

TÚLIO VINICIUS PAES DANTAS

**SUCESSÃO VEGETACIONAL SOBRE SOLO
OLIGOTRÓFICO NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

RECIFE-PE

2013

TÚLIO VINICIUS PAES DANTAS

**SUCESSÃO VEGETACIONAL SOBRE SOLO
OLIGOTRÓFICO NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como pré-requisito para obtenção do título de Doutor em Botânica.

ORIENTADORA:

Dr^a Elcida de Lima Araújo

CONSELHEIROS:

Dr^o Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio

Dr^o Adauto de Souza Ribeiro

RECIFE-PE

2013

TÚLIO VINICIUS PAES DANTAS

**SUCESSÃO VEGETACIONAL SOBRE SOLO OLIGOTRÓFICO NA
FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Banca examinadora:

Prof^ª. Dr^ª. Elcida de Lima Araújo – UFRPE (Titular)

Prof^º. Dr. Bráulio Almeida Santos – UFPB (Titular)

Prof^ª. Dr^ª. Elba Maria Nogueira Ferraz– IFPE (Titular)

Prof^º. Dr. Kleber de Andrade Silva – UFRPE (Titular)

Prof^ª Dr^ª. Carmen Silvia Zickel – UFRPE (Titular)

Prof^ª. Dr^ª. Margareth Ferreira de Sales– UFRPE (Titular)

Prof^º. Dr. Ulysses Paulino de Albuquerque– UFRPE (Titular)

DEDICATÓRIA

*A minha amada esposa Vitalina
Que esteve ao meu lado desde o momento de minha aprovação
na seleção, apoiando e incentivando-me nos momentos fáceis e
difíceis. A ela, que sabe o quanto amo a ciência e o quanto eu
tento me dedicar à família, mesmo nos momentos mais
estressantes*

*E a minha mãe que sempre foi um pilar em minha vida e foi
fundamental na cobrança e incentivo aos estudos*

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Prof^a Elcida por ter dado oportunidade a um desconhecido de concorrer à vaga no programa de doutorado da UFRPE, mesmo sabendo que esse desconhecido poderia vir cheio de vícios e ter muita dificuldade em concluir o curso. Espero que eu não tenha dado tanto trabalho. Muito obrigado professora, por ter cobrado e exigido o máximo de mim, e pelos momentos de orientação e concelhos que levarei por toda a vida.

Ao Prof^o Everardo por ter aceitado ser meu coorientador e ter contribuído muito com discussões sobre os temas e conceitos desta tese. Muito obrigado pelas contribuições nos manuscritos desta tese, e espero que esta parceria dure por muito tempo.

Ao Prof^o Aduino que foi meu mentor desde graduação e termina este ciclo sendo meu coorientador no doutorado. Obrigado por ter aberto as portas da ciência em minha vida e ter contribuído com meu desenvolvimento como professor e amigo.

Aos amigos do LEVEN, todos mesmo, mas principalmente a Josiene, Thiago e Dani, por terem sido meu ponto de apoio nos momentos em que eu estava em Recife e com certeza precisava de amigos para conversar sobre o curso e muitas outras coisas. A Natan e Rodrigo por diversos momentos alegres e algumas cervejas tomadas. Por causa de todos estes amigos, as estadas em Recife sempre foram agradáveis.

Aos colegas de minha turma do doutorado: Gustavo, Valdira, Magda, Patrícia e Lucilene, por terem compartilhado algumas dificuldades do curso e boas palavras de apoio quando os momentos se tornavam mais difíceis.

Meu muito obrigado a meus amigos diversos, e olha que são muitos. Os do condomínio, do RPG, da UFS dos jogos on-line de computador etc. Mas em especial a Jaime Pereira, um amigo que nos deixou precocemente e ao qual me trás muita saudade.

Um agradecimento especial a José Elvino Júnior, por ser um grande amigo e colaborador desta tese. Junto a ele discutimos idéias, fomos a campo, identificamos plantas e bebemos muitas cervejas.

E por fim a toda minha família, de minha parte e da parte de minha esposa Vitalina que foram sempre motivo de alegria nas reuniões. Ao meu pai, pelos momentos de alegria e sofrimento assistindo partidas de futebol junto ao meu time de coração e sempre me dando apoio nos meus estudos.

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I

Tabela 1. Análise química do Neossolo Quartzarênico sob diferentes estádios de regeneração da vegetação nativa no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. (CTC) capacidade de troca catiônica; (SB) soma de bases; (V) saturação de bases.....46

Tabela 2. Número médio de perfilhamentos das espécies de maior densidade amostradas na vegetação perenifolia sobre solos arenosos do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.....47

Tabela 3. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas nas três fases sucessionais da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil, ordenadas decrescentemente pelo Índice do Valor de Importância (VI). DA = densidade absoluta (ind. ha-1); DR = densidade relativa (%); FA = frequência absoluta (%); FR = frequência relativa (%); DoA = Dominância absoluta (m2.ha-1); DoR = Dominância relativa (%)......48

MANUSCRITO II

Tabela 1 – Distribuição espacial de acordo com a estatística univariada O-ring para as espécies dominantes, grupamento de não-dominantes e para o total da vegetação de três áreas. n° - número de indivíduos na amostra; Raio – raio do anel analisado (escala); esp. – número de espécies que compõem o grupamento não-dominante.....74

MANUSCRITO III

Tabela 1. Checklist das espécies encontradas nas moitas das quatro espécies focais amostradas e nas áreas abertas sem moitas, em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.....99

Tabela 2. Número de espécies (S), índice de diversidade de Shannon-Wiener médio (H' ; decits), número de indivíduos (N) e densidade média (ind.m-2) da área aberta e das moitas de diferentes classes de tamanhos (m2) e espécies focais formadoras, em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.....102

Tabela 3. Número de espécies facilitadas, neutras e inibidas, classificadas a partir do Índice Relativo de Interação, pelas moitas de diferentes tamanhos (m2) e espécies focais formadoras em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Para as espécies facilitadas, o valor entre parêntese indica o número de espécies exclusivas das moitas e para as espécies inibidas o valor entre parêntese indica o número de espécies exclusivas das áreas abertas.....103

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO I

Figura 1. Rarefação de espécies para amostragens em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.....51

Figura 2. Dendrograma obtido por análise de agrupamento das parcelas das áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo, pelo método hierárquico da ligação média, com base na matriz de similaridade de Bray-Curtis.....51

Figura 3. Distribuição de indivíduos por classes diamétricas (cm) em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.51

