. À Ivy, ainda, pelo constante apoio logístico e psicológico (rsrs).

À Camila, pelos campos divertidos e enlameados e pelas inúmeras horas de conversa sobre ciência e amenidades.

A todos os amigos e amigas que não enumerarei a seguir para evitar injustiças da memória avariada, pelos momentos de felicidade e tristeza juntos. Vocês são fundamentais na minha existência!

Ao Schi, pelo companheirismo e carinho constantes.

À minha mãe (*in memoriam*), minha cientista da academia e da vida, por todos os ensinamentos e conversas e pelo incentivo e confiança sempre depositados em mim. Ao meu pai, pelos incansáveis apoios e carinhos e por estar aqui com sua força.

À minha irmã e ao meu irmão, por todos os momentos, conversas harmoniosas e alegrias e tristezas compartilhadas.

A todos da família, por todo suporte, diversão e amor.

Namaste!

SUMÁRIO

RESUMO GERAL.....	1
<i>ABSTRACT</i>	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	13

CAPÍTULO 1 – Leguminosas facilitam outras espécies arbóreas em ambiente com restrição de nitrogênio? Padrões de densidade de espécies e indivíduos em uma floresta de restinga

Resumo.....	19
<i>Abstract</i>	20
Introdução.....	21
Materiais e Métodos.....	23
Resultados.....	28
Discussão.....	31
Referências bibliográficas.....	35

CAPÍTULO 2 – Associações espaciais entre espécies de leguminosas e outras espécies arbóreas em uma floresta de restinga

Resumo.....	40
<i>Abstract</i>	41
Introdução.....	42
Materiais e Métodos.....	44
Testes de Associação Espacial.....	46
Resultados.....	51
Discussão.....	57
Referências bibliográficas.....	59

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	63
---------------------------	----

RESUMO GERAL

Muitos estudos vêm comprovando a importância das interações positivas sobre a distribuição e diversidade das espécies em comunidades de plantas. Interações positivas e negativas ocorrem simultaneamente e o efeito líquido de uma espécie sobre a outra é o produto dessas interações combinadas. O principal objetivo do presente trabalho foi avaliar se leguminosas fixadoras de nitrogênio facilitam outras espécies arbóreas em um ambiente com baixa disponibilidade desse recurso. Para isso, estudamos o efeito da presença de leguminosas sobre a densidade de espécies e indivíduos pertencentes a dois estratos (DAP > 1 cm e 1

DAP ≤ 10 cm) em seu entorno, bem como os padrões de associação espacial entre as leguminosas e outras espécies arbóreas na área de estudo, utilizando uma abordagem com modelos nulos. Os resultados obtidos foram dependentes da espécie de leguminosa considerada. No capítulo 1, a leguminosa *Balizia pedicellaris* (DC.) Barneby & J.W.Grimes apresentou maior densidade de espécies em seu entorno, em ambos os estratos, embora não tenha ocorrido efeito sobre a densidade de indivíduos. A espécie *Ormosia arborea* Harms não apresentou efeito sobre a densidade de espécies nem de indivíduos em seu entorno. A espécie *Andira anthelmia* (Vell.) J. F. Macbr. apresentou um efeito negativo sobre a densidade de espécies e indivíduos do estrato superior (1 < DAP

≤ 10 cm), contrariando a nossa hipótese de trabalho. No capítulo 2, os padrões de associação espacial também foram distintos entre as espécies de leguminosas, com diferenças na identidade das espécies associadas, bem como no tipo de associação (positiva ou negativa). Os resultados indicam que, apesar de pertencerem ao mesmo grupo funcional, as leguminosas influenciam diferentemente as espécies em seu entorno, dependendo de suas características morfológicas e fisiológicas, como a capacidade de fixar nitrogênio em determinado sistema ou até mesmo de produzir compostos alelopáticos.

ABSTRACT

Many studies have been proving the importance of positive interactions to the distribution and diversity of species in plant communities. Positive and negative interactions occur simultaneously and the net effect of a species on another is the product of these combined interactions. The objective of the present study was to evaluate if nitrogen fixing legumes facilitate other tree species in a nitrogen poor environment. We studied the effect of the presence of legumes on the density of species and individuals belonging to two different layers (DBH > 1 cm and 1 DBH 10 cm) around them and also patterns of spatial association between the legumes and other tree species, using a null models approach. The results obtained were dependent on the legume species considered. In chapter 1, the legume *Balizia pedicellaris* (DC.) Barneby & J.W.Grimes presented higher species density around it, for both layers, although there was no effect on the density of individuals. The species *Ormosia arborea* Harms did not present effect on the density of species and individuals around it. For the first layer *Andira anthelmia* (Vell.) J. F. Macbr. did not show effect on the densities, but this species presented a negative effect on the density of species and individuals of the upper layer (1 DBH 10 cm), in opposition to our hypothesis. In chapter 2, the spatial association patterns were also distinct between the legume species that showed different species identity associated and different kinds of association (positive or negative). The results indicate that, in spite of belonging to the same functional group, the legumes influence the species around them differently, depending on their morphological and physiological characteristics, as the ability to fix nitrogen in some systems or even the ability to produce allelopathic compounds.

INTRODUÇÃO GERAL

A facilitação pode ser definida como qualquer interação positiva entre plantas, na qual a presença de um ou mais indivíduos favorece, direta ou indiretamente, o crescimento, sobrevivência ou reprodução de outros indivíduos, da mesma espécie ou não (CALLAWAY, 2007). A facilitação é considerada uma interação importante por ecólogos desde o início do século passado (CLEMENTS, 1916; COMPTON, 1929; CONNELL & SLATYER, 1977) e Callaway (2007) identifica o primeiro estudo experimental de facilitação entre plantas em 1914, conduzido por G.A. Pearson. Entretanto, essa importância foi deixada de lado durante muitas décadas, com os estudos focados na importância dos efeitos competitivos entre plantas na estruturação das comunidades em detrimento dos efeitos facilitadores (CONNELL, 1983).

Estudos interessados nas interações positivas entre plantas e sua importância na estruturação das comunidades voltaram a ganhar espaço na ecologia a partir da década de 80 (BOUCHER *et al.*, 1982; HAY, 1986; HUNTER & AARSEN, 1988; DODDS, 1988). Desde então, muitos estudos vêm comprovando a importância das interações positivas sobre a distribuição e diversidade das espécies em comunidades terrestres (ver revisão em BROOKER *et al.*, 2008). Holmgren *et al.* (1997) apresentaram uma série de exemplos encontrados em desertos, dunas, savanas, tundras, florestas temperadas e outros ambientes demonstrando que as relações de facilitação são comuns em comunidades de plantas em uma variedade de ecossistemas. Essas comprovações

apontam para a necessidade de inclusão da facilitação em modelos ecológicos teóricos, o que levaria a uma melhor compreensão da estruturaração e dinâmica das comunidades (BRUNO *et al.*, 2003; LORTIE *et al.*, 2004; MICHALET *et al.*, 2006).

Apesar do conhecimento sobre o processo da facilitação nas comunidades de plantas em geral e sobre os mecanismos pelos quais ela opera ter aumentado significativamente, a importância relativa da facilitação e da competição em ambientes naturais é pouco conhecida. Interações positivas e negativas ocorrem simultaneamente e o efeito líquido de uma espécie sobre a outra é o produto dessas interações combinadas (CALLAWAY, 1994). Combinações dessas interações entre espécies de plantas estão amplamente espalhadas na natureza e não restritas a comunidades ou biomas particulares (CALLAWAY, 1995). O balanço existente entre facilitação e competição parece variar com a fase de desenvolvimento dos indivíduos (WALKER & VITOUSEK, 1991; PUGNAIRE *et al.*, 1996), sua fisiologia (HOLMGREN *et al.*, 1997), interações indiretas com outros vizinhos (LEVINE 1999) e a intensidade do estresse abiótico (BERTNESS & CALLAWAY, 1994).

O estresse pode ser entendido como uma força extrínseca que reduz o desempenho de um indivíduo ou de uma população. Esse estresse pode ser fisiológico (ex. toxicidade pelo sal, dessecação), físico (efeito do vento, de ondas) ou biótico (competição, predação, doenças) (STACHOWICZ, 2001). Bertness e Callaway (1994), revisando estudos de interações ecológicas em ambientes com estresse físico, propuseram que a importância da facilitação

aumenta à medida que as condições ambientais tornam-se mais severas, enquanto as relações de competição tendem a dominar à medida que as condições são menos severas (Teoria do Gradiente de Estresse). Atualmente, uma série de estudos sobre o balanço das interações em gradientes ambientais tem apoiado essa teoria (KITZBERGER *et al.*, 2000; CALLAWAY *et al.* 2002; FRANKS & PETERSON, 2003; GASCOIGNE *et al.*, 2005; MICHALET *et al.*, 2006). Sendo assim, é provável que as relações de facilitação entre plantas tenham um papel importante na estruturação e composição das comunidades em ambientes onde haja carência de algum recurso limitante.

A disponibilidade de nitrogênio limita o crescimento dos indivíduos, altera a composição das comunidades e afeta a produtividade dos ecossistemas (VITOUSEK & FIELD, 1999). Apesar de quase 80% da atmosfera ser composta por nitrogênio (N_2), esse elemento não pode ser diretamente utilizado pelas plantas. A fixação biológica de nitrogênio (FBN) é a transformação do nitrogênio da atmosfera em formas que as plantas são capazes de assimilar – amônia (NH_4^+) e nitrato (NO_3^-) – e pode ser mediada por bactérias em relações de simbiose com plantas vasculares (CREWS, 1999). Nos ecossistemas tropicais, a forma mais importante de fixação do nitrogênio são as simbioses entre leguminosas e rizóbios (VITOUSEK *et al.*, 2002). Quando as raízes da planta são infectadas pelos rizóbios, desenvolvem-se nódulos nos quais as bactérias se alojam e são supridas com uma fonte de carbono (carboidratos produzidos na fotossíntese), retribuindo com nitrogênio biologicamente disponível para as plantas (STACHOWICZ, 2001). Entretanto, a FBN é muito custosa para as plantas,

podendo demandar cerca de 30-50% do carbono disponível para manter os nódulos em algumas leguminosas (LYNCH & WHIPPS, 1990). Sendo assim, é provável que esse tipo de associação seja mais benéfica para as plantas em áreas com baixa disponibilidade de nitrogênio.

Muitas espécies de leguminosas estabelecem relações de simbiose com rizóbios e são capazes de fixar nitrogênio em ambientes terrestres (PONS *et al.*, 2007). A maioria do nitrogênio fixado fica retido na serapilheira produzida pela leguminosa e acaba sendo incorporado à matéria orgânica no solo (KNOPS *et al.*, 2002). Muitas espécies de leguminosas possuem folhas ricas em nitrogênio que ao caírem são mais rapidamente decompostas (BOUILLLET *et al.*, 2008). A rápida decomposição de serapilheira rica em nitrogênio estimula a atividade microbiana e aumenta a liberação de formas assimiláveis de N no solo, tornando-o disponível para outras plantas (FORNARA & TILMAN, 2009).

