

Competição entre Fabaceae e plantas vizinhas em fragmento de Cerrado Denso

ANDRÉ RODRIGO RECH¹, ANNA ABRAHÃO¹, CLEITON BREDER ELLER¹, LUCIANA FRANCI¹, MARIANA REIS¹

Relações entre Fabaceae e outras plantas do Cerrado

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Caixa postal 6109, Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP, 13083-970 Campinas, SP, Brasil.

RESUMO (Competição entre Fabaceae e plantas vizinhas em um fragmento de Cerrado) Nos cerrados o nitrogênio (N) é um nutriente limitante, e, existem espécies de Fabaceae que fixam esse nutriente, o qual pode ser disponibilizado para outras plantas. No entanto, as conseqüências desse processo na comunidade ainda são pouco conhecidas. Nesse contexto, avaliamos a correlação entre a biomassa de Fabaceae e a biomassa de outras espécies, bem como o número de espécies e a concentração de abundância. Nossa hipótese inicial de que haveria facilitação pelas Fabaceae não foi corroborada pelos resultados. Não houve correlação entre a biomassa de Fabaceae e número de espécies ou concentração de abundância. No entanto, houve correlação negativa entre a biomassa de Fabaceae e biomassa de outras espécies, o que aponta para uma predominância em interações competitivas entre Fabaceae e espécies espacialmente próximas. Não houve correlação entre a biomassa de Fabaceae e a abertura de dossel, portanto descartamos o sombreamento como principal responsável por esse padrão encontrado. Sugerimos que tal padrão seja atribuído à vantagem competitiva das Fabaceae, proveniente de sua capacidade de fixar nitrogênio. Plantas fixadoras de nitrogênio produzem fosfatases, enzimas mobilizadoras de fósforo, em maior quantidade do que plantas que não fixam esse nutriente. Desse modo, concluímos que a presença de Fabaceae não cria locais favoráveis para os indivíduos vizinhos, pelo contrário, há relação negativa entre biomassa de Fabaceae e a biomassa de outras plantas co-ocorrentes.

Palavras-chave: Fixação de nitrogênio, interações competitivas, leguminosas, biomassa.

Introdução

Ao longo da história o incremento de evidências acerca da estruturação espacial em plantas corroborou o entendimento de comunidades vegetais como complexos de espécies em interação. Entre essas evidências está o confronto de modelos nulos com as distribuições reais das espécies, demonstrando que em geral a ocupação do espaço pelas plantas é diferente do acaso (Silvertown *et al.* 2006). Nesse contexto, competição (Matthiessen *et al.* 2010), alelopatia (Inderjit & Callaway 2003) e facilitação (Callaway 1995) estão entre os processos que majoritariamente contribuem para a organização de comunidades de plantas. Tais processos podem ser simultâneos ou isolados temporal e espacialmente (Callaway 1995). De maneira geral, o equilíbrio entre facilitação e competição parece variar com o estágio de vida (Chapin *et al.* 1994, Pugnaire *et al.* 1996), a fisiologia (Callaway *et al.* 1996, Holmgren *et al.* 1997), as interações indiretas (Miller 1994) e a intensidade de estresse abiótico sob o qual as espécies ocorrem (Bertness & Callaway 1994).

Em diferentes ambientes podem ser encontradas plantas babás (do inglês, *nurse plants*) às quais se associam plântulas de outras espécies. No entanto, não se vê a mesma associação entre adultos de espécies beneficiadas e babás, o que demonstra que o equilíbrio entre facilitação e competição varia ao longo da ontogenia das espécies em interação. De maneira geral parece haver facilitação quando os beneficiados são jovens e à medida que crescem, com aumento das demandas, a relação parece se encaminhar para competição (Callaway & Walker 1997).