Figura 4. Distribuição de indivíduos por classes de altura (m) em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.....51

MANUSCRITO II

Figura 1 – Modelo ilustrativo da disposição e largura dos raios (r) para as análises espaciais. “a” raios (r) com um metro de largura, para análise da Completa Aleatoriedade Espacial (Teste T1); “b” raios (r) com três metros de largura, para as análises de transitividade da distribuição espacial (Teste T2) e das associações intra e interespecíficas (Teste T3).75

Figura 2 – Diferenças entre as distribuições espaciais em relação ao tempo de sucessão nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” diferença entre as áreas Intermediária e Jovem ($g_{22}(r) - g_{11}(r)$); “b” entre Madura e Jovem ($g_{33}(r) - g_{11}(r)$) e “c” entre Madura e Intermediária ($g_{33}(r) - g_{22}(r)$). linha pontilhada - intervalo de confiança gerado por 999 simulações aleatórias; linha contínua - valores calculados da equação. Valores abaixo do intervalo de confiança indicam menor agregação relativa em anéis de raio (r); valores dentro do intervalo indicam que não houve diferença na distribuição espacial e valores maiores indicam que a distribuição se tornou mais agregada.....75

Figura 3 – Avaliação da interação espacial entre a espécie dominante *Kielmeyera rugosa* e o agrupamento das espécies não-dominantes na área Intermediária das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” indica a relação espacial entre os grupos (g_{23}); valores iguais a 0 indicam não correlação espacial entre os grupos e valores < 0 , segregação. “b” refere-se à ocorrência de interações intra e interespecíficas ($g_{23} - g_{33}$), indicando que *K. rugosa* possui mais vizinhos da mesma espécie que não-dominantes se $g_{23} - g_{33} < 0$, quando $g_{23} - g_{33} = 0$ a vizinhança de *K. rugosa* possui a mesma proporção de co-específicos e hetero-específicos.....75

Figura 4 – Avaliação da interação espacial entre a espécie dominante *Chamaecrista cytisoides* e o agrupamento das espécies não-dominantes no fragmento fechado das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” indica a relação espacial entre os grupos (g_{23}); valores iguais a 0 indicam não correlação espacial entre os grupos e valores < 0 , segregação. “b” refere-se a ocorrência de interações intra e interespecíficas ($g_{23} - g_{33}$), indicando que *C. cytisoides* possui mais vizinhos da mesma espécie que não-dominantes se $g_{23} - g_{33} < 0$, quando $g_{23} - g_{33} = 0$ a vizinhança de *K. rugosa* possui a mesma proporção de co-específicos e hetero-específicos.....75

MANUSCRITO III

Figura 1. Densidade de espécies herbáceas, lenhosas e habitantes de copas (epífitas/parasitas/trepadeiras) em relação aos tamanhos da área aberta e das moitas de *A. arenaria*, *C. laevis*, *K. rugosa* e *H. speciosa* em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.....104

Figura 2. Árvore de ligação da composição das moitas de diferentes tamanhos e espécies focais formadoras, formando grupos com base na similaridade de Bray-Curtis em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Cada subdivisão foi confirmada por análises aleatorizadas do perfil de similaridade em 999 simulações e nível de significância de 0,05.....104

Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) entre as variáveis de abertura de copa: projeção de copa (COPA), cobertura vegetal (COB) e Transmitância (TRANS) em relação ao tamanho das moitas (m²) das diferentes espécies focais em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. “a” moitas de *Allegoptera arenaria*; “b” moitas de *Coccoloba laevis*; “c” moitas de *Kielmeyera rugosa*; “d” moitas de *Hancornia speciosa*.....104

Figura 4. Análise de componentes principais (PCA) entre as variáveis de abertura de copa: projeção de copa (COPA), cobertura vegetal (COB) e Transmitância (TRANS) e os grupos de similaridade em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Símbolos em preto indicam posicionamento central médio dos grupos de similaridade.104

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
RESUMO.....	xii
ABSTRACT.....	xiii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1. Vegetações sobre solos arenosos oligotróficos.....	3
2.1.1. Características ecológicas das áreas de solo arenoso oligotrófico.....	3
2.1.2. Sucessão em solos oligotróficos.....	5
2.2. Distribuição espacial na sucessão.....	8
2.3. Interações positivas de facilitação na organização das comunidades arenosas oligotróficas.....	12
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	17
MANUSCRITO I.....	28
SUCESSÃO VEGETACIONAL EM SOLOS OLIGOTRÓFICOS PÓS-QUEIMADA, ITABAIANA, SERGIPE, BRASIL.....	29
Resumo.....	30
1. Introdução.....	31
2. Material e Métodos.....	32
2.1. Local de estudo.....	32
2.2. Protocolo de amostragem.....	33
2.3. Análise dos dados.....	34
3. Resultados.....	35
3.1. Atributos químicos dos solos.....	35
3.2. Riqueza e similaridade florística.....	35
3.3. Estrutura da vegetação.....	35
4. Discussão.....	36
4.1. Atributos químicos do solo.....	36
4.2. Atributos bióticos: similaridade florística, riqueza e estrutura da comunidade.....	37
5. Conclusão.....	41
Agradecimentos.....	41
Referências.....	42
MANUSCRITO II.....	57
ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS EM UMA VEGETAÇÃO SOBRE SOLO ARENOSO OLIGOTRÓFICO.....	58
Resumo.....	59
Introdução.....	60
Métodos.....	61
Local de estudo.....	61
Amostragem.....	62
Análise dos dados.....	62
Resultados.....	65
Distribuição espacial.....	65
Alterações na distribuição espacial com o tempo de sucessão.....	65
Associações intra e interespecíficas.....	66
Discussão.....	66
Agradecimentos.....	70
Referências.....	70
MANUSCRITO III.....	80

FACILITAÇÕES GENERALISTAS SÃO MAIS COMUNS EM FLORESTAS SOBRE SOLO OLIGOTRÓFICO? O CASO DAS AREIAS BRANCAS DO NORDESTE DO BRASIL	81
Introdução.....	83
Material e métodos.....	84
Local de estudo.....	84
Espécies focais, seleção das moitas e coleta de dados.....	84
Análise de dados.....	85
Resultados.....	86
Espécies focais e as relações de riqueza, abundância e tamanho das moitas.....	86
Facilitação, inibição ou neutralidade das moitas na abundância das espécies.....	87
Plantas focais e as diferenças na composição das moitas.....	87
Análise de cobertura e o efeito na composição das moitas.....	88
Discussão.....	89
Facilitação.....	89
Densidade das plantas componentes das moitas.....	90
Composição das moitas.....	91
Análise de cobertura e o efeito na composição das moitas.....	93
Agradecimentos.....	94
Referências.....	94
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	110
5. ANEXOS.....	112

Dantas, Túlio Vinicius Paes. Drº Universidade Federal Rural de Pernambuco. 13/2013. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina. Elcida de Lima Araújo; Everardo Valadares de Sá Barreto Sampaio; Adauto de Souza Ribeiro.