O aumento nas concentrações de nitrogênio no sistema através da fixação biológica de nitrogênio é bem documentado em ecossistemas temperados, geralmente limitados em nitrogênio. Em um experimento comparando a quantidade de N total no solo sob indivíduos de uma espécie não-fixadora (*Metrosideros polymorpha*) associada a uma fixadora de nitrogênio (*Myrica faya*) e a quantidade de N total sob indivíduos de *M. polymorpha* não-associados, Vitousek & Walker (1989) encontraram quatro vezes mais N total no solo sob os indivíduos de *M. polymorpha* associados em comparação aos não-associados. Além disso, analisando a decomposição das espécies, a fixadora *M. faya* começou a liberar nitrogênio no sistema entre 6 a 12 semanas contra 18 a 24 para

M. polymorpha. Essa rápida decomposição é provavelmente devida à maior quantidade de N nas folhas de *M. faya* (VITOUSEK & WALKER, 1989). Em outro experimento, com um maior número de espécies, a proporção de N nas parcelas com a presença da leguminosa fixadora *Lupinus perennis* foi 43% maior que nas parcelas que não continham a fixadora. Já a concentração de N nas plantas como um todo foi 32% maior e a concentração de N nas folhas das espécies não-fixadoras foi 22% maior nas parcelas contendo a fixadora *L. perennis* (LEE *et al.*, 2003).

Em ecossistemas tropicais, geralmente considerados ricos em nitrogênio, o aumento da concentração de nitrogênio no solo através da fixação biológica também parece ocorrer. Estudando a fixação de nitrogênio em uma floresta tropical, Pons *et al.* (2007) encontraram que a concentração de N foliar foi significativamente maior em leguminosas noduladoras (capazes de fixar nitrogênio) do que em leguminosas não-noduladoras e não-leguminosas. Ainda, de acordo com esse estudo, a fixação de N constitui uma grande fonte de entrada de N nos ecossistemas tropicais e é importante para manter quantidades relativamente altas de N disponível para as plantas. Em um estudo na Amazônia, as concentrações de N foliar foram sistematicamente maiores em leguminosas do que em não-leguminosas (GEHRING & VLEK, 2004).

Espécies de leguminosas podem facilitar outras espécies, aumentando a concentração de nitrogênio disponível no solo. Estudando o efeito de plantas-berçário sobre a sobrevivência de plântulas e o crescimento de espécies arbustivas e arbóreas em áreas com solos pobres, Gómez-Aparicio *et al.* (2004)

verificaram que os indivíduos sob leguminosas fixadoras apresentaram significativamente maior sobrevivência e crescimento que os indivíduos associados aos outros três grupos funcionais de plantas-berçário considerados.

Estudos sobre o efeito da presença de leguminosas sobre a riqueza e abundância de plântulas e juvenis são importantes, pois nesses estádios ontogenéticos a mortalidade pode ser muito alta (FRECKLETON & LEWIS, 2006). Sendo assim, um efeito facilitador sobre as plantas nesses estádios pode ser determinante para o estabelecimento de uma espécie na comunidade (CAVIERES & BADANO, 2009). Vale ressaltar que, em alguns casos, a importância das interações positivas sobre plântulas e juvenis pode ser substituída por interações negativas ou neutralizada ao longo da vida dos indivíduos (ROUSSET & LEPART, 2000). Em um ambiente de duna costeira semi-árida duas espécies arbustivas mostraram mudanças ontogenéticas nas interações (ARMAS & PUGNAIRE, 2009). Indivíduos maduros de ambas as espécies facilitaram a sobrevivência de plântulas da outra espécie, mas a interação entre os adultos dessas espécies foi negativa para uma espécie e neutra para a outra.

Nesse estudo testamos se a presença de indivíduos adultos de leguminosas facilita outras espécies arbóreas em um ambiente com baixa fertilidade e se o efeito de facilitação é dependente da espécie de leguminosa. No capítulo 1, o principal objetivo é testar se há maior densidade de espécies e de indivíduos ocorrendo sob as copas de árvores adultas de leguminosas em comparação com copas de não-leguminosas. Esperamos encontrar uma maior densidade de

espécies e de indivíduos sob as leguminosas. A maior densidade de indivíduos no entorno de leguminosas seria resultado do aumento na quantidade de recurso disponível para as plantas, enquanto um maior número de espécies seria esperado se espécies que não são capazes de tolerar situações com baixa disponibilidade de nitrogênio fossem facilitadas pelos solos enriquecidos pelas leguminosas.

O objetivo do capítulo 2 é estudar padrões de associação com as leguminosas para cada uma das espécies presentes na parcela. Esperamos que uma espécie seja positivamente associada com a leguminosa quando o enriquecimento do solo sob a leguminosa estiver propiciando uma condição vantajosa para essa espécie, influenciando sua dinâmica na comunidade. Por outro lado, uma espécie pode apresentar associação negativa com a leguminosa se, por exemplo, a diminuição do estresse (falta de nitrogênio) estiver favorecendo outras espécies competidoras em detrimento dessa dada espécie. Como o grupo das leguminosas abrange espécies muito distintas, é provável que haja diferenças entre os padrões encontrados para as diferentes espécies desse grupo. Em ambos os capítulos as espécies de leguminosas foram consideradas separadamente nas análises.

DESCRIÇÃO DA ÁREA E DAS ESPÉCIES DE ESTUDO

A Ilha do Cardoso localiza-se no município de Cananéia, extremo sul do litoral de São Paulo e pertence ao complexo Estuarino Lagunar de Iguape-Cananéia-Paranaguá (Fig. 1). O clima é do tipo Cfa, de acordo com a classificação de Köppen (1948), caracterizado como mesotérmico úmido, sem

estação seca, com pluviosidade e umidade relativa elevadas (PFEIFFER *et al.*, 1989). A temperatura média anual na Ilha do Cardoso é de 22.4°C, com temperatura média mínima do mês mais frio de 12.6°C e temperatura média máxima do mês mais quente de 30.4°C, e a precipitação média anual é de 2261 mm (SENTELHAS *et al.*, 2006). A topografia é predominantemente montanhosa, sendo ocupada por um maciço montanhoso contínuo na região central e por planícies litorâneas – áreas de ocorrência da comunidade vegetal estudada – situadas a norte, nordeste, sul e sudeste da ilha (BARROS *et al.*, 1991).

A Restinga é composta por um mosaico de comunidades vegetais, representado por formações herbáceas, arbustivas e florestais, cujas diferenças ocorrem, basicamente, em função da proximidade do mar e das características físicas e hidrológicas do substrato (ARAÚJO, 1992). Os solos das planícies litorâneas são resultado de sedimentação marinha recente e caracterizam-se pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte e baixa fertilidade (ARAÚJO, 1992).

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso foi uma das áreas escolhidas para estabelecimento de uma parcela permanente do projeto temático “Diversidade, Dinâmica e Conservação em Florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes”, financiado pelo programa BIOTA/FAPESP, no ano de 2001 (Fig. 1). O objetivo do projeto, em linhas gerais, foi caracterizar a flora e estudar a ecologia das comunidades de plantas em diferentes formações florestais do Estado (Floresta Ombrófila Densa, Restinga, Floresta Estacional Semidecidual e

Cerradão).

Fig. 1. Localização e detalhe da área de estudo (reproduzida com autorização de AA Oliveira)

Nos 10,2 ha da parcela permanente estabelecida na floresta de restinga no PEIC (a partir de agora referida no texto como PP-PEIC), na qual esse estudo foi conduzido, foram encontrados 14.477 indivíduos arbóreos (1.392 indivíduos/ha) com diâmetro a altura do peito (DAP) maior que 5 cm, pertencentes a aproximadamente 117 espécies (BiotaFAPESP, 2003). Um segundo censo foi realizado na PP-PEIC em 2009, utilizando um critério de inclusão menor (DAP 1 cm), e a parcela passou a fazer parte da rede mundial de parcelas permanentes idealizada pelo CTFS (Center for Tropical Forest Science), componente do Smithsonian Tropical Research Institute. Com esse novo censo o banco de dados

passou a ter 39428 indivíduos e foram encontradas quatro novas espécies arbóreas.

Estudando a ecofisiologia do uso de nitrogênio das espécies arbóreas na PP-PEIC, Aidar e colaboradores (2006) concluíram que o solo da parcela é pobre em nitrogênio de maneira geral. Em solos mais úmidos e compactados, como é o caso da restinga, a condição anaeróbia é favorável a ocorrência de denitrificação e ocorre redução do NO_3^- para N_2 tornando o primeiro menos disponível para as plantas (AIDAR *et al.*, 2006). Além disso, Vitousek & Matson (1988) concluíram que em sistemas tropicais os espodossolos (solo arenoso de origem marinha predominante na área de estudo) apresentam baixas taxas de mineralização e há maior imobilização de N pelos microrganismos, o que acarreta uma disponibilidade limitada de nitrogênio para atividade biológica. Baixas taxas de mineralização de N em espodossolos foram encontradas também por Chandler e colaboradores (1985). O NO_3^- é facilmente lixiviado em solos arenosos tropicais e, por isso, a vegetação, de maneira geral, apresenta baixo conteúdo de N foliar (TEMPLER *et al.*, 2008; VITOUSEK & SANFORD, 1986).

Seis leguminosas foram identificadas dentre as espécies arbóreas levantadas pelo projeto: *Abarema brachystachya* (DC.) Barneby & J.W. Grimes (Mimosoideae), *Abarema langsдорffii* (Benth.) Barneby & J.W. Grimes, *Andira anthelmia* (Vell.) J.F. Macbr. (Faboideae), *Balizia pedicellaris* (DC.) Barneby & J.W. Grimes (Mimosoideae), *Hymenolobium janeirense* Kuhlm. (Faboideae) e *Ormosia arborea* (Vell.) Harms (Faboideae). De acordo com o banco de dados da GRIN (Germplasm Resources Information Network) (USDA, 2007), essas

espécies formam nódulos com rizóbios e, portanto, são potencialmente capazes de fixar nitrogênio atmosférico. Em um estudo que testou a capacidade de nodulação de leguminosas em campo e em casa de vegetação (através de infecção por rizóbios), a espécie *B. pedicellaris* nodulou tanto em campo, quanto no experimento e a espécie *O. arborea* nodulou apenas no experimento (FARIA & LIMA, 1998). Na Guiana Francesa, *B. pedicellaris* nodulou em campo e outras espécies dos gêneros *Andira* e *Ormosia* também foram capazes de nodular em campo (ROGGY & FRÉVOST, 1999). Pons e colaboradores (2007) também detectaram nodulação em *B. pedicellaris* e em duas espécies de *Ormosia*. Além disso, a nodulação e o potencial de infecção por rizóbios são altos em solos arenosos (SYLVESTER-BRADLEY *et al.*, 1980). Nesse contexto, parece provável que as leguminosas utilizem associações simbióticas para obtenção de nitrogênio.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDAR, M.P.M. et al. 2006. *Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas*. In: Biota FAPESP. 4º Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte IV: Processos e Padrões Ecológicos. Piracicaba.
- ARAÚJO, D.S.D. 1992. *Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation*. In: Coastal plant communities of Latin America (Seeliger, U., coord.). New York: Academic Press.
- ARMAS, C. & PUGNAIRE, F.I. 2009. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science* 20: 535-546.
- BARROS, F. de, MELO, *et al.* 1991. *Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes*. In: Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso (Melo, M.M.R.F. *et al.*, eds.). São Paulo: Ibt.
- BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.