A dinâmica facilitação-competição pode também ser afetada pela intensidade do estresse biótico que as plantas estão sujeitas. Bertness e Callaway (1994) propuseram que a importância da facilitação é positivamente relacionada com aumento do estresse biótico ou abiótico. Em contrapartida, os mesmos autores propõem que em ambientes com baixa intensidade de estresse a competição assumiria um papel mais relevante. Nesse sentido, complexas combinações de interações positivas e negativas entre plantas são amplamente distribuídas em todos os biomas (Callaway 1995).

No Cerrado, algumas condições como o fogo, a sazonalidade de precipitação e o déficit nutricional criam em conjunto situações restritivas ao estabelecimento de muitas espécies de plantas. Dentre as situações restritivas, a disponibilidade de nitrogênio é um fator limitante para o desenvolvimento de plantas no Cerrado (Bustamante *et al.* 2006). Diversas plantas possuem associações com bactérias diazotróficas, o que permite que haja maior aquisição de recurso. Nos últimos anos, houve um aumento no número de descrições de espécies com associação com bactérias fixadoras de nitrogênio no Cerrado (Reis *et al.* 2010). Algumas espécies fixadoras de nitrogênio foram descritas como facilitadoras, mas também houve indícios de competição entre elas e as espécies beneficiadas (Walker & Chapin 1987, Walker & Vitousek 1991).

Nesse contexto, assumimos as premissas de que nos cerrados o nitrogênio é um nutriente limitante e que as espécies de Fabaceae estudadas realizam fixação biológica desse nutriente. Em decorrência da capacidade de fixar nitrogênio, as Fabaceae apresentam maior concentração de nitrogênio em seus tecidos do que plantas que não fixam esse nutriente (Vitousek *et al.* 2010). Assim, na ausência de retranslocação, a decomposição de seus tecidos leva ao aumento da disponibilidade de nitrogênio nas proximidades da planta.

Dessa forma, propusemos que poderia ocorrer facilitação de Fabaceae para outras espécies e assim, áreas com maior biomassa de Fabaceae apresentariam maior biomassa de espécies co-ocorrentes em função do aumento da disponibilidade de nitrogênio no solo. Ainda, esperamos que a biomassa de Fabaceae leve à diminuição do número de espécies em função do aumento na fertilidade do solo (modelo de Lambers *et al.* 2010). Esperamos também que a maior disponibilidade de nutrientes possibilitasse a existência de uma quantidade maior de indivíduos próximos às Fabaceae (Stevens & Carson 1999). Caso o número de espécie diminua e a abundância aumenta esperamos aumento na concentração da abundância de indivíduos nas espécies próximas às Fabaceae.

Materiais e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no município de Itirapina (22°00'-22°15'S e 47°45'-48°00'W), estado de São Paulo, durante o mês de Janeiro de 2011, em um fragmento de cerrado denso denominado Valério. O clima da região é classificado como Mesotérmico com inverno seco, com forte sazonalidade de precipitação. A pluviosidade média varia entre 1400-1600 mm e a temperatura média é de 21,5° C. O solo é do tipo Neossolo Quartzarênico, caracterizado pela textura arenosa e baixo teor de matéria orgânica (Sano *et al.* 2008).

Coleta de dados

A coleta dos dados foi realizada em 64 parcelas permanentes contíguas de 5x5 m cada, totalizando uma área de 0,16 ha. Registramos a altura total, o diâmetro à altura do solo (DAS) e a espécie de todos os indivíduos com DAS superior à 3 cm. Registramos a abertura do dossel em cada parcela utilizando um densiômetro convexo.

Análise de dados

Para calcular a biomassa de cada indivíduo, utilizamos o volume cilíndrico multiplicado pela densidade média da madeira de plantas lenhosas do Cerrado (0,65 g.cm⁻³, Scholz *et al.* 2008). A biomassa de Fabaceae (BF) foi descontada da biomassa total da parcela (BT), obtendo BT-BF. Registramos o número de espécies por parcela para verificar se há correlação à BT-BF. Utilizamos o Índice de Simpson para calcular a concentração de abundância, o qual foi submetido a um teste de correlação com BT-BF.