RESUMO

Estudos sobre sucessão secundária são cada vez mais relevantes frente ao acentuado nível de degradação dos ambientes naturais, porém, em muitos ambientes, tais estudos são escassos, sobretudo em ambientes tropicais de solos arenosos oligotróficos. Este trabalho teve como objetivo entender os processos sucessionais de uma vegetação tropical sobre solos arenosos, comparando o observado, com os modelos de sucessão pré-existentes para áreas oligotróficas temperadas, além de descrever o efeito das interações entre as espécies na dinâmica de colonização dos espaços e da própria sucessão. Foram realizadas três pesquisas, na primeira e segunda, comparou-se a composição florística arbustivo-arbórea, a estrutura da vegetação e as associações espaciais entre espécies dominantes e não dominantes de três fragmentos com diferentes tempos de regeneração pós-fogo (5, 17 e 30 anos) de uma vegetação conhecida como Areias Brancas e localizada no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. No terceiro trabalho avaliou-se a associação entre espécies pioneiras e as demais espécies da comunidade na formação de moitas no fragmento com 17 anos de regeneração. Para os dois primeiros estudos, utilizou-se o método das parcelas para amostragem dos indivíduos com diâmetro de caule ao nível do solo maior que nove centímetros e todos os indivíduos foram referenciados por coordenadas cartesianas em relação a um dos vértices da parcela. A sucessão Areias Brancas obedeceu ao modelo de substituição de espécies e regeneração por recrutamento de sementes, afastando a possibilidade de alto nível de resistência das plantas ao fogo. As distribuições espaciais das espécies indicaram agregações intraespecíficas em pequenas escalas, como provável efeito da distribuição limitada dos propágulos. As espécies dominantes não se distribuíram conforme a Hipótese da Segregação Espacial, e as espécies não-dominantes não se associaram positivamente com as espécies dominantes, excluindo o efeito de interações positivas de facilitação entre espécies arbustivo-arbóreas dominantes e não-dominantes. Para o terceiro estudo, realizou-se censo em moitas formadas a partir de quatro espécies pioneiras e comparou-se com áreas sem estas espécies, avaliando-se o efeito da identidade da espécie pioneira e do sombreamento na composição das espécies das moitas. Verificou-se a existência de relações de facilitações generalistas, que contribuem para a biodiversidade local, e a diferença no potencial de facilitação entre as espécies estudadas.

Palavras-chave: Regeneração, Agregação, Segregação, Facilitação, Sombreamento, Moitas.

Dantas, Túlio Vinicius Paes. Dr^o Universidade Federal Rural de Pernambuco. 12/2012. Vegetational succession on oligotrophic soil in northeastern Atlantic forest. Elcida de Lima Araújo; Everardo Valadares de Sá Barreto Sampaio; Aduino de Souza Ribeiro.

ABSTRACT

Studies about secondary succession are becoming more relevant front of the accentuated level of natural environments degradation, however, in many environments, such studies are scarce, especially in tropical oligotrophic sandy soils. This study aimed to understand the successional processes of tropical vegetation on sandy soils, comparing the found with pre-existing succession models on oligotrophic temperate areas, and describe the effect of interactions between species in the colonization dynamics of space. Three researches were conducted, in the first and second, we compared floristic composition of shrubs and trees, vegetation structure and spatial associations between dominant and non-dominant species of three fragments with different times of post-fire regeneration (5, 17 and 30 years) of a vegetation known as White Sands within the Serra de Itabaiana National Park, Sergipe, Brazil. In the third research evaluated the association between pioneer species and other species of the community in the formation of bushes in the fragment with 17 years of regeneration. For the first two studies, we used the plot method for sampling of individuals with stem diameter at ground level greater than nine centimeters and all individuals were referenced to cartesian coordinates with respect to an apex of the plot. The White Sands succession followed the model species substitution and regeneration recruitment by seed, eliminating the possibility of high levels of plant resistance to fire. The spatial distributions of species showed intraspecific aggregations at small scales, as probable effect of the limited distribution of seedlings. The dominant species is not distributed according to the Hypothesis of Spatial Segregation, and the non-dominant species were not associated positively with the dominant species, excluding the effect of facilitation positive interactions between dominant and non-dominant woody species. For the third study, census was conducted in bushes formed from four pioneer species and compared with areas without these species, evaluating the effect of the identity of pioneer species and species composition in the shade of bushes. Noted the existence of generalist facilitation relations that contribute to local biodiversity, and the difference in potential facilitation among species.

Key-words: Regeneration, Aggregation, Segregation, Facilitation, Shading, Bushes

1. INTRODUÇÃO

Estudos sobre sucessão secundária são cada vez mais relevantes frente ao acentuado nível de degradação dos ambientes naturais, porque permitem evidenciar as mudanças qualitativas sequenciadas na composição e na estrutura da comunidade (SCHULZE et al., 2005; PICKETT et al., 2009). Tais estudos têm por interesse conhecer os mecanismos de regeneração de um ambiente previamente impactado, mas que ainda conserva vestígios da vegetação original e a estruturação dos solos, tentando compreender os processos dinâmicos da renovação das populações, substituição de espécies e ocupação do espaço ao longo do tempo (SHUGART, 2001). O entendimento dos mecanismos de sucessão é importante para o desenvolvimento científico da ecologia e possibilita a implantação de ações mais efetivas para a conservação, recomposição e manejo sustentável das comunidades biológicas (FINEGAN, 1984; REIS et al., 2007).

O entendimento dos processos de regeneração natural dos ecossistemas é fragmentado, possuindo alguns ambientes onde os processos de sucessão são bem conhecidos e descritos, por concentrar maior parte das pesquisas, e outros muito pouco estudados, onde o entendimento da sucessão ocorre pela associação indireta com processos descritos para os ecossistemas mais estudados (VIEIRA e SCARIOT, 2006). Esta falta de estudos sobre sucessão primária ou secundária é especialmente verdadeira em ambientes tropicais sazonalmente secos, com solos arenosos oligotróficos e com vegetação perenifólia (DALY e MITCHELL, 2000).