- BIOTA/FAPESP. 2003. II Relatório científico do projeto temático – Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes. São Paulo: ESALQ/USP (1999/09635-0).
- BOUCHER, D.H., JAMES, S. & KEELER, K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- BOUILLET, J.P. *et al.* 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil: Nitrogen accumulation in the stands and biological N₂ fixation. *Forest Ecology and Management* 255: 3918-3930.
- BROOKER, R.W. *et al.* 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J. & BERTNESS, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- CALLAWAY, R.M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology* 75: 681-686.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- CALLAWAY, R.M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Netherlands: Springer.
- CALLAWAY, R.M. *et al.* 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- CAVIERES, L.A. & BADANO, E.I. 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* 97: 1181-1191.
- CHANDLER, G. 1985. Mineralization and nitrification in three Malaysian forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 17: 347-353.
- CLEMENTS, F.E. 1916. *Plant Sucession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- COMPTON, R.H. 1929. The vegetation of the Karoo. *Journal of the Botanical Society of South Africa* 15: 13-21.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122: 661-696.

- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- CREWS, T.E. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. *Biogeochemistry* 46: 233-246.
- SENTELHAS, P. et al. 2006. Clima. In: Biota FAPESP. 4º Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte II: Fatores abióticos. Piracicaba.
- DODDS, W.K. 1988. Community structure and selection for positive and negative species interactions. *Oikos* 53: 387-390.
- FARIA, S.M. & LIMA, H.C. 1998. Additional studies of the nodulation status of legume species in Brazil. *Plant and Soil* 200: 185-192.
- FORNARA, D.A. & TILMAN, D. 2009. Ecological mechanisms associated with the positive diversity productivity in a N-limited grassland. *Ecology* 90: 408-418.
- FRANKS, S.J. & PETERSON, C.J. 2003. Burial disturbance leads to facilitation among coastal dune plants. *Plant Ecology* 168: 13-21.
- FREKLETON, R.P. & LEWIS, O.T. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B- Biological Science* 273: 2909-2916.
- GASCOIGNE, J.C., BEADMAN, H., SAUREL, C. & KAISER, M.J. 2005. Density dependence, spatial scale and patterning in sessile biota. *Oecologia* 145: 371-381.
- GEHRING, C. & VLEK, P.L.G. 2004. Limitations of the ^{15}N natural abundance method for estimating biological nitrogen fixation in Amazonian forest legumes. *Basic and Applied Ecology* 5: 567-580.
- GÓMEZ-APARICIO, L. et al. 2004. Applying plant facilitation to Forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- HAY, M.E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *The American Naturalist* 128: 617-641.
- HOLMGREN, M., SCHEFFER, M. & HUSTON, M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.

- HUNTER, A.F. & AARSSSEN, L.W. 1988. Plants helping plants. *BioScience* 38: 34-40.
- KITZBERGER, T., STEINAKER, D.F. & VEBLEN, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- KNOPS, J.M.H., BRADLEY, K.L. & WEDIN, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5: 454-466.
- LEE, T.D., REICH, P.B. & TJOELKER, M.G. 2003. Legume presence increases photosynthesis and N concentrations of co-occurring non-fixers but does not modulate their responsiveness to carbon dioxide enrichment. *Oecologia* 137: 22-31.
- LEVINE, J.M. 1999. Indirect facilitation: evidence and prediction from a riparian community. *Ecology* 80: 1762-1769.
- LORTIE, C.J., BROOKER, R.W., KIKVIDZE, Z. & CALLAWAY, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- LYNCH, J.M. & WHIPPS, J.M. 1990. Substrate flow in the rhizosphere. *Plant Soil* 129: 1-10.
- MICHALET, R. *et al.* 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- PFEIFFER, R.M., NOFFS, M.S. & SILVA, D.A. 1989. Correlação de características do meio biofísico do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. *Revista do Instituto Florestal* 1: 39-49.
- PONS, T.J., PERREIJN, K., van KESSEL, C. & WERGER, M.J.A. 2007. Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: ¹⁵N natural abundance measurements supported by experimental isotopic enrichment. *New Phytologist* 173: 154-167.
- PUGNAIRE, F.I., HAASE, P., PUIGDEFABREGAS, J., CUETO, M., CLARK, S.C. & INCOLL, L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of leguminous shrub, *Retama sphaeracarpa*, in a semiarid environment in southeast Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- ROGGY, J.C. & FRÉVOST, M.F. 1999. Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist* 144: 283-294.

- ROUSSET, O. & LEPART, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88: 401-412.
- STACHOWICZ, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235 – 246.
- SYLVESTER-BRADLEY, R., de OLIVEIRA, L.A., de PODESTA FILHO, J.A. & STJOHN, T.V. 1980. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum* spp. in representative soils of central Amazonia. *Agro-Ecosystems* 6: 249-266.
- TEMPLER, P.H. *et al.* 2008. Plant and microbial controls on nitrogen retention and loss in a humid tropical forest. *Ecology* 89: 3030-3040.
- USDA, ARS: National Genetic Resources Program, *Germplasm Resources Information Network (GRIN)*, Maryland: Banco de Dados online. Disponível em: http://www.ars-grin.gov/npgs/sbml/jhw/public_html/cgi-bin/stdlit.pl?Pl%20Soil. Acesso em: 26 set. 2007.
- VITOUSEK, P.M. & SANFORD, R.L.Jr. 1986. Nutrient cycling in moist forest. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 17: 137-167.
- VITOUSEK, P.M. & MATSON, P.A. 1988. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil, Biology and Biochemistry* 20: 361-367.
- VITOUSEK, P.M. & WALKER, L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- VITOUSEK, P.M. & FIELD, C.B. 1999. Ecosystem constraints to symbiotic nitrogen fixers: a simple model and its implications. *Biogeochemistry* 46: 179-202.
- VITOUSEK, P.M. *et al.* 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57/58: 1-45.
- WALKER, L.R. & VITOUSEK, P.M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* 72: 1449-1455.

CAPÍTULO 1

**LEGUMINOSAS FACILITAM OUTRAS ESPÉCIES ARBÓREAS EM
AMBIENTE COM RESTRIÇÃO DE NITROGÊNIO? Padrões de densidade de
espécies e indivíduos em uma floresta de restinga**

RESUMO

Interações positivas entre plantas são consideradas importantes na estruturação de comunidades em ambientes estressantes. O objetivo deste estudo é testar se há maior densidade de espécies e/ou de indivíduos no entorno de leguminosas, considerando que a fixação de nitrogênio pode aumentar a quantidade de nitrogênio disponível no sistema. Comparamos as densidades médias de espécies e indivíduos no entorno de leguminosas adultas com médias geradas por uma distribuição nula – simulando padrões aleatórios que seriam esperados na ausência de interações positivas. Fizemos as análises para dois estratos distintos: indivíduos com $DAP < 1$ cm e indivíduos com $1 \text{ cm} < DAP < 10$ cm. As três espécies de leguminosas analisadas apresentaram diferentes resultados. Para ambos os estratos, a espécie *B. pedicellaris* apresentou valores de densidade de espécies maiores que o esperado, mas as densidades de indivíduos não foram diferentes, evidenciando que algumas espécies podem estar se beneficiando sob suas copas. A espécie *O. arborea* não apresentou resultados diferentes do esperado pelos modelos nulos. Para a espécie *A. anthelmia* os valores de densidade de espécies e indivíduos do estrato superior foram significativamente menores que o esperado, indicando um efeito negativo dessa espécie sobre os indivíduos. Nosso estudo indica que algumas espécies de leguminosas podem influenciar na estruturação da comunidade em questão, através de efeitos positivos ou negativos, mas outras podem possuir efeito neutro. É necessário entender como as condições locais, as características das espécies e a composição da comunidade podem influenciar as interações que ocorrem entre as espécies.

Palavras-chave: facilitação, nitrogênio, floresta de restinga, leguminosas

ABSTRACT

Positive interactions between plants are considered important in structuring communities in harsh environments. The aim of this study was to test if there is higher species density and/or individuals density around leguminous trees, considering that nitrogen fixation might enhance the amount of available nitrogen in the system. We compared the average species and individuals around adults with averages generated by a null distribution – simulating random patterns that would be expected in the absence of positive interactions. We analysed two different layers: individuals with $DBH < 1$ cm and individuals with $1\text{ cm} < DBH < 10$ cm. The tree leguminous species analysed showed different results. For both layers, species *B. pedicellaris* presented higher than expected values of species densities, but individuals densities were not different, pointing that some species benefited under its crown. *O. arborea* did not show different results from the expected for the null distribution. For species *A. anthelmia*, species and individuals density values from the upper layer were much lower than the expected. Our study indicates that some legume species might influence the structure of this community, either having positive or negative effects, but other could be neutral. It is important to understand how local conditions, species characteristics and community composition are influencing the interactions between the species.

Key-words: facilitation, nitrogen, restinga forest, legumes.

INTRODUÇÃO

Facilitação pode ser definida como qualquer interação na qual a presença de um ou mais indivíduos favorece, direta ou indiretamente, o estabelecimento e/ou o crescimento de outros indivíduos, da mesma espécie ou não (BERTNESS & CALLAWAY, 1994; STACHOWICZ 2001). Estudos interessados nas interações positivas entre plantas e sua importância na estruturação das comunidades começaram a ganhar espaço na ecologia a partir da década de 80 (BOUCHER *et al.*, 1982; HAY, 1986; HUNTER & AARSEEN, 1988; DODDS 1988). Desde então, muitos estudos vêm comprovando a importância das interações positivas sobre a distribuição e diversidade das espécies nas comunidades terrestres (ver revisão em BROOKER *et al.* 2008).

Interações positivas e negativas ocorrem simultaneamente e os padrões que observamos são resultado do efeito líquido do produto dessas interações (CALLAWAY, 1994). Esse balanço existente entre facilitação e competição parece variar com a fase de desenvolvimento dos indivíduos (WALKER & VITOUSEK, 1991; PUGNAIRE *et al.*, 1996), sua fisiologia (HOLMGREN *et al.*, 1997), interações indiretas com outros vizinhos (LEVINE, 1999) e a intensidade do estresse abiótico (BERTNESS & CALLAWAY, 1994). O estresse pode ser entendido como uma força extrínseca que reduz o desempenho de um indivíduo ou de uma população, (podendo ser fisiológico (toxicidade pelo sal, dessecação), físico (efeito do vento, de ondas) ou biótico (competição, predação, doenças) (STACHOWICZ, 2001).