A fim de verificar se a biomassa total (BT-BF), biomassa de Fabaceae, número de espécies e concentração de abundância estavam espacialmente estruturadas, utilizamos uma análise de autocorrelação com o programa GS⁺ (Gamma Design Software 2004). As variáveis com distribuição aleatória foram submetidas ao teste não-paramétrico de correlação de Spearman no software STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc. 2008). Como as variáveis foram testadas em pares, usamos a correção de Bonferroni para evitar a ocorrência de erro do tipo I.

Para verificar se as correlações encontradas foram relacionadas à biomassa de Fabaceae ou à de árvores grandes independente de suas espécies, realizamos um teste *a posteriori* correlacionando

a biomassa de árvores grandes às demais variáveis operacionais. O ponto de corte das árvores grandes (BG, biomassa ≥ 55 kg) foi obtido por meio do diagrama de rol. Para o teste de correlação entre a biomassa total (BT) e a biomassa de árvores grandes, a biomassa de árvores grandes foi descontada da biomassa total (BT-BG). Realizamos outro teste *a posteriori* correlacionando a biomassa de Fabaceae e árvores grandes com a abertura de dossel (arcosseno).

Resultados

Nenhuma das variáveis analisadas foi espacialmente estruturada (Figura 1). Verificamos correlação negativa entre a biomassa de Fabaceae e a BT-BF ($r_s = -0,268$, $p = 0,032$) e não houve correlação entre a biomassa de árvores grandes e BT-BG ($r_s = -0,150$, $p = 0,236$). A biomassa de Fabaceae por parcela variou entre 3,97kg e 733,7kg e a BT-BF por parcela variou de 55,57kg a 3457,08kg, a biomassa de árvores grandes por parcela variou de 59,59kg a 3587,89 kg e a BT-BG por parcela variou de 28,31kg a 1036,97kg.

Também não encontramos correlação do número de espécies com a biomassa de Fabaceae (Tabela 1). Não houve correlação entre a biomassa de Fabaceae e a abertura de dossel, entretanto encontramos correlação negativa entre a biomassa de árvores grandes e a abertura de dossel.

Discussão

Estudos recentes que fornecem evidências de combinações complexas entre interações positivas e negativas frequentemente encontram um processo enquanto procuravam por outro (Callaway & Walker 1997). De maneira análoga, esperávamos encontrar predominância de interações positivas entre Fabaceae e outras espécies e, no entanto, observamos uma correlação negativa entre a biomassa de Fabaceae e a de outras espécies. Tal fato indicou que a presença de Fabaceae pode inibir a acumulação de biomassa de outras espécies próximas.

A ausência de correlação entre a biomassa de Fabaceae e o número de espécies ou à concentração de abundância, levou-nos a refutar as duas outras hipóteses. Estudos como os de Walker & Chapin (1987) e Walker & Vitousek (1991), com duas espécies fixadoras de nitrogênio, ilustram que a fixação de nitrogênio pode facilitar a germinação e estabelecimento de outras

espécies via liberação de nitrogênio no solo. Embora em geral a disponibilidade de nutrientes seja inversamente relacionada ao número de espécies (Lambers et al 2010), tal padrão não foi observado em nossos resultados. Possivelmente essa relação seja melhor evidenciada em escalas espaciais maiores. Nos estudos citados acima, as espécies descritas como facilitadoras foram posteriormente consideradas competidoras das espécies beneficiadas quando as condições abióticas se tornaram mais severas.

Considerando que a ausência de correlação entre a biomassa de Fabaceae e as variáveis estudadas pudesse ser um artefato do maior tamanho médio das Fabaceae, testamos a correlação entre biomassa de árvores grandes e pequenas. No entanto, a ausência dessa correlação refutou essa idéia. Quanto à luz, alguns autores defendem que a competição por luz não é importante em interações competitivas entre plantas em ambientes pobres em nutrientes (Aerts 1999), nossos resultados concordam com essas afirmações, pois a ausência de correlação entre a abertura de dossel e a biomassa de Fabaceae indica que o sombreamento provavelmente não é a causa pela qual as Fabaceae inibem o acúmulo de biomassa em plantas vizinhas.