Nestes ambientes tropicais com solos arenosos oligotróficos, o conhecimento sobre o modo como a sucessão ecológica ocorre é derivado de estudos em áreas oligotróficas temperadas (TILMAN, 1985; BERENDESE, 1998; CHAPIN et al., 2002), com alguns poucos aspectos da sucessão estudados empiricamente nas regiões tropicais, como o efeito da acidez e deficiência de nutrientes nas plantas (LUIZÃO et al., 2007); o incremento temporal de Nitrogênio no solo pela vegetação (MARDEGAN et al., 2007); a eficiência da utilização dos nutrientes pelas plantas (MEDINA e CUERVAS, 2000) e a regeneração inicial pós fogo e corte da vegetação (UHL et al., 1981). Restando lacunas sobre a regeneração de longo prazo nas áreas afetadas por fogo, principal fator de distúrbio nestas vegetações, e sobre as interações entre as espécies de plantas que afetam o processo sucessional.

O capítulo 1 desta tese tem como objetivo descrever o processo sucessional inicial e tardio em áreas arenosas oligotróficas tropicais, perturbadas pela ação do fogo, visando avaliar seu enquadramento nos modelos sucessionais existentes para regiões temperadas e

determinar quais os parâmetros que melhor permitem compreender a dinâmica do processo sucessional destas áreas.

Durante todo o processo sucessional ocorrem interações inter e intraespecífica na comunidade que refletem as condições abióticas do ambiente (PICKETT et al., 1989). Estas interações inter e intraespecíficas podem ser negativas como a competição, ou positivas como a facilitação (CALLAWAY e WALKER, 1997) e o entendimento sobre estas interações podem ajudar a entender parte das variações existentes na composição de espécies e na estrutura e distribuição das populações (HOLMGREN et al., 1997).

Uma das formas de estudo das interações entre as plantas é a análise da distribuição espacial dos indivíduos, visto que, a maioria das plantas são organismos sésseis e portanto são muito dependentes das interações com seus vizinhos (DALE, 2004). Grande parte das espécies distribui de forma agregada em pelo menos alguma escala, e esta agregação é causada por diversos fatores promotores que atuam isoladamente ou em conjunto (SCHENK et al., 2003; WANG et al., 2010). Devido ao efeito da competição, há uma tendência que a agregação das espécies diminua ao longo da sucessão, por causa da mortalidade dependente da densidade e do maior porte das plantas (PIELOU, 1962; GETZIN et al., 2006), porém alguns estudos afirmam haver variação neste padrão (HUBBELL, 1979), de forma que espécies fortemente competidoras teriam a ter agregação diminuída com a sucessão, enquanto as espécies menos competidoras tenderiam a manter a agregação (PACALA e LEVIN, 1992; STOLL e PRATI, 2001).

O segundo capítulo desta tese foi desenvolvido com intenção de conhecer a distribuição espacial das espécies arbustivo-arbóreas dominantes e não-dominantes da vegetação sobre substrato arenoso oligotrófico, avaliando-se a mudança da distribuição espacial com o tempo de sucessão. Outro objetivo foi verificar as associações entre as espécies dominantes e não-dominantes, identificando competição, facilitação ou tolerância entre as espécies.

Alguns autores (DANTAS et al., 2010; DANTAS e RIBEIRO, 2010) relatam que na vegetação, sob estudo desta tese, ocorrem diversas associações entre plantas lenhosas pioneiras e outras espécies da comunidade, levantando a possibilidade de ocorrência de facilitação, como consequência das alterações micro-climáticas causadas pelo sombreamento sob a copa das plantas pioneiras. Desta forma, o terceiro capítulo desta tese tenta identificar relações de facilitação na comunidade e avaliar o efeito do sombreamento de diferentes plantas enfermeiras na composição de espécies da área sombreada.

Com os três artigos desta tese pretende-se ampliar o conhecimento sobre a sucessão das vegetações sobre solos arenosos oligotróficos tropicais, além de identificar os

mecanismos de interação entre as espécies que permitem a colonização destas áreas ambientalmente estressantes e que sofrem grande pressão antrópica.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Vegetações sobre solos arenosos oligotróficos

2.1.1. Características ecológicas das áreas de solo arenoso oligotrófico

Formações vegetais associadas a solos arenosos extremamente pobres em nutrientes (podzóis e areias quartzozas) podem ser encontradas em diversas localidades independentemente de pequenas diferenças climáticas, sendo classificadas como “Heathlands” ou “Heath Forests” a depender de sua fisionomia (MYAMOTO et al., 2007; LUIZÃO et al., 2007). Em regiões tropicais, estas formações localizam-se nas mesmas zonas climáticas que as florestas tropicais, porém ocorrem em pequenas áreas de formato geralmente insular porque são extremamente dependentes do tipo de solo, e não da pluviosidade ou temperatura (SILVEIRA, 2003).

De forma geral, as áreas com solos arenosos oligotróficos desenvolvem vegetações perenifólias secas e escleromorfias, bastante similares fisionomicamente, mas floristicamente distintas (ANDERSON, 1981). A ocorrência destas vegetações em diferentes regiões e regimes climáticos favorece a classificação com nomenclaturas locais, o que dificulta estudos associados (LISBOA, 1975). Na Ásia estas vegetações ocorrem no sudeste, e são denominadas “Kerengas” (MYAMOTO et al., 2007). Na América do Sul ocorrem: na Amazônia, onde são chamadas de “Wallaba”, “Banas”, “Campinas”, “Campinaranas” e “Areias Brancas” (RICHARDS, 1996; COOMES e GRUBB, 1996; DALY e MITCHELL, 2000; STROPP et al., 2011); na costa brasileira, conhecidas como “Restingas” (Anderson, 1981) e em depósitos sedimentares adjacentes a afloramentos de arenito, recebendo diferentes nomes locais, como “Areias Brancas”, “Cerrado de Areia” e “Entremeio” (ARBELÁEZ e DUIVENVOORDEN, 2004; CONCEIÇÃO e PIRANI, 2005; ALVES et al., 2007; DANTAS e RIBEIRO, 2010).