Bertness e Callaway (1994), ao revisar estudos de interações ecológicas em ambientes com estresse físico, propuseram que a importância da facilitação aumenta à medida que as condições ambientais tornam-se mais severas. Por outro lado, em ambientes com poucas limitações abióticas as relações de competição tendem a dominar. Atualmente, uma série de estudos sobre o balanço das interações em gradientes ambientais tem apoiado essa hipótese (KITZBERGER *et al.*, 2000; CALLAWAY *et al.*, 2002; FRANKS & PETERSON, 2003; GASCOIGNE *et al.*, 2005; MICHALET *et al.*, 2006).

Em ecossistemas tropicais, solos arenosos apresentam baixas taxas de mineralização e há maior imobilização de N pelos microrganismos, o que acarreta uma disponibilidade limitada de nitrogênio para atividade biológica (VITOUSEK & MATSON, 1988). A disponibilidade de nitrogênio limita o crescimento dos indivíduos, altera a composição das comunidades e afeta a produtividade dos ecossistemas (VITOUSEK & FIELD, 1999). Nos ecossistemas tropicais, a forma mais importante de fixação do nitrogênio são as simbioses entre leguminosas e rizóbios (VITOUSEK *et al.*, 2002). A fixação biológica de nitrogênio (FBN) é a transformação do nitrogênio da atmosfera em formas que as plantas são capazes de assimilar – amônia (NH_4^+) e nitrato (NO_3^-) – e pode ser mediada por bactérias em relações de simbiose com plantas vasculares (CREWS, 1999). Muitas espécies de leguminosas estabelecem relações de simbiose com rizóbios em nódulos nas raízes e são capazes de fixar nitrogênio em ambientes terrestres (PONS *et al.*, 2007). A maioria do nitrogênio da planta é retida na decomposição da serapilheira e incorporada à matéria orgânica no solo (KNOPS

et al., 2002). Dessa forma, em ambientes com baixa disponibilidade de nitrogênio, leguminosas fixadoras podem facilitar outras espécies, aumentando a concentração de nitrogênio disponível no solo, através da deposição de suas folhas com maiores concentrações do nutriente (AIDAR *et al.*, 2003).

A incorporação dos efeitos positivos de determinadas espécies sobre o estabelecimento e/ou crescimento de outras é fundamental para interpretar padrões observados na diversidade das comunidades, principalmente em ambientes com severas restrições ambientais. A hipótese principal do presente estudo é que a presença de indivíduos adultos de leguminosas arbóreas facilita o estabelecimento e/ou o desempenho de outras espécies arbóreas em ambientes com baixa fertilidade. O principal objetivo é testar se há maior densidade de espécies e de indivíduos ocorrendo sob as copas de árvores adultas de leguminosas. A maior densidade de indivíduos no entorno de leguminosas seria resultado do aumento da quantidade de recurso disponível para as plantas, enquanto um maior número de espécies seria esperado se espécies que não são capazes de tolerar situações com baixa disponibilidade de nitrogênio fossem facilitadas pelos solos enriquecidos pelas leguminosas.

MATERIAIS E MÉTODOS

O presente estudo foi conduzido em uma floresta alta de restinga na Ilha do Cardoso, no extremo sul do Estado de São Paulo (Fig. 1 – Introdução geral). Nessa área, uma parcela permanente de 10,24 ha foi delimitada pelo Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40

ha de parcelas permanentes (PPSP – Biota / FAPESP nº 1999/ 09635). Originalmente a PPSP fez o censo de todos os indivíduos com mais de 15 cm de perímetro à altura do peito (PAP). Em 2009 o Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais recenseou a parcela, diminuindo o critério de inclusão para 1 cm de diâmetro a altura do peito (DAP), seguindo protocolo descrito em Condit (1998). O banco de dados atual da parcela é composto por 39428 indivíduos identificados, mapeados e medidos, dos quais 1407 são pertencentes ao grupo das leguminosas.

Considerando que cada espécie de leguminosa pode atuar de maneira diferente sobre a densidade de espécies e indivíduos em seu entorno, optamos por dividir a categoria “leguminosa” nas três espécies incluídas no estudo (*A. anthelmia*, *B. pedicellaris* e *O. arborea*). De acordo com o banco de dados da GRIN (Germplasm Resources Information Network) (USDA, 2007), essas espécies formam nódulos com rizóbios e, portanto, são potencialmente capazes de fixar nitrogênio atmosférico. As demais espécies leguminosas presentes na parcela permanente (*A. brachystachya*, *A. langsdorffii* e *H. janeirensis*) não foram utilizadas por possuírem um baixo número de indivíduos adultos (5, 13 e 15 indivíduos, respectivamente). Considerando, ainda, que o balanço das interações entre as espécies pode mudar dependendo dos estágios ontogenéticos das plantas (ROUSSET & LEPART, 2000), obtivemos dados em campo para indivíduos com $DAP < 1$ cm, não contemplados no banco de dados da parcela. Os detalhes metodológicos são descritos a seguir.

Delineamento Amostral – Estrato inferior (DAP <1 cm)

A amostragem de indivíduos com DAP < 1 cm foi feita em parcelas de 1 m² instaladas em blocos compostos por uma árvore adulta de leguminosa e uma de não-leguminosa. As amostras foram pareadas para minimizar efeitos da heterogeneidade ambiental e as árvores adultas pertencentes a cada bloco possuíam tamanho (medido em diâmetro a altura do peito – DAP) semelhante. Seleccionamos por sorteio, indivíduos de leguminosas utilizando os dados espaciais da PP-PEIC e, em seguida, identificamos não-leguminosas de DAP similar cuja distância máxima em relação à leguminosa não ultrapassasse 20 m. Uma vez em campo, localizamos os indivíduos seleccionados e avaliamos se as duas árvores possuíam portes parecidos e ocupavam ambientes equivalentes (se uma das árvores estava em solo alagado e a outra em solo não-alagado, por exemplo). Qualquer indício de heterogeneidade ambiental (abertura de dossel, edáfica) levou ao descarte do par de indivíduos sorteados e inclusão de novo sorteio.

Alocamos duas parcelas de 1 m² sob a maioria dos indivíduos adultos utilizando sorteio ao acaso entre oito coordenadas geográficas (N, NO, O, SO, S, SE, L, NE) e quatro distâncias (1,2,3,4). No entanto, quando a copa do indivíduo adulto não comportava duas parcelas, alocamos 1 parcela. Uma vez sorteada a coordenada, medimos o alcance da copa com a ajuda de uma trena nessa direção e dividimos o alcance total da copa em quatro partes iguais, alocando o centro da parcela de 1 m² na distância sorteada (detalhes na fig. 1). Identificamos as espécies de todos os indivíduos com DAP < 1 cm e não foram incluídos na

amostragem aqueles indivíduos recém germinados ou que possuíam apenas folhas cotiledonares, dada a dificuldade para a identificação da espécie.

Fig. 1. Esquema detalhando as oito possíveis coordenadas (setas tracejadas) e quatro distâncias de alcance da copa (divisões nas setas) para uma árvore x. O círculo central preenchido representa o tronco da árvore e o círculo periférico tracejado representa a projeção da copa. A linha tracejada em vermelho representa uma situação hipotética na qual a coordenada sorteada foi “Sul” e o quadrado representa uma parcela de 1 m² alocada na distância 2 dessa coordenada.

Para analisar os dados obtidos utilizamos um modelo nulo baseado em aleatorizações (GOTELLI & GRAVES, 1996). O modelo nulo é uma tentativa de gerar distribuições de valores para uma determinada variável de interesse na ausência do processo causal em questão, possibilitando estipular uma "situação controle" (CONNOR & SIMBERLOFF, 1986). Uma vez que a hipótese do trabalho previa um maior número de espécies e indivíduos sob as leguminosas, calculamos a diferença entre o número de espécies (e de indivíduos) encontrado sob o adulto de leguminosa e o número encontrado sob a não-leguminosa ($N_{leg} -$

$N_{\text{não-leg}}$) para cada um dos blocos. A estatística de interesse considerada foi a média das diferenças encontrada para todos os blocos. Sendo assim, mantivemos a estrutura dos pares (leguminosa e não-leguminosa pertencentes ao mesmo bloco) aleatorizando os valores dentro de cada par, para criar um novo padrão que seria esperado na ausência do efeito. Para cada aleatorização, calculamos a média das diferenças e as aleatorizações foram repetidas 10000 vezes. Por fim, confrontamos a média das diferenças observada para os dados coletados com a distribuição de médias das diferenças geradas pelo modelo nulo, fixando o valor de α em 0.05. Todas as análises e gráficos foram construídos no ambiente de programação R (R Development Core Team 2010).

Delineamento Amostral – Estrato médio (1 cm < DAP < 10 cm)

Utilizando informações de identidade, posição na parcela e DAP (diâmetro à altura do peito) das árvores, determinamos a densidade de espécies e de indivíduos no entorno de leguminosas e não-leguminosas. Em seguida, utilizamos modelos nulos para testar as hipóteses nulas de que não há maior densidade de espécies e/ou densidade de indivíduos no entorno de leguminosas em comparação a não-leguminosas para essa classe de tamanho.

Os valores de densidade de espécies e de indivíduos foram calculados em uma área cujo centro é o tronco da árvore, correspondendo a uma circunferência de raio 2.5 m (19.63 m²). Para extrair o efeito das diferenças de tamanho de tronco, a área correspondente foi calculada como um anel ao redor do tronco.

Contrastamos as densidades médias de espécies e de indivíduos no entorno de leguminosas com as densidades médias observadas no entorno de árvores não-leguminosas tomadas aleatoriamente na parcela (aleatorizações). As aleatorizações no modelo nulo (valores para as não-leguminosas) foram repetidas 1000 vezes e, em cada uma das vezes, sorteamos o mesmo número de indivíduos da espécie-alvo (leguminosa) em questão e calculamos a média. No final das 1000 simulações, comparamos as médias de densidade encontradas para o entorno da leguminosa com a distribuição das médias simuladas pelo modelo nulo para o entorno das não-leguminosas. Fixamos o α crítico em 0,05 considerando, assim, os resultados significativos caso mais de 95% dos valores médios calculados no modelo nulo fossem inferiores aos valores médios observados para as leguminosas. Os códigos em linguagem R utilizados nas análises encontram-se disponíveis no sítio wiki do LABTROP (http://ecologia.ib.usp.br/labtrop/doku.php?id=labtrop:03_equipe:julia:projeto).

RESULTADOS

Estrato inferior

Amostramos um total de 2565 indivíduos, pertencentes a 83 espécies, nos 90 blocos compostos por uma árvore leguminosa e uma não-leguminosa. Como esperado pela nossa hipótese, sob indivíduos de *B. pedicellaris* houve maior densidade de espécies, com um aumento médio de 2.2 espécies/m² em relação às não-leguminosas ($p = (10000-9994)/10000 = 0.0006$, Fig. 2). Entretanto, a densidade de indivíduos não foi maior sob *B. pedicellaris* ($p = 0.156$).

As espécies *A. anthelmia* e *O. arborea*, diferentemente do esperado, não apresentaram maior densidade de espécies nem de indivíduos sob suas copas (Tabela 1).