Considerando a importância da disponibilidade de nutrientes nas interações competitivas subterrâneas de plantas (Casper & Jackson 1997), o modelo teórico proposto por Houlton *et al.* (2008) ajuda a explicar a correlação negativa entre Fabaceae e a biomassa de plantas vizinhas que encontramos. Segundo o modelo, plantas fixadoras de nitrogênio produzem fosfatases, enzimas mobilizadoras de fósforo, em maior quantidade do que plantas que não fixam esse nutriente (Houlton *et al.* 2008). Essa capacidade pode lhes conferir vantagem competitiva e consequentemente aumentar suas taxas de crescimento e sobrevivência em ambientes limitados em nitrogênio, como o Cerrado (Houlton *et al.* 2008, Bustamante *et al.* 2006). Além disso, poderia diminuir a disponibilidade de fósforo para plantas próximas. Outros estudos de interações interespecíficas entre plantas também atribuem ao consumo de nutrientes a explicação para as interações competitivas observadas (Tilman 1989).

Concluimos que a presença de Fabaceae não cria locais favoráveis para os indivíduos vizinhos, pelo contrário, há relação negativa entre biomassa de Fabaceae e a biomassa de outras plantas coocorrentes. Esse efeito negativo parece não decorrer do sombreamento causado pelas Fabaceae. No entanto, o número de espécies próximas às Fabaceae, bem como a concentração de abundância de espécie, não são afetados pela presença de Fabaceae.

Referências bibliográficas

- AERTS, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 330: 29-37.
- BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R.M.. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191–193.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61:306–349.
- CALLAWAY, R.M., DELUCIA, E.H., MOORE, D. & NOWAK, R., SCHLESINGER, W.H. 1996. Competition and facilitation: contrasting effects of *Artemisia tridentata* on *Pinus ponderosa* and *P. monophylla*. *Ecology* 77:2130–2141.
- CALLAWAY, R.M. & WALKER, L.R. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78(7): 1958–1965
- CASPER, B.B. & JACKSON R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:545-570.
- CHAPIN, F.S., WALKER, L.R. FASTIE, C.L. & SHARMAN, L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64:149–175.
- GAMMA DESIGN SOFTWARE. 2004. GS⁺. Geostatistics for the Environmental Sciences. Gamma Design Software, Plainwell. Michigan USA.
- HOLMGREN, M., SCHEFFER, M. & HUSTON, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966–1975.