Segundo Franco e Dazzeo (1994) os solos arenosos oligotróficos variam da saturação total de água a extremos de seca, a depender da frequência e volume das chuvas. O tempo decorrido entre a saturação hídrica e a seca do solo é de algumas horas ou dias, dependendo da evaporação e da concentração de matéria orgânica (COOMES e GRUBB, 1996). Este regime hídrico nos solos arenosos implica que as plantas sejam adaptadas a condições de

extrema saturação e extrema seca, sem dispor de transição gradual. Outra característica destes solos é a deficiência de nutrientes, que segundo Richards (1996) e Janzen (1974) são o principal fator limitante da vegetação. A natureza oligotrófica destes solos está relacionada a sua origem, que pode ser: degradação da rocha-mãe de arenito, quartzito ou granito; deposição aluvial de areias quartzosas ou podzolização (KLINGE e MEDINA, 1979; ANDERSON, 1981). Estes solos são extremamente ácidos e possuem pequena quantidade de argila e nutrientes disponíveis e totais, exceto cálcio e fósforo nos horizontes húmicos, que são tão disponíveis quanto em solos mais férteis (MEDINA e CUEVAS, 1989). A água filtrada destes solos seria a fonte dos rios de água preta, com deficiência de nutrientes minerais e biologicamente empobrecidos, quando comparados a outros tipos de rios (OLIVEIRA et al., 2001).

As formações vegetacionais sobre solos arenosos se encontram sobre grande stress fisiológico, que pode ser evidenciado por algumas características fisionômicas, como a ocorrência de árvores anãs de porte raquítico, xeromorfismo pronunciado e presença de folhas escleromorfas, geralmente pequenas, grossas, coriáceas e que contêm altas concentrações de fenóis e outros componentes secundários (MARDEGAN et al., 2009). As folhas tendem a se dispor reta ou obliquamente na tentativa de reduzir as perdas por transpiração (PROCTOR, 1999), e suas lâminas têm tecido esclerenquimático abundante, baixo teor de Nitrogênio e Fósforo, alta relação Carbono/Nitrogênio e muito baixo $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, refletindo a baixa disponibilidade de Nitrogênio necessária para o pleno crescimento da planta neste ambiente (SOBRADO, 2008).

A escleromorfia das plantas sobre solo arenoso ocorre em resposta à deficiência de nutrientes, à elevada acidez dos solos e à seca fisiológica, causada pela alta evaporação superficial e pela excessiva drenagem do solo (ANDERSSON, 1981; RICHARDS, 1996). Para Rizzini (1997) a escleromorfia é uma adaptação que aumenta o tempo de vida das folhas das plantas nestes ambientes onde o crescimento rápido não é possível, resultando em um maior tempo de retenção dos nutrientes.

As vegetações sobre solos arenosos oligotróficos geralmente têm menor biodiversidade que as áreas de floresta tropical de seu entorno (VICENTINI, 2004). Diversos fatores são atribuídos a esta menor biodiversidade relativa, dentre eles: 1 – A baixa disponibilidade de nutrientes do solo arenoso, principalmente de Nitrogênio, selecionando somente espécie mais tolerantes a esta deficiência nutritiva do solo (MARDEGAN et al., 2009); 2 – A elevada competição das raízes por nutrientes, que aumenta a mortalidade de espécies menos eficientes (COOMES e GRUBB, 1996); 3 – As inundações periódicas das áreas com lençol freático mais superficial; 4 – As secas temporárias ou sazonais devido à alta

porosidade dos solos; 5 – O efeito área-diversidade, uma vez que as áreas de solos arenosos de forma geral ocupam menor área total que as formações florestais adjacentes, o que implica em uma menor disponibilidade em escala regional de espécies adaptadas as condições oligotróficas e hídricas dos solos arenosos (STEEGE et al., 2000; VICENTINI, 2004).

Os fatores que favorecem a menor biodiversidade das áreas de solos arenosos também proporcionam que poucas espécies sejam dominantes na vegetação (VICENTINI, 2004), principalmente quando estas espécies dominantes são favorecidas por associações com micorrizas, que ajudam as plantas na absorção de nutrientes da camada de serrapilheira, aumentando o poder de competição destas espécies e causando a exclusão competitiva de espécies não associadas, gerando mais diminuição da biodiversidade e monodominância (CALLAWAY, 2007; URCELAY e DIAZ, 2003).

As características fito-fisionômicas das formações vegetais sobre solos arenosos oligotróficos variam entre uma vegetação gramíneo-lenhosa rala e aberta, quase arbustiva, com alta penetração de luz, até estágios arborescentes com dossel apresentando poucas árvores emergentes e sub-bosque com densidade alta de árvores finas e pequenas (SILVEIRA, 2003). Segundo Prance e Schubart (1978) há um gradiente sucessional nas vegetações sobre solos arenosos oligotróficos em que as fisionomias herbáceo-arbustivas abertas se tornam arbóreas e fechadas, porém os estudos realizados nas regiões tropicais não verificaram este caminho sucessional de forma empírica, somente por meio de observações fisionômicas e florísticas, e desta forma, o conhecimento sobre o processo sucessional de áreas arenosas oligotróficas tem que ser adquirido da avaliação de estudos em áreas não necessariamente arenosas ou tropicais (TILMAN, 1985; GLEESON e TILMAN, 1990; BERENDESE, 1998), o que dificulta o enquadramento dos modelos sucessionais para as áreas tropicais arenosas.

2.1.2. Sucessão em solos oligotróficos

Como dito anteriormente, a deficiência de nutrientes é o principal fator limitante para o estabelecimento das plantas em solos arenosos. Esta limitação de recursos intensifica a competição e interfere no desenvolvimento das plantas, dificultando os processos de estabelecimento e sobrevivência, afetando a dinâmica da sucessão (RIZZINI, 1997).

Áreas arenosas disponíveis para o início da colonização (sucessão primária) têm concentrações de nitrogênio e outros nutrientes muito baixas, somente permitindo que espécies extremamente tolerantes a estas condições se estabeleçam e sobrevivam (CHAPIN et al., 2002). Estas espécies têm adaptações para maximizar o aproveitamento dos recursos adquiridos, a principal delas é a maior concentração de lignina na construção de seus órgãos,

diminuindo as taxas de crescimento e aumentando a longevidade das folhas. Durante o ciclo de vida destas plantas há um progressivo acúmulo de matéria orgânica no solo pela queda da serapilheira e morte de raízes, e durante este período, o acúmulo de matéria orgânica é acompanhado do aumento da taxa de mineralização do nitrogênio e de uma maior retenção de umidade nas camadas superficiais do solo (GLEESON e TILMAN, 1990; BERENDESE, 1998). O gradiente de fertilidade formado pelo estabelecimento de plantas pioneiras é a base para a sucessão em áreas de solos oligotróficos (TILMAN, 1985).