Fig. 2. Frequências da média das diferenças de densidade de espécies obtidas pelo modelo nulo para *B. pedicellaris*. A linha vertical representa a média observada no entorno da leguminosa.

Tabela 1. Valores médios das diferenças na densidade de espécies e indivíduos para as espécies *A. anthelmia* e *O. arborea* e os respectivos valores de p entre parênteses.

Leguminosa	Espécies/ m ²	Indivíduos/m ²
<i>Andira anthelmia</i>	- 0.2 (p= 0.614)	0.13 (p= 0.476)
<i>Ormosia arborea</i>	0.2 (p= 0.242)	1.13 (p= 0.215)

Estrato superior

As três espécies de leguminosas apresentaram resultados contrastantes.

Assim como para os indivíduos do estrato inferior, a média do número de espécies observado no entorno de *B. pedicellaris* foi maior que as médias simuladas pelo modelo nulo ($p=0.043$, Fig. 3), embora a densidade de indivíduos não tenha diferido ($p=0.15$).

Fig. 3. Frequência das densidades médias de espécies geradas pelo modelo nulo para a espécie *Balizia pedicellaris*. A linha vertical representa o valor observado no entorno de *B. pedicellaris*.

A espécie *O. arborea* não apresentou densidade média de espécies ($p=0.35$) diferente das simuladas, assim como a densidade de indivíduos ($p=0.564$). Já a espécie *A. anthelmia*, em oposição ao esperado pela nossa hipótese e aos resultados encontrados para o estrato inferior, apresentou valores

substancialmente menores que os simulados pelo modelo nulo. Nenhum valor médio obtido no modelo nulo foi inferior ao observado, nem para densidade de espécies (Fig. 4A, $p = 1.0$) e tampouco para densidade de indivíduos (Fig. 4B, $p = 1.0$)

Fig. 4. Frequência das densidades médias de (A) espécies e de indivíduos (B) geradas pelo modelo nulo para a espécie *Andira anthelmia*. A linha vermelha representa o valor observado no entorno de *A. anthelmia*.

DISCUSSÃO

Dentre as três espécies de leguminosas analisadas, *B. pedicellaris* apresentou forte evidência de facilitação através da maior densidade de espécies no estrato inferior (Fig. 2A) bem como no estrato superior (Fig. 3A). Essa espécie é decídua, climácica e na área de estudo 63% dos seus indivíduos amostrados – em um estudo sobre dinâmicas de clareiras e regimes de luz – eram componentes do dossel (PARDI, 2007). Apesar da fixação biológica de

nitrogênio ser um processo custoso para a planta, para uma espécie de dossel, com energia luminosa facilmente disponível, pode ser vantajoso fixar nitrogênio nesses solos pobres. Há uma correlação positiva entre concentração de nitrogênio na serapilheira e taxas de decomposição (VITOUSEK *et al.*, 2002). Além disso, quanto menor a massa de folha por área (MFA), maior a superfície de contato com os microrganismos, o que também acelera o processo de decomposição. Um processo de decomposição mais rápido sob leguminosas impediria a imobilização de N por períodos longos, permitindo *pools* periódicos desse elemento.

A espécie *O. arborea* não demonstrou efeito sobre as densidades médias de espécies e indivíduos em ambos os estratos considerados. Diferentemente dos indivíduos de *B. pedicellaris*, que compõem predominantemente o dossel da floresta estudada, a maioria dos indivíduos de *O. arborea* ocorre no subosque relativamente sombreado (PARDI, 2007). É provável que para plantas que vivem basicamente na sombra de outras árvores, como é o caso de *O. arborea*, não seja vantajoso o gasto energético necessário para fixar o nitrogênio. Nessas condições, seria mais importante para a planta investir em crescimento do que em fixação de nitrogênio para evitar a exclusão competitiva por parte das plantas não-fixadoras – com capacidade de investir relativamente mais energia no crescimento (VITOUSEK & HOWARTH, 1991). Além disso, na área de estudo a espécie *O. arborea* não apresentou maior conteúdo de N foliar em relação a outras espécies não-fixadoras, o que pode indicar que essa espécie não seja realmente capaz de nodular para fixar nitrogênio (AIDAR *et al.*, 2006).

Existem evidências de que há duas estratégias diferentes de fixação biológica de nitrogênio: (1) obrigatória, na qual as plantas fixam nitrogênio em taxas constantes por unidade de biomassa independente do ambiente e (2) facultativa, na qual ajustam a fixação de nitrogênio por unidade de biomassa em resposta às condições ambientais (MENGE *et al.*, 2009). De acordo com o modelo desses autores, ainda, a estratégia de fixação facultativa seria mais comum em florestas tropicais e a obrigatória em florestas boreais e temperadas, embora sejam necessários mais estudos conclusivos em campo. Sendo assim, apesar de *O. arborea* possuir capacidade de nodulação e fixação de nitrogênio, as condições aos quais estão expostos os indivíduos na área de estudo podem estar modulando e suprimindo a fixação de nitrogênio.

Ainda, a combinação entre uma alta massa de folha por área (MFA) e alto conteúdo de N foliar pode aumentar a perda de energia via respiração, sendo prejudicial em situações nas quais o ganho de energia é baixo devido à menor disponibilidade de luz (WALTERS & REICH, 2000). Dessa forma, como *O. arborea* possui folhas com alta MFA, poderia ser esperada uma estratégia de redução do conteúdo de N na folha, otimizando, assim, a economia de energia.

Contrariando o esperado pela hipótese do estudo, a espécie *A. anthelmia* apresentou um forte indício de efeito negativo sobre o estrato superior ocorrendo em seu entorno (Fig. 4), embora tal efeito não tenha sido encontrado para o estrato inferior (Tabela 1). Os baixos valores encontrados no estrato superior indicam um efeito inibidor de *A. anthelmia* que pode ocorrer devido a uma maior habilidade competitiva na aquisição de algum recurso limitante, um efeito

alelopático proveniente das folhas ou de outras partes dos indivíduos dessa espécie ou até mesmo uma combinação de ambos os fatores. Na área de estudo, os indivíduos dessa espécie estão no subosque relativamente sombreado e, talvez, as essa espécie não seja capaz de fixar nitrogênio devido ao alto custo. No entanto, na área de estudo apresentou juntamente com *B. pedicellaris* um dos maiores conteúdos de N foliar (AIDAR *et al.*, 2006).

Os resultados associados à espécie *A. anthelmia* demonstram um forte efeito negativo, o que sinaliza para a ação de substâncias alelopáticas capazes de inibir a presença de outras espécies. Há registros da produção de substâncias alelopáticas por outras espécies de leguminosas, tais como *Leucaena leucocephala* (PIRES, 2001) e *Cassia uniflora* (JOSHI, 1991) e até mesmo dentro do gênero *Andira* (PERIOTTO *et al.*, 2004). Extratos do caule e das folhas *Andira humilis* Mart., quando testados em sementes e plântulas de rabanete e alface, reduziram a velocidade de germinação, embora a taxa de germinação não tenha sido afetada (PERIOTTO *et al.*, 2004). Ainda nesse estudo, o comprimento das plântulas expostas aos compostos foi significativamente menor que o controle, com exceção do efeito do extrato de folhas sobre rabanete. A germinação é menos sensível aos efeitos dos aleloquímicos, enquanto o efeito sobre o crescimento das plântulas parece ser mais drástico, pois é comum o aparecimento de plântulas anormais, com necrose da radícula, por exemplo (FERREIRA & AQUILA, 2000). Esse fato pode explicar por que não houve efeito negativo de *A. anthelmia* sobre os indivíduos

da estrato inferior (DAP < 1 cm), enquanto os efeitos negativos sobre o estrato superior (DAP < 10 cm) foram surpreendentemente altos.

Podemos concluir que as três espécies aqui analisadas apresentam efeitos distintos sobre a densidade de espécies e indivíduos em seu entorno. De acordo com os resultados a espécie *B. pedicellaris* facilita os indivíduos em seu entorno, aumentando a densidade de espécies em comparação às não-leguminosas. A espécie *O. arborea* demonstrou um efeito neutro em comparação às não-leguminosas, provavelmente devido a ausência de nodulação na área de estudo mediada pelas condições nas quais a espécie ocorre. Já a espécie *A. anthelmia*, apesar de apresentar alto conteúdo de N foliar, o que indica que deve estar nodulando na área de estudo, apresenta um efeito altamente negativo sobre a densidade de espécies e de indivíduos no seu entorno, provavelmente derivado de compostos alelopáticos produzidos pelos indivíduos.

Apesar das três espécies serem normalmente tratadas dentro de um mesmo grupo funcional (leguminosas), apresentam características intrínsecas que afetam diferentemente os indivíduos ao seu redor. Os resultados encontrados sinalizam algumas direções sobre em que condições uma espécie leguminosa pode ser facilitadora, ressaltando a importância do conhecimento da história da vida de cada espécie e seu comportamento em diferentes ambientes, interagindo com diferentes composições de espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDAR, M.P.M., SCHMIDT, S., MOSS, G., STEWART, G.R. 7 JOLY, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment* 26: 389-399.
- AIDAR, M.P.M. et al. Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas. In: Biota FAPESP. 4º Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte IV: Processos e Padrões Ecológicos. Piracicaba, 2006.
- BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- BOUCHER, D.H., JAMES, S. & KEELER, K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- BROOKER, R.W. et al. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- CALLAWAY, R.M. 1994. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecological Society of America* 75: 681-686.
- CALLAWAY, R.M. *et al.* 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- CONDIT, R.S. 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Heidelberg: Springer-Verlag.
- CONNOR, E.F. & D. SIMBERLOFF. 1986. Competition, scientific methods, and null models in ecology. *American Scientist* 74: 155-162.
- CREWS, T.E. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs ecological considerations. *Biogeochemistry* 46: 233-246.
- DODDS, W.K. 1988. Community structure and selection for positive and negative species interactions. *Oikos* 53: 387-390.
- FERREIRA, A.G. & AQUILA, M.E.A. 2000. Alelopatia: uma área emergente da ecofisiologia. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12: 175-204.
- FRANKS, S.J. & PETERSON, C.J. 2003. Burial disturbance leads to facilitation among coastal dune plants. *Plant Ecology* 168: 13-21.
- GASCOIGNE, J.C., BEADMAN, H., SAUREL, C. & KAISER, M.J. 2005. Density dependence, spatial scale and patterning in sessile biota. *Oecologia* 145: 371-381.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. 1996. Null models in Ecology. Smithsonian Institution Press: Washington.