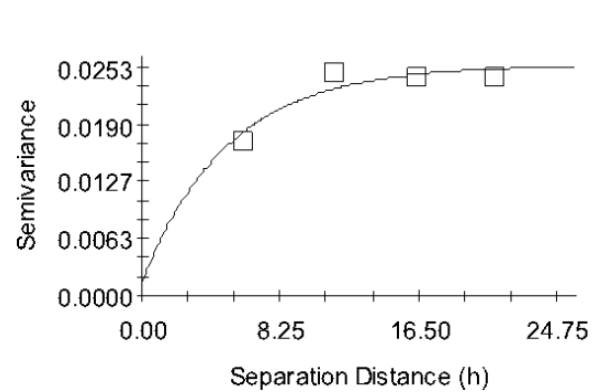
- HOULTON, B.Z., WANG, Y.P., VITOUSEK, P.M. & FIELD, C.B. 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* 454: 323-330.
- INDERJIT & CALLAWAY, C.M. 2003. Experimental designs for study of allelopathy. *Plant and Soil* 256: 1-11.
- MATTHIESSEN, B., MIELKE, E. & SOMMER, U. 2010. Dispersal decreases diversity in heterogeneous metacommunities by enhancing regional competition. *Ecology* 91:2022–2033.
- MILLER, T. E. 1994. Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *American Naturalist* 143:1007–1025.
- PUGNAIRE F.I., HAASE P., PUIGDEFABREGAS J., CUETO M., CLARK S.C. & INCOLL L.D. 1996. Facilitation and sucession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa* in a semiarid environment in southeast Spain. *OIKOS* 76: 455-464.
- REIS, F.B.JR., SIMON, M.F., GROSS, E., BODDEY, R.M., ELLIOTT, G.N., NETO, N.E., LOUREIRO, M.F., QUEIROZ, L.P., SCOTTI, M.R., CHEN, W.M., NORÉN, A., RUBIO, M.C., FARIA, S.M., BONTEMPS, C., GOI, S.R., YOUNG, J.P.W., SPRENT, J.I. & JAMES E.K. 2010. Nodulation and nitrogen fixation by *Mimosa* spp. in the Cerrado and Caatinga biomes of Brazil. *New Phytologist* 186: 934–946.
- SCHOLZ F.G., BUCCI S.J., GOLDSTEIN G., MEINZER F. C., FRANCO, A.C. & SALAZAR, A. 2008. Plant and stand-level variation in biophysical and physiological traits along tree density gradients in the Cerrado. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20(3):217-232.
- SANO, S.M., ALMEIDA, S.T. & RIBEIRO, J.F. 2008. Cerrado: Ecologia & Flora. Volume 1. Embrapa Informação tecnológica, Brasília.
- SILVERTOWN, J., MCCONWAY, K., GOWING, D. DODD, M., FAY, M.F., JOSEPH J.A. & DOLPHIN K. 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceeding of Royal Society B*. 273: 39–44.
- STATSOFT, INC. (2008). STATISTICA (data analysis software system), version 7. Disponível em www.statsoft.com, acesso em 04/02/2011.

- STEVENS, M.H.H., CARSON, W.P. 1999. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80:455-465.
- WALKER, L. R., CHAPIN, F. S. 1987. Physiological controls over seedling growth in primary succession on an Alaskan floodplain. *Ecology* 67:1508–1523.
- WALKER, L. R., VITOUSEK, P. M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* 72:1449–1455.
- TILMAN, D. 1989. Competition, nutrient reduction and the competitive neighbourhood of a bunchgrass. *Functional Ecology* 3:215-219.
- VITOUSEK, P.M., PORDER, S., HOULTON, B.Z., CHADWICK, O.A. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen – phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20(1): 5-15.
- WILLIAMSON, G. B. 1990. Allelopathy, Koch's postulates, and the neck riddle. *In Perspectives on plant competition* (J. B. GRACE & D. TILMAN, eds.) Academic Press, New York, New York, USA, pp. 143–162.

A)

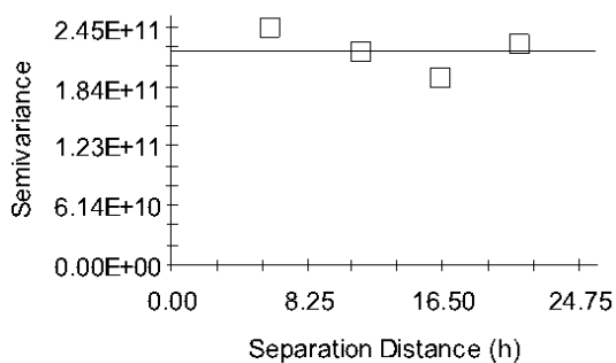
Tabela 1 – Resultados do teste de correlação de Spearman (R_s) para biomassas de parcelas de fragmentos de cerrado em Itirapina, SP. Biomassa de Fabaceae (BF), biomassa total (BT-BF), biomassa de árvores grandes (>55 kg) (BG), biomassa total (BT-BG), número de espécies (NE), abertura de dossel (AD) e índice de Simpson (S). * representa correlação significativa ($p < 0.05$), $n=64$.