As plantas pioneiras são importantes por afetar as temperaturas e umidades dos solos, formado um micro-clima propício para o crescimento vegetal, e para a incorporação e manutenção dos nutrientes e da estrutura dos solos, protegendo-os de secas rápidas, compactação e lixiviação pela chuva (LU et al., 2002). As raízes das plantas estabelecidas são responsáveis por buscar nutrientes de camadas mais profundas do solo e disponibiliza-lo na superfície, especialmente quando as espécies pioneiras associam-se com micorrizas (LUIZÃO et al., 2007).

A partir do aumento da disponibilidade de nitrogênio e da estabilização dos solos, ocorre um aumento na produção de biomassa aérea das plantas, criando uma limitação por espaço e luz, principalmente para as espécies pequenas e as plântulas. As espécies que se estabelecem neste momento são menos tolerantes a baixos níveis de fertilidade e mais tolerantes ao sombreamento, sendo espécies menos escleromorfas, de rápido crescimento aéreo e com maior senescência de suas folhas (BERENDESE, 1998; TILMAN, 2004). Um modelo que se assemelha ao mecanismo sucessional de facilitação descrito por Connell e Slatyer (1977).

A sequência sucessional em solos oligotróficos acima, foi descrita em experimentos manipulados e em áreas de clima temperado e sem déficit hídrico, onde as espécies pioneiras tolerantes ao stress nutricional formam um contínuo, ocupando toda a área disponível e modificando por igual o ambiente para o estabelecimento das espécies secundárias. Entretanto as áreas arenosas oligotróficas tropicais e mediterrâneas, que são afetadas por sazonalidade hídrica, não apresentam o mesmo comportamento, haja vista que as plantas pioneiras não colonizam completamente as áreas disponíveis, mas sim, ocorrem de forma isolada e acabam por modificar as condições ambientais somente em suas zona de influência (FLORES e JURADO, 2003) primeiro por causar sombreamento no solo e diminuir as flutuações diárias de temperatura e a evaporação superficial do solo; depois pela decomposição da liteira foliar produzida, aumentando a concentração de nutrientes sobre o solo abaixo da copa (PUGNAIRE, 2010).

A sucessão em ambientes oligotróficos mediterrâneos ocorre devido a um fenômeno conhecido como síndrome da planta enfermeira (HAASE et al., 1996; TIRADO e PUGNAIRE, 2003), um tipo de interação positiva (facilitação) no qual espécies pioneiras se estabelecem em um local, promovendo mudanças em sua zona de influência, e estas novas condições são usadas por outras espécies que não podem tolerar as condições iniciais, mas podem se estabelecer nestes ambientes alterados (CALLAWAY, 2007).

A síndrome da planta enfermeira também foi evidenciada nas áreas de solos arenosos oligotróficos da costa brasileira (restingas), onde Zaluar e Scarano (2000), Cirne et al. (2003) e Correia et al (2010) identificaram espécies pioneiras promovendo a colonização, sob suas copas ou arredores, de outras espécies que se beneficiam de condições micro-climáticas mais favoráveis que nas áreas de solo exposto.

Este padrão de sucessão de áreas oligotróficas promovido por espécies enfermeiras facilitando o estabelecimento de espécies secundárias parece ser regra, principalmente em ambientes mais extremos, com acentuado déficit hídrico e altas temperaturas, assim por o sugerido por Tirado e Pugnaire (2003) e Pugnaire (2010).

Apesar da dinâmica geral da sucessão de áreas de solos oligotróficos seguir um caminho bem determinado, diversos tipos de distúrbios podem alterar a seqüência esperada de mudança na composição de espécies ao longo do tempo. Distúrbios como a ação de herbívoros, fogo, corte e doenças estão entre os mais citados para a alteração da dinâmica sucessional de áreas oligotróficas ou não.

Ritcher & Tilman (1995) observaram que espécies de leguminosas eram raras na sucessão secundária de algumas áreas pobres em nitrogênio, entretanto, esperava-se que a abundância destas espécies fosse maior, visto que apresentavam atributos morfológicos propícios para o estabelecimento. O experimento indicou que a ausência de leguminosas na sucessão secundária da área se dava pela predação por herbívoros. Como as leguminosas são conhecidas por aumentar a nitrificação dos solos por causa de associações com micorrizas, concluiu-se que a herbivoria dificultava o aumento da fertilidade (RITCHER et al., 1998), impedindo a progressão da sucessão (PACALA e CRAWLEY, 1992; SCHMITZ et al., 2010).

Distúrbios como corte ou fogo também podem alterar a sucessão de áreas de solos oligotróficos. Quando há supressão da vegetação, ocorrem mudanças drásticas na temperatura e umidade dos solos, tornando-os mais quentes e secos, e os nutrientes são perdidos mais rapidamente por erosão ou lixiviação (LU et al., 2002). O corte ou fogo retroage a sucessão, mas de forma diferente. Para Uhl et al. (1982), o corte da vegetação leva à sucessão secundária, a qual as espécies que regeneram rapidamente por rebrotamento são selecionadas e permanecem em maior abundância no ambiente pós-distúrbio. Entretanto, processos

contínuos de corte podem diminuir a cobertura vegetal do solo por muito tempo, alterando a disponibilidade de nutrientes no solo e dificultando o estabelecimento por germinação de espécies secundárias, criando um mosaico formado por espécies de sucessão secundária regeneradas por rebrota, e espécies pioneiras, que colonizam as áreas abertas de solos inférteis por recrutamento (GEHRING et al., 2008).

Para Prance e Schubart (1978), o fogo nas vegetações sobre solos arenosos oligotróficos na Amazônia favorece a permanência de fisionomias arbustivas e abertas, mantendo um estágio secundário estável que impede o desenvolvimento sucessional das vegetações mais arbóreas e abertas, sugerindo que o mais baixo teor de nutrientes pós-fogo dos solos arenoso torna lento o processo de regeneração da vegetação. O fogo também seleciona espécies mais resistentes, geralmente arbustivas, e aumenta a mortalidade de espécies menos tolerantes (arbóreas), impedindo que espécies de fisionomias mais desenvolvidas substituam as espécies secundárias iniciais (Vicentini, 2004).