- HAY, M.E. 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. *The American Naturalist* 128: 617-641.
- HOLMGREN, M., SCHEFFER, M. & HUSTON, M. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- HUNTER, A.F. & AARSSSEN, L.W. 1988. Plants helping plants. *BioScience* 38: 34-40.
- JOSHI, S. 1991. Biological control of *Parthenium hysterophorus* L (Asteraceae) by *Cassia uniflora* Mill (Leguminosae), in Bangalore, India. *Tropical Pest Management* 37:182-184.
- KITZBERGER, T., STEINAKER, D.F. & VEBLEN, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- KNOPS, J.M.H., BRADLEY, K.L. & WEDIN, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5: 454-466.
- LEVINE, J.M. 1999. Indirect facilitation: evidence and prediction from a riparian community. *Ecology* 80: 1762-1769.
- MENGE, D.N.L., LEVIN, S.A. & HEDIN, L.O. 2009. Facultative versus obligate nitrogen fixation strategies and their ecosystem consequences. *The American Naturalist* 174: 465-477.
- MICHALET, R. *et al.* 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767-773.
- PARDI, M.M. 2007. Espécies arbustivo-arbóreas em clareiras e micro-sítios de luz em 5,12 ha de Floresta de Restinga na Ilha do Cardoso, São Paulo. Piracicaba: Esalq. Dissertação de mestrado
- PERIOTTO, F., PEREZ, S.C.J.G.A., LIMA, M.I.S. 2004. Efeito alelopático de *Andira humilis* Mart. ex Benth. na germinação e no crescimento de *Lactuca sativa* L. e *Raphanus sativus* L. *Acta Botanica Brasilica* 18: 425-430.
- PIRES, N.M. *et al.* 2001. Atividade alelopática da *Leucena* sobre espécies de plantas daninhas. *Scientia Agricola* 58: 61-65.
- PONS, T.J., PERREIJN, K., van KESSEL, C. & WERGER, M.J.A. 2007. Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: ¹⁵N natural abundance measurements supported by experimental isotopic enrichment. *New Phytologist* 173: 154-167.
- PUGNAIRE, F.I., HAASE, P., PUIGDEFABREGAS, J., CUETO, M., CLARK, S.C. & INCOLL, L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of

leguminous shrub, *Retama sphaeracarpa*, in a semiarid environment in southeast Spain. *Oikos* 76: 455-464.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Áustria, 2008. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

ROUSSET, O. & LEPART, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.

STACHOWICZ, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235 – 246.

USDA, ARS: National Genetic Resources Program, *Germplasm Resources Information Network (GRIN)*, Maryland: Banco de Dados online. Disponível em: http://www.ars-grin.gov/npgs/sbml/jhw/public_html/cgi-bin/stdlit.pl?Pl%20Soil. Acesso em: 26 set. 2007.

VITOUSEK, P.M. & MATSON, P.A. 1988. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil, Biology and Biochemistry* 20: 361-367.

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

VITOUSEK, P.M. & FIELD, C.B. 1999. Ecosystem constraints to symbiotic nitrogen fixers: a simple model and its implications. *Biogeochemistry* 46: 179-202.

VITOUSEK, P.M. *et al.* 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57/58: 1-45.

WALKER, L.R. & VITOUSEK, P.M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* 72: 1449-1455.

WALTERS, M.B. & REICH, P.B. 2000. Trade-offs in low-light CO₂ exchange: a component of variation in shade tolerance among cold temperate tree seedlings. *Functional Ecology* 14: 155 – 165.

CAPÍTULO 2

ASSOCIAÇÕES ESPACIAS ENTRE ESPÉCIES DE LEGUMINOSAS E OUTRAS ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA FLORESTA DE RESTINGA

RESUMO

Apesar dos efeitos das interações positivas sobre indivíduos e populações serem bastante conhecidos, pouco se sabe sobre as consequências da facilitação no nível da comunidade. As espécies arbóreas podem alterar o microambiente de radiação e as condições edáficas sob suas copas. É provável que em ambientes com deficiência de nitrogênio, leguminosas fixadoras de nitrogênio sejam capazes de modificar o microhabitat sob suas copas. O objetivo deste trabalho é investigar padrões de associação entre três espécies de leguminosas e outras espécies não-leguminosas. Para testar a associação entre leguminosas e outras espécies consideramos as áreas no entorno das leguminosas como habitats distintos e utilizamos uma abordagem com modelos nulos denominada translação toroidal, que incorpora a estrutura espacial da distribuição dos habitats e das espécies na área. Cinco espécies mostraram-se negativamente associadas com *A. anthelmia* e apenas uma espécie apareceu positivamente associada. *B. pedicellaris* apresentou dez espécies negativamente associadas, enquanto seis apareceram positivamente associadas com essa leguminosa. Já *O. arborea* foi a única leguminosa que apresentou mais espécies positivamente associadas (oito espécies) do que negativamente associadas (4). Os resultados indicam que os efeitos das leguminosas podem ser espécie-específicos, variando de acordo com as características morfológicas das leguminosas, bem como com as características das espécies alvo.

ABSTRACT

Even though the effects of positive interactions on individuals and populations are well known, there is less information about the consequences of facilitation at the community level. Tree species are able to modify the microhabitat of light and edaphic conditions under their canopies. It is possible that in nitrogen poor environments, nitrogen fixing legumes are capable of modifying the microhabitat under their canopies. The objective of this study is to investigate the patterns of association between three legumes and the other species in the area. our hypothesis is that nitrogen fixing legumes In order to test the association between the legumes and other species we considered the areas around the legumes as distinct habitats and we used a null model approach called torus translation, that incorporates the spatial structure of the distribution of the habitats and the species in the area. Five species were negatively associated with *A. anthelmia* and only one species was positively associated. *B. pedicellaris* had ten species negatively associated, while six were positively associated with this leguminous. The species *O. arborea* was the only one that had more species positively associated (eight) than negatively associated (four). The results suggest that the effects of the leguminous over the plant community species might be species-specific, varying according to morphological traits of the leguminous, as well as with the target species.

INTRODUÇÃO

Existe uma conexão de duas vias entre a diversidade de espécies em uma comunidade e as interações que ocorrem entre elas, ou seja, as interações afetam a diversidade local de espécies e a diversidade de espécies altera a natureza das interações. Um grupo de processos com potencial para controlar a diversidade de espécies são as interações positivas (HACKER & GAINES, 1997). Apesar dos efeitos das interações positivas sobre indivíduos e populações serem bem conhecidos, pouco se sabe sobre as consequências da facilitação no nível da comunidade.

Jones e colaboradores (1994) introduziram o termo “engenheiros” para organismos capazes de modular direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outras espécies, causando mudanças no estado físico de fatores bióticos ou abióticos. Tais organismos podem criar, modificar, manter ou destruir habitats para espécies, afetando a organização da comunidade (BADANO *et al.*, 2006). As espécies arbóreas podem alterar o microambiente de radiação e de condições edáficas sob suas copas. A deposição de suas folhas, acumuladas na serapilheira, determina em última instância, principalmente em solos lixiviados, a quantidade de nutrientes disponível. Sendo assim, as árvores podem criar mosaicos com condições ambientais diferentes do entorno, afetando a diversidade de espécies de duas maneiras: (1) provendo habitats que permitam que espécies incapazes de sobreviver no ambiente de entorno sejam mantidas na comunidade, aumentando assim a riqueza de espécies; ou (2) afetando a

abundância das espécies já presentes na comunidade (BADANO & CAVIERES, 2006).

Muitas espécies de leguminosas estabelecem relações de simbiose com rizóbios em nódulos nas raízes e são capazes de fixar nitrogênio em ambientes terrestres (PONS *et al.*, 2007). A maioria do nitrogênio retido nas plantas é incorporado à matéria orgânica no solo durante a decomposição (KNOPS *et al.*, 2002). Efeitos positivos de leguminosas e outras fixadoras de nitrogênio sobre outras espécies são amplamente descritos na literatura (SHUMWAY, 2000; CRAINE *et al.*, 2003; GOMEZ-APARICIO *et al.*, 2004). É provável que em ambientes com deficiência de nitrogênio, leguminosas fixadoras de nitrogênio sejam capazes de modificar o microhabitat sob suas copas, reduzindo a frequência do estresse causado pela limitação desse recurso e criando um habitat distinto do seu entorno.

O objetivo do trabalho é investigar padrões de associação entre as três espécies de leguminosas consideradas e outras espécies não-leguminosas. Nossa hipótese é que espécies leguminosas fixadoras de nitrogênio modificam o seu entorno aumentando a ocorrência de espécies facilitadas por essa condição. Uma espécie positivamente associada com a leguminosa, isto é, encontrada mais vezes sob a leguminosa do que o esperado pelo acaso pode estar sendo facilitada pela maior disponibilidade de recurso sob as leguminosas. Entretanto, o enriquecimento de nitrogênio sob as copas das leguminosas pode também levar a um aumento na competição pelo recurso e espécies com menor habilidade competitiva ocorreriam em menor número sob os ambientes enriquecidos,

mostrando um padrão de associação negativa com a leguminosa. Para a espécie *Andira anthelmia*, que mostrou indícios de atividade alelopática uma associação positiva poderia ser esperada para espécies capazes de tolerar os efeitos da alelopatia, enquanto associação negativa seria esperada para espécies intolerantes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo e descrição das espécies

O presente estudo foi conduzido na Ilha do Cardoso, extremo sul do Estado de São Paulo, em uma Floresta de Restinga Alta localizada na planície litorânea (Fig. 1 – Introdução geral). Nessa floresta, uma parcela permanente de 10,24 ha foi delimitada pelo Projeto “Diversidade, dinâmica e conservação em florestas do Estado de São Paulo: 40 ha de parcelas permanentes (PPSP – Biota / FAPESP nº 1999/ 09635). Originalmente a PPSP fez o censo de todos os indivíduos com mais de 15 cm de perímetro à altura do peito (PAP). Em 2009, o Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais recenseou a parcela, diminuindo o critério de inclusão para 1 cm de diâmetro a altura do peito (DAP), seguindo protocolo descrito em Condit (1998). O banco de dados atual da parcela é composto por cerca de 39428 indivíduos identificados, mapeados e medidos, dos quais 1407 indivíduos são pertencentes ao grupo das leguminosas, composto por seis espécies na área.

Os solos das planícies litorâneas são resultado de sedimentação marinha recente e caracterizam-se pelo alto teor de areia, baixos teores de argila e silte

(ARAÚJO, 1992). De modo geral, na parcela permanente ocorrem dois tipos de solo: (1) Neossolos Quartzarênicos na porção norte, próximo a atual linha da costa, ocupando cerca de 30% da área e (2) Espodossolos no restante da área (GOMES *et al.*, 2007). Espodossolos tropicais da Amazônia apresentaram baixas taxas de mineralização e maior imobilização de N pelos microrganismos, o que acarreta uma disponibilidade limitada de nitrogênio para atividade biológica (Vitousek & Matson, 1988). De fato, estudando a ecofisiologia do uso de nitrogênio das espécies arbóreas na PP-PEIC, Aidar *et al.* (2006) concluíram que o solo da parcela é pobre em nitrogênio de maneira geral.

As espécies de leguminosas presentes na parcela foram: *Abarema brachystachya* (DC.) Barneby & J.W.Grimes, *Abarema langsdorffii* (Benth.) Barneby & J.W.Grimes, *Andira anthelmia* (Vell) J.F. Macbr., *Balizia pedicellaris* (DC.) Barneby & J.W. Grimes, *Hymenolobium janeirense* Kuhlman e *Ormosia arborea* Harms. Entretanto, analisamos apenas três dessas espécies – *A. anthelmia*, *B. pedicellaris* e *O. arborea* – devido ao baixo número de indivíduos nas outras espécies. De acordo com o banco de dados da GRIN (Germplasm Resources Information Network – USDA, 2007), as espécies utilizadas formam nódulos com rizóbios e, portanto, são capazes de fixar nitrogênio atmosférico.