Variáveis	R_s	p
BF vs. BT-BF	-0,268	0,032*
BG vs. BT-BG	-0,150	0,236
BF vs. NE	-0,076	0,550
BF vs. AD	-0,173	0,172
BG vs AD	-0,326	0,008*
BG vs S	-0,050	0,691

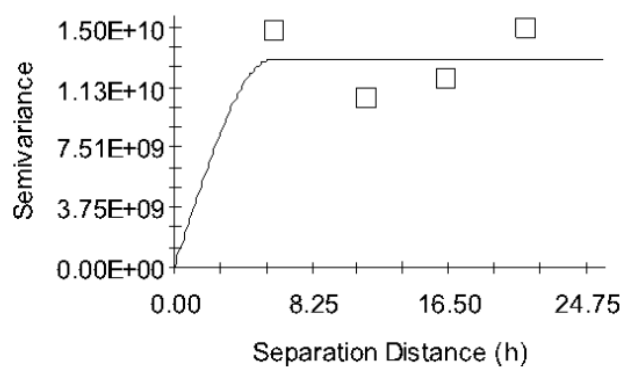


Exponential model ($C_0 = 0.00155$; $C_0 + C = 0.02550$; $A_0 = 5.14$; $r^2 = 0.894$;
RSS = 4.436E-06)

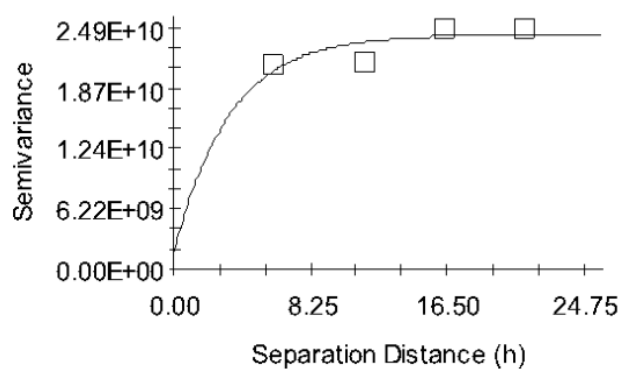
c)



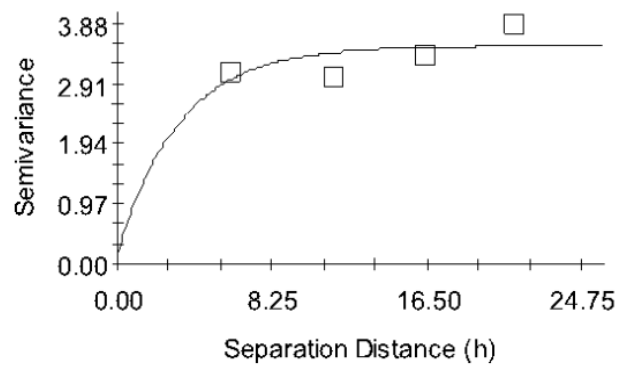
Linear model ($C_0 = 221396227963.79100$; $C_0 + C = 221396227963.79100$; $A_0 = 21.11$; $r^2 = 0.262$; $RSS = 1.40E+21$)



Spherical model ($C_0 = 10000000.00000$; $C_0 + C = 13040000000.00000$; $A_0 = 5.96$; $r^2 = 0.000$; $RSS = 1.49E+19$)



Exponential model ($C_0 = 1790000000.00000$; $C_0 + C = 24210000000.00000$; $A_0 = 3.38$; $r^2 = 0.581$; $RSS = 5.56E+18$)



Exponential model ($C_0 = 0.15000$; $C_0 + C = 3.51800$; $A_0 = 3.29$; $r^2 = 0.296$;
 RSS = 0.323)

Figura 1- Semivariogramas mostrando a autocorrelação espacial entre as variáveis: A) concentração de abundância; B) Biomassa total com as Fabaceae descontadas (BT-F); C) Biomassa total com as árvores grandes descontadas (BT-G); D) Biomassa de Fabaceae; e E) Número de espécies.