O efeito do fogo na sucessão de áreas de solos oligotróficos também depende da intensidade do distúrbio (KEELEY et al., 2009). Maguire e Menges (2011), avaliando a regeneração pós-fogo moderado em vegetações arbustivas da Flórida, descrevem que a rebrota é o mecanismo mais importante na sucessão secundária da vegetação, e que espécies estabelecidas por recrutamento são menos frequentes e apresentam menor crescimento. Para Capitanio & Carcillet (2008), a regeneração por rebrota acarreta em rápidas recomposições florísticas e da cobertura do solo, assemelhando-se ao processo de regeneração pós-corte, auxiliando na manutenção da fertilidade pela diminuição da perda de nutrientes por erosão ou lixiviação do solo.

Keeley et al. (2008) avaliaram o efeito de fogo intenso na vegetação arbustiva de áreas de solos oligotrófico, indicando que há generalizada mortalidade de espécies e inviabilidade do banco de sementes, assemelhando o estado da área ao de sucessão primária, exceto pela maior disponibilidade de nutrientes no solo. Após distúrbios severos de fogo a regeneração se dá pela germinação de sementes oriundas da matriz de entorno, havendo alta possibilidade de colonização da área por espécies alienígenas. Para Keeley et al. (2005) e De Luiz et al. (2006), que avaliaram o efeito de fogo intenso em diferentes fisionomias de uma vegetação e verificaram a existência de padrões distintos de regeneração entre as fisionomias, afirmam que a sucessão pós-fogo é complexa e que generalizações podem ocasionar respostas erradas porque diferentes formas de vida respondem de forma diferente ao fogo.

2.2. Distribuição espacial na sucessão

A distribuição espacial descreve as abrangências geográficas, ecológicas e o espaçamento dos indivíduos entre si, apresentando padrões variantes resultantes de vários fatores bióticos e abióticos que interagem entre si (DALE, 2004). Para as plantas a distribuição espacial é particularmente importante por se tratarem de organismos sésseis, que possuem sua condição de sobrevivência altamente associada ao local que habitam e às interações com seus vizinhos (SCHENK e MAHHALL, 2002; WANG et al., 2010). O interesse sobre a distribuição espacial das plantas tem aumentado porque o arranjo espacial é uma condição atual e mensurável, embora seja reflexo e de processos contínuos e de fatores que atuaram momento de estabelecimento dos organismos (LAW et al., 2009).

Historicamente, muitos estudos foram realizados com intenção de explicar os processos ecológicos responsáveis por cada um dos modelos de distribuição observados na natureza (PIELOU, 1962; SKARPE, 1991; DALE, 2004). A maioria das espécies se distribui de forma agregada em pelo menos alguma escala, e esta agregação é causada por diversos fatores promotores que atuam isoladamente ou em conjunto, dentre eles: a heterogeneidade ambiental, a ocorrência de distúrbios e dispersão limitada de semente, a principal causa de agregação das espécies. No outro extremo da distribuição agregada, há a distribuição uniforme, a qual é geralmente associada à forte competição entre os organismos por recursos limitados. Entre as distribuições agregada e homogênea, há a distribuição aleatória, quando os organismos se dispõem independentemente da ocorrência de qualquer outro (BROWER et al., 1997; DALE, 2004).

Os três tipos de distribuição espacial são comumente encontrados na natureza. Porém, não são padrões fixos, e podem variar em função de diversos fatores como: a densidade, a idade dos indivíduos da população e o estágio sucessional da comunidade. Os fatores bióticos que interferem no arranjo dos organismos de uma população estão principalmente relacionados à dispersão de propágulos, predação, competição ou comportamento colonial ou clonal da espécie. Os fatores abióticos que interferem na distribuição espacial dos organismos são a heterogeneidade do habitat (MUELLER-DOMBOIS e ELLENBERG, 1974) e a ocorrência de distúrbios (PERRY et al., 2008, MACHADO e OLIVEIRA-FILHO, 2010).

Há uma hipótese levantada acerca da distribuição espacial das plantas afirmando que a competição entre as plantas vizinhas seria regida pelo crescimento e sobrevivência dependentes da densidade, fazendo com que as plantas mais próximas morram ou tenham menor porte (PIELOU, 1962; GETZIN et al., 2006), havendo, assim, uma tendência de que as plantas que possuem distribuição espacial agregada diminuam a agregação até modificar sua distribuição para aleatória e por fim, para uma distribuição uniforme, característica de organismos sobre forte competição (FOWLER, 1986; GRAY e HE, 2009).

Nesta linha de raciocínio foram formuladas teorias tentando explicar a uniformidade da distribuição espacial das espécies em florestas maduras. Janzen (1970) postulou que a distribuição uniforme de espécies arbóreas nas florestas tropicais seria reflexo da menor probabilidade de sobrevivência das sementes e plântulas nas áreas de entorno da planta “mãe”, devido a maior ação de herbívoros nestas áreas. Desta forma, as sementes mais distantes de co-específicos teriam maior probabilidade de sobrevivência, gerando o padrão uniforme pela generalização de uma distância mínima entre os indivíduos. Connell (1971) corroborou a teoria de Janzen com um experimento rápido de recrutamento de sementes sob a copa da mesma espécie e sob copa de outras espécies, verificando que as sementes possuíam maior recrutamento quando plantadas sob copas de outras espécies, também atribuindo o fato à ação de herbívoros.

Ambas as teorias propunham a distribuição espacial uniforme ocasionada pela fauna local e gerada naturalmente pela dinâmica sucessional, sendo indicativo de maturidade e complexidade da floresta. Porém, Hubbell (1979) refuta as teorias de Janzen e Connell, com um estudo de distribuição espacial de 61 espécies arbóreas, o qual observou que 74% possuíam distribuição espacial agregada e o restante (26%) distribuição aleatória, afirmando que a distribuição uniforme é pouco comum em vegetações naturais. Hubbell (1979) também rejeita haver menor frequência de indivíduos próximos à planta mãe. Para Hubbell ocorre o inverso do proposto por Janzen e Connell, sendo que a frequência de indivíduos próximos à “mãe” é maior que de indivíduos mais distantes, explicando que a maior probabilidade de dispersão de sementes em áreas próximas à “mãe” associa-se com a maior probabilidade de sobrevivência de plântulas próximo aos adultos.

Tanto as teorias de Janzen (1970) quando a de Connell (1970) afirmam que as plântulas, devido à dispersão, tenderiam a ter distribuição espacial agregada, mas que ao longo do tempo e da ação de herbívoros as plantas se distribuiriam de forma uniforme nos estágios adultos. Hubbell (1979) afirma que há uma tendência na diminuição da agregação na distribuição de plântulas para adultos, porém frequentemente pode-se observar plântulas tendo a mesma distribuição agregada dos adultos ou ainda uma distribuição menos agregada que os adultos.