Em um estudo que testou a capacidade de nodulação de leguminosas em campo e em casa de vegetação (através de infecção por rizóbios), a espécie *B. pedicellaris* nodulou tanto em campo, quanto no experimento e a espécie *O. arborea* nodulou apenas no experimento na casa de vegetação (FARIA & LIMA, 1998). Na Guiana Francesa, *B. pedicellaris* nodulou em campo e outras espécies

dos gêneros *Andira* e *Ormosia* também foram capazes de nodular em campo (ROGGY & FREVOST, 1999). Na área de estudo, as espécies *B. pedicellaris* e *A. anthelmia* apresentaram um dos maiores conteúdos de N foliar dentre as espécies estudadas, sugerindo que essa espécie possa estar mobilizando nitrogênio através de simbiose (AIDAR *et al.* 2006). Nesse estudo, entretanto, o conteúdo de N foliar da espécie *O. arborea* foi mais baixo e não diferiu do conteúdo encontrado em não-leguminosas.

Testes de associação espacial

A maioria dos estudos com objetivo de identificar padrões espaciais de árvores utilizam testes com premissas implícitas de que as árvores são independentemente distribuídas em relação aos seus coespecíficos. Uma vez que para a maioria das espécies de árvores ocorre alguma limitação de dispersão das sementes, a distribuição de indivíduos está positivamente relacionada aos seus coespecíficos e, portanto, não é independente, mas sim autocorrelacionada espacialmente (LEGENDRE, 1993). Assim, a premissa básica de independência dos testes estatísticos é violada pelos padrões de reprodução e recrutamento das árvores (HARMS, 1997). Árvores distribuídas em parcelas contíguas não podem ser tratadas como amostras independentes, o que impossibilita a utilização de testes estatísticos usuais, como testes de qui-quadrado e análises de correspondência (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998). Para lidar com o problema da autocorrelação espacial nas análises de distribuição espacial de árvores, Harms (1997) desenvolveu um método, que denominou de translação

toroidal (“torus translation”), baseado em simulações *Monte Carlo* que geram distribuições nulas para indivíduos nos habitats. O mapa de habitat é aleatoriamente movimentado com a forma de um toróide sobre o mapa das posições das árvores – que permanece fixo – mantendo, assim, a estrutura espacial das árvores.

Considerando que as leguminosas fixadoras enriquecem os ambientes sob suas copas, consideramos essas áreas com maior disponibilidade de nitrogênio como habitats distintos dos adjacentes. Utilizamos dados de projeção de copa das leguminosas para gerar um mapa composto por áreas de influência das leguminosas. Uma vez que o banco de dados da PP-PEIC não contém informações sobre a área de influência da copa das árvores, estimamos essa área utilizando as informações de DAP (diâmetro à altura do peito) dos indivíduos.

Estudos de alometria indicam que o DAP de uma árvore está relacionado com a sua altura que, por sua vez, está relacionada com o tamanho da copa (ALVES & SANTOS, 2002; OSUNKOYA *et al.*, 2007). Para estudar a ocorrência de relações entre DAP e área de influência da copa, selecionamos 112 indivíduos, através de amostras balanceadas e estratificadas para abranger a maior variação de DAP e de identidade das espécies. Em campo, medimos o DAP e área de influência da copa das árvores, considerada como uma circunferência, cujo raio foi resultante da média de quatro medidas ortogonais de alcance da copa, a partir do tronco do indivíduo. Através de seleção de modelos por verossimilhança (BOLKER, 2008), definimos a melhor expressão para a

relação raio da copa e diâmetro do tronco contida nos dados. A comparação foi feita entre três modelos distintos, sendo eles:

- I. O valor de Raio da copa não varia em função do DAP.
- II. O valor de Raio da copa varia linearmente com o DAP.
- III. O valor de Raio da copa varia exponencialmente com o DAP.

O modelo I é o modelo mais simples possível, no qual não existe uma relação do valor do raio da copa dependente do DAP da árvore. O modelo II foi resultante de análises exploratórias do gráfico de relação entre DAP e raio da copa e, do subsequente ajuste de uma regressão linear significativa ($p < 0,001$, $r^2 = 0,85$). Já o modelo III é um modelo baseado nas relações entre altura da árvore e largura da copa, encontradas por Osunkoya e colaboradores (2007) estudando a alometria altura – copa para 22 espécies arbóreas.

Estimamos os parâmetros dos três modelos pelo método de verossimilhança e calculamos os valores de AIC (Critério de Informação de Akaike – AKAIKE, 1981) obtidos para cada modelo. O AIC é uma medida da força de evidência contida nos dados para cada um dos modelos, que penaliza os modelos pelo número de parâmetros que possui (HOBBS & HILBORN, 2006). Calculamos a diferença nos valores de AIC entre cada modelo e o melhor modelo (aquele que possui o menor valor de AIC), obtendo valores de ΔAIC (JOHNSON & OMLAND, 2004). Quanto maior o valor de ΔAIC , menor a plausibilidade do modelo e, por convenção, diferenças de ΔAIC maiores que 2 dão suporte ao modelo com menor AIC (BURNHAM & ANDERSON, 2004). O modelo III de relação exponencial foi o modelo mais plausível, mostrando o menor valor de

AIC ($AIC_3 = 0,0$, $AIC_2 = 3,5$ e $AIC_1 = 213,5$). Os parâmetros estimados no modelo III resultaram na seguinte equação exponencial de relação DAP–Copa ***Raio da copa = 0,047 x (DAP)^{0,8}***.

As três espécies de leguminosas (*Andira anthelmia*, *Balizia pedicellaris* e *Ormosia arborea*) foram analisadas separadamente. Obtivemos a área total de influência da leguminosa utilizando as informações de DAP para estimar a área de projeção da copa, descritas anteriormente. Dentro dessas áreas de influência da leguminosa, calculamos a densidade relativa de indivíduos para todas as espécies presentes, ou seja, a proporção de indivíduos pertencentes a cada uma das espécies encontradas em relação a todos os indivíduos na área.

Através da translação aleatória dessas áreas de influência sobre o mapa de distribuição de indivíduos geramos um modelo nulo de distribuição de densidades relativas. A cada translação, geramos um mapa simulado com a translocação das áreas de influência das copas originais e calculamos a densidade relativa para todas as espécies. As aleatorizações foram repetidas 1000 vezes. Se, para alguma espécie, a densidade relativa de indivíduos observada foi mais extrema que 95% das densidades relativas simuladas consideramos a espécie estatisticamente associada (HARMS *et al.* 2001). Sendo assim, a espécie foi considerada positivamente associada com o “habitat leguminosa” se a densidade relativa simulada foi menor que a densidade relativa observada em uma proporção maior ou igual a 0.95. Por outro lado, a espécie foi considerada negativamente associada se a proporção em que as densidades relativas simuladas foram maiores que a observada foi maior ou igual a 0.95.

Ainda utilizando translações toroidais, testamos os padrões de associação de cada espécie de leguminosa com os diferentes tipos de solo encontrados na área, seguindo o mesmo algoritmo de Harms *et al.* (2001). O objetivo dessa análise foi garantir que os padrões de associação encontrados entre as leguminosas e outras espécies não fossem resultantes de compartilhamento ou diferenciação de habitats entre as espécies. A metodologia utilizada foi semelhante à descrita anteriormente, com a diferença que os habitats aqui considerados foram os quatro tipos de solo encontrados na parcela classificados por Gomes e colaboradores (2007). Os resultados dessa análise demonstraram que nenhuma das três espécies de leguminosas está associada com algum dos tipos de solo encontrados na parcela (Fig. 1). Os códigos em linguagem R utilizados em todas as análises encontram-se disponíveis no site wiki do LABTROP, no seguinte endereço: http://ecologia.ib.usp.br/labtrop/doku.php?id=labtrop:03_equipe:julia:projeto.

Fig. 1. Mapa da distribuição dos indivíduos das três espécies de leguminosas nos diferentes tipos de solo presentes na parcela permanente.

RESULTADOS

Para cada uma das espécies de leguminosa o número de associações bem como a identidade das espécies variaram. Enquanto *A. anthelmia* apresentou apenas seis espécies associadas, das quais cinco eram associações negativas, a espécie *B. pedicellaris* apresentou 16 espécies, das quais nove foram negativas. (Tabela 1). A espécie *O. arborea*, por sua vez, apresentou 12 espécies associadas,

das quais apenas quatro foram negativas (Tabela 1). Portanto, *A. anthelmia* e *B. pedicellaris* tenderam a apresentar mais espécies associadas negativamente e *O. arborea* mostrou um número relativamente maior de associações positivas.

A espécie *Byrsonima ligustrifolia* apareceu associada com mais de uma espécie de leguminosa – associação negativa com *A. anthelmia* e *B. pedicellaris* (Tabela 1). Outra espécie que se mostrou associada negativamente com mais de uma espécie de leguminosa foi *Ilex theezans*, com *B. pedicellaris* e *O. arborea* (Tabela 1). Todas as demais espécies ocorreram associadas exclusivamente com uma das espécies de leguminosa (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies associadas com cada uma das leguminosas e sinal da associação. Apresentamos a densidade de indivíduos de cada espécie por hectare calculado para a parcela como um todo, seguida da densidade de indivíduos observada na área de projeção da copa da leguminosa em questão e da densidade média encontrada para a simulação do *Torus*. . O valor de p equivale à diferença entre a proporção total de simulações (1) e a proporção de vezes em que o valor foi mais extremo ($\alpha = 0.05$) que o observado. Considerando esse valor de α crítico, se os valores extremos simulados foram menores que o observado, consideramos a associação positiva e se os valores extremos foram maiores que o observado, o tipo de associação foi negativa.

	Parcela	Projeção da Copa	Simulação <i>Torus</i>		Associação	
<i>Andira anthelmia</i>	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade média (ha ⁻¹)	Sd	p	
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss (Malpighiaceae)	42.08	15.32	43.59	11.01	0.009	negativa
<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D.Legrand (Myrtaceae)	27.86	12.90	28.87	6.31	0.021	negativa
<i>Miconia chartacea</i> Triana (Melastomataceae)	9.26	0.81	9.51	3.88	<0.001	negativa
<i>Rudgea villiflora</i> Schum. ex Standl. (Rubiaceae)	5.82	0.81	5.97	2.77	0.007	negativa
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. (Anacardiaceae)	36.45	12.90	37.78	7.60	0.002	negativa
<i>Ocotea pulchella</i> Mart. (Lauraceae)	6.87	12.10	7.08	3.09	0.001	positiva
<i>Balizia pedicellaris</i>						
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> A. Juss (Malpighiaceae)	42.08	21.23	41.88	9.19	0.005	negativa
<i>Clusia criuva</i> Cambess. (Clusiaceae)	5.92	1.18	5.87	2.11	0.002	negativa
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC. (Chrysobalanaceae)	11.35	3.54	11.34	3.74	0.006	negativa
<i>Ilex pseudobuxus</i> Reissek (Aquifoliaceae)	6.97	1.18	6.95	2.83	0.002	negativa
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek (Aquifoliaceae)	40.94	14.74	40.73	10.65	0.000	negativa
<i>Mollinedia schottiana</i> Perkins (Monimiaceae)	16.60	7.08	16.53	4.58	0.004	negativa
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum (Myrtaceae)	3.15	0.59	3.14	1.42	0.008	negativa
						(cont.)

	Parcela	Projeção da Copa	Simulação <i>Torus</i>		Associação	
<i>Balizia pedicellaris</i>	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade média (ha ⁻¹)	Sd	<i>p</i>	
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess. (Theaceae)	19.18	7.08	19.14	4.74	0.001	negativa
<i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Baill. (Melastomataceae)	4.58	0.00	4.55	3.13	0.000	negativa
<i>Aiouea saligna</i> Meisn. (Lauraceae)	4.68	7.67	4.64	1.58	0.013	positiva
<i>Alibertia myrciifolia</i> K. Schum. (Rubiaceae)	26.62	37.74	26.48	5.02	0.007	positiva
<i>Amaioua intermedia</i> Mart. (Rubiaceae)	108.87	154.51	108.37	10.71	<0.001	positiva
<i>Ocotea aciphylla</i> (Nees) Mez (Lauraceae)	47.71	67.23	47.41	7.05	0.001	positiva
<i>Ocotea dispersa</i> (Nees) Mez (Lauraceae)	37.79	51.90	37.58	6.35	0.008	positiva
<i>Schefflera angustissima</i> (Marchal) Frodin (Araliaceae)	105.82	127.97	105.35	11.13	0.012	positiva
<i>Ormosia arborea</i>						
<i>Geonoma schottiana</i> Mart. (Arecaceae)	209.26	91.85	212.91	43.56	0.016	negativa
<i>Gomidesia affinis</i> (Cambess.) D. Legrand (Myrtaceae)	27.86	5.74	28.31	11.97	0.015	negativa
<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek (Aquifoliaceae)	40.94	8.61	41.64	17.96	0.010	negativa
<i>Rudgea sp.</i> (Rubiaceae)	16.32	0.00	16.65	9.07	<0.001	negativa
<i>Andira anthelmia</i> (Vell.) J.F.Macbr. (Fabaceae)	41.22	51.67	42.26	13.36	0.011	positiva
<i>Aparisthium cordatum</i> (A. Juss.) Baill. (Euphorbiaceae)	35.02	51.67	35.44	14.24	0.007	positiva
<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes (Fabaceae)	14.03	22.96	14.19	8.03	0.010	positiva
<i>Cybianthus peruvianus</i> (A. DC.) Miq (Myrsinaceae)	5.25	11.48	5.44	4.80	0.012	positiva
						(cont.)

	Parcela	Projeção da Copa	Simulação <i>Torus</i>		Associação	
<i>Ormosia arborea</i>	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade (ha ⁻¹)	Densidade média (ha ⁻¹)	Sd	<i>p</i>	
<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral (Myrtaceae)	4.58	11.48	4.68	4.39	0.006	positiva
<i>Ouratea parviflora</i> (A. DC.) Baill. (Ochnaceae)	60.11	77.50	61.55	25.29	0.034	positiva
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl. (Myrsinaceae)	6.49	20.09	6.48	5.56	<0.001	positiva
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) A. DC. (Bignoniaceae)	2.29	11.48	2.33	7.57	0.035	positiva

Nos gráficos a seguir foram plotadas as projeções de copa de cada indivíduo da leguminosa em questão na parcela e a localização espacial dos indivíduos da espécie alvo, a fim de exemplificar os tipos de associação mostrados. Na figura 2 é possível notar que os indivíduos de *T. brasiliensis* tendem a ocorrer fora das áreas de projeção da copa de *B. pedicellaris*, e de fato essa espécie mostrou-se negativamente associada com *B. pedicellaris* nas análises do *Torus* (Tabela 1). Já na figura 3 é ilustrada a associação positiva entre indivíduos de *A. cordatum* e a leguminosa *O. arborea*.

Figura 2. Distribuição espacial dos indivíduos de *T. brasiliensis* em relação aos indivíduos da leguminosa *B. pedicellaris* e suas projeções de copa, ilustrando um caso de associação negativa.

Figura 3. Distribuição espacial dos indivíduos de *A. cordatum* em relação aos indivíduos da leguminosa *O. arborea* e suas projeções de copa, ilustrando um caso de associação positiva.

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados no presente estudo indicam que as interações entre as espécies podem ser importantes na composição espacial da comunidade. Para cada uma das espécies de leguminosa o número de espécies associadas, bem como a identidade das mesmas foi distinto. Isso indica que não apenas a identidade das leguminosas pode influenciar os padrões espaciais da

comunidade, pois a composição das espécies também pode alterar os padrões de associação das espécies.

Os resultados obtidos nesse capítulo para *A. anthelmia* – quase todas as espécies associadas negativamente – combinados com a menor densidade de espécies e de indivíduos encontrada nas análises do capítulo anterior pode indicar uma possível atividade alelopática, que pode estar beneficiando *O. pulchella*, a única espécie positivamente associada com a mesma. Isso porque espécies intolerantes aos compostos alelopáticos podem ser excluídas de áreas sob influência de *A. anthelmia*, enquanto espécies tolerantes, com habilidade competitiva provavelmente menor que a de outras espécies, seriam beneficiadas.

Embora sob as copas de *B. pedicellaris* tenha sido encontrada uma maior densidade de espécies tanto no estrato inferior (Cap 1 – Fig. 2) como no estrato superior (Cap. 1 – Fig 3), nas análises de associação do presente capítulo houve um maior número de espécies negativamente associadas com *B. pedicellaris* do que positivamente associadas.

Para revelar os efeitos da facilitação sobre a manutenção da diversidade é necessário ir além de comparações entre pares de espécies para descobrir propriedades que podem emergir quando muitas espécies crescem juntas (VERDÚ & VALIENTE-BANUET, 2008). As comunidades de plantas devem ser tratadas como assembléias integradas de espécies nas quais um contínuo de relações independentes e interdependentes existe (LORTIE *et al.*, 2004). Esses autores propõem o conceito da comunidade integrada, cuja estrutura é determinada por processos estocásticos, tolerâncias específicas das espécies às

condições abióticas locais, interações positivas e negativas diretas e indiretas entre plantas e interações com outros organismos. O presente estudo demonstra que as interações locais são importantes na estruturação e composição da comunidade estudada. As espécies de leguminosas podem estar funcionando como “engenheiras”, alterando o microhabitat em seu entorno e, influenciando, assim, a distribuição de algumas espécies no ambiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKAIKE, H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics* 16: 3-14.
- ALVES, L.F. & SANTOS, F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain Forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 245-260.
- AIDAR, M.P.M. et al. Ecofisiologia do uso de nitrogênio em espécies arbóreas. In: Biota FAPESP. 4º Relatório Temático do Projeto Parcelas Permanentes – Parte IV: Processos e Padrões Ecológicos. Piracicaba, 2006.
- ARAÚJO, D.S.D. 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: Coastal plant communities of Latin America (Seeliger, U., coord.). Academic Press, New York, p. 337-347.
- BADANO, E.I., JONES, C.G., CAVIERES, L.A. & WRIGHT, J.P. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* 115: 369 – 385.
- BADANO, E.I. & CAVIERES, L.A. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* 33: 304-313.
- BOLKER, B.M. 2008. *Ecological models and data in R*. Princeton: Princeton University Press.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261-304.
- CONDIT, R. 1998. *Tropical Forest Census Plots*. Berlin: SpringerVerlag.

- CRAINE, *et al.* 2003. The role of plant species in biomass production and responde to elevated CO₂ and N. *Ecology Letters*:6: 623.
- FARIA, S.M. & LIMA, H.C. 1998. Additional studies of the nodulation status of legume species in Brazil. *Plant and Soil* 200: 185-192.
- GOMES, F.H. *et al.* 2007. Solos sob vegetação de restinga na Ilha do Cardoso (SP). I – Caracterização e classificação. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 31: 1563-1580.
- GÓMEZ-APARICIO, L. *et al.* 2004. Applying plant facilitation to Forest restoration: a meta analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- HACKER, S.D. & GAINES, S.D. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78: 1990-2003.
- HARMS, K.E. 1997. *Habitat-specialization and seed dispersal limitation in a Neotropical Forest*. Princeton, USA, Faculty of Princeton. Tese de doutorado, 236 p.
- HARMS, K.E., CONDIT, R, HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959.
- HOBBS, N.T. & HILBORN, R. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications* 16: 5-19.
- JOHNSON, J.B. & OMLAND, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- KNOPS, J.M.H., BRADLEY, K.L. & WEDIN, D.A. 2002. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters* 5: 454-466.
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical ecology. The Netherlands: Elsevier Science BV.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. 2007. Nearest-neighbor tree species combinations in tropical forest: the role of chance, and some consequences of high diversity. *Oikos* 116: 377-386.
- LORTIE *et al.* 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.

- OSUNKOYA, O.O. *et al.* 2007. Comparative height-crown allometry and mechanical design in 22 tree species of Kuala Belalong rainforest, Brunei, Borneo. *American Journal of Botany* 94: 1951-1962.
- PARDI, M.M. 2007. Espécies arbustivo-arbóreas em clareiras e micro-sítios de luz em 5,12 ha de Floresta de Restinga na Ilha do Cardoso, São Paulo. Piracicaba: Esalq. Dissertação de mestrado
- PONS, T.J. *et al.* 2007. Symbiotic nitrogen fixation in a tropical rainforest: ^{15}N natural abundance measurements supported by experimental isotopic enrichment. *New Phytologist* 173: 154-167.
- ROGGY, J.C. & FRÉVOST, M.F. 1999. Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana: a taxonomic and ecological approach. *New Phytologist* 144: 283-294.
- SHUMWAY, S.W. 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124: 138-148.
- VERDÚ, M. & VALIENTE-BANUET, A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* 172
- VITOUSEK, P.M. & MATSON, P.A. 1988. Nitrogen transformations in a range of tropical forest soils. *Soil, Biology and Biochemistry* 20: 361-367.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De maneira geral, os resultados obtidos pelo presente estudo demonstram que apesar de pertencerem ao mesmo grupo funcional, o das leguminosas fixadoras de nitrogênio, as espécies aqui estudadas mostraram padrões distintos de interações com outras espécies. Diferenças nas características morfológicas e fisiológicas entre as leguminosas podem influenciar diferentemente as espécies que interagem no sistema, bem como a composição de espécies da comunidade pode ser importante no balanço final das interações. Estudos observacionais são importantes para buscar padrões e caminhos promissores para entender como se dão as interações entre espécies em dado ecossistema.