Peterson e Squiers (1995), em um estudo de distribuição espacial de longa duração em uma população, não confirmaram a hipótese de diminuição da agregação com o aumento da densidade e competição. A espécie estudada, durante o período, teve maior agregação ao fim dos dez anos. Apesar dos autores terem levantado o fato, os mesmos não o consideram conclusivo, pois a espécie estudada possuía reprodução clonal e não se verificou a possibilidade de heterogeneidade na fertilidade do solo.

Getzin et al. (2006) confirmam a teoria de menor agregação em estágios de sucessão mais avançados, atribuindo à competição intraespecífica a responsabilidade pelo resultado. Para estes autores a competição entre co-específicos causa maior mortalidade dos indivíduos mais próximos, contribuindo com a diminuição da agregação à medida que a população envelhece.

Vários fatores podem afetar o modo que o efeito da vizinhança atua sobre um organismo. Barot e Gignoux (2003), utilizando os padrões de distribuição espacial, observaram que a distribuição espacial de uma população de palmeiras variou com os estágios ontogênicos dos indivíduos. Os indivíduos jovens distribuíam-se de forma agregada, porém os adultos de forma aleatória, observando ainda que as plântulas estavam bastante associadas às fêmeas reprodutivas, mas que o mesmo não ocorria com os jovens.

O estudo de Haase et al. (1996) em área de clima semi-árido na Espanha, observou que havia variação na distribuição espacial relacionado ao tamanho de copa de *Retama sphaerocarpa*. Plantas de tamanhos de copa menores possuíam maior agregação que plantas maiores, sugerindo um aumento da competição intraespecífica com o aumento do tamanho. Neste mesmo estudo, os autores relataram que o aumento de tamanho de *Retama sphaerocarpa* também está relacionado à maior agregação de *Artemisia barrelieri* sob sua copa, afirmando que a facilitação prevalece sobre a competição à medida que há melhoria nas condições estressantes do meio.

Em outro estudo que relacionou o tamanho da planta à distribuição espacial e efeito vizinhança, Bonan (1988) relata que o efeito do vizinho age na estrutura de tamanho das populações e comunidades. Em seu experimento, verificou que os indivíduos que possuíam vizinhos próximos apresentavam taxas de crescimento menores e maior variância que as taxas de crescimento de indivíduos isolados ou com vizinhos mais distantes. Diante deste resultado o autor sugere a grande importância do efeito da vizinhança nas formações das hierarquias de tamanho entre as plantas da comunidade, e como implicação deste efeito, afirma que a hierarquização dos tamanhos das plantas é expressão da distribuição espacial e disponibilidade de recursos na área.

Pacala e Levin (1992) diante da grande variedade de resultados sobre a distribuição das espécies, formulou a Hipótese da Segregação Espacial, afirmando que espécies fortemente competidoras, em um primeiro momento, se distribuiriam de forma agregada por causa da limitação na dispersão das sementes, mas que ao longo do desenvolvimento e da maior densidade de indivíduos haveria alta mortalidade, diminuindo a agregação. Já as espécies menos eficientes quanto a competição tenderiam a permanecer agregadas porque seria mais benéfico estar associada a outras competidoras fracas, do que com competidoras fortes.

Segundo Raventós *et al.* (2010), esta hipótese explicaria em parte a coexistência local das plantas da comunidade, principalmente em áreas de alta limitação de recursos.

Stoll e Prati (2001) confirmaram e ampliaram a Hipótese da Segregação Espacial, afirmando haver segregação entre indivíduos fortemente competidores, independentemente da espécie, e que espécies menos eficientes se associariam entre co-específicos em detrimento da proximidade com espécies fortemente competidoras. Para Stoll e Prati (2001) a performance das espécies que se distribuem como no modelo é superior e portanto, as populações de comunidades naturais tenderiam a obedecer ao modelo como forma de maximizar o uso do habitat. A Hipótese da Segregação Espacial foi confirmada em outros experimentos manipulados (MONZEGLIO e STOLL, 2005; 2008), e em populações de comunidades naturais (GRATZER e RAI, 2004; WANG *et al.*, 2010; RAVENTÓS *et al.*, 2010), entretanto distribuições diferentes do modelo também foram observadas, indicando aleatoriedade na distribuição (GRAY e HE, 2009), ou distribuição interespecífica agregada, geralmente associada a interações positivas de facilitação entre as espécies (CALLAWAY, 2007; SOLIVERES *et al.*, 2010).

A dinâmica da distribuição espacial é bastante estudada, mas ainda é pouco conhecida, apesar de algumas teorias tentarem descrever seus padrões. A criação de um modelo analítico geral para a dinâmica de distribuição espacial e associação entre plantas é bastante complexo, visto que atualmente nenhum modelo pode ser capaz de elucidar todas as condições avaliadas pelos diversos estudos. Barot *et al.* (1999), exemplificam que há uma grande variação nos padrões de distribuição espacial e associações entre plantas até o momento estudadas, e a transitividade dos padrões ainda não foi completamente confirmada e é necessária a realização de mais pesquisas para maior acumulação de dados em torno de questões como mudanças dos padrões de distribuição entre espécies e coortes de uma determinada espécie.

2.3. Interações positivas de facilitação na organização das comunidades arenosas oligotróficas

Interações positivas podem ser definidas como qualquer interação direta ou indireta entre dois ou mais organismos que positivamente afeta o crescimento ou reprodução de um ou mais organismos sem afetar negativamente o(s) outro(s). Assim, interações positivas incluem mutualismos, comensalismos e facilitações obrigatórias ou facultativas, tróficas ou não tróficas (BERTNESS e LEONARD, 1997; BROOKER, 2006).

Historicamente, as interações positivas entre organismos foram consideradas, pelos primeiros ecologistas, como processos cruciais para o desenvolvimento e organização dos

ecossistemas (COWLES, 1899; CLEMENTS, 1916), entretanto, entre as décadas de 50 e 90, ocorreram poucas pesquisas sobre o papel das interações positivas nas comunidades, enquanto estudos em pequenas escalas sobre competição e relação predador-presa foram bastante enfatizados (CALLAWAY, 1995; APHALO e BALLARÉ, 1995), criando um hiato temporal na ampliação do conhecimento sobre as interações positivas.

Recentemente, a partir do início da década de 90, estudos ecológicos desenvolvidos em uma grande variedade de sistemas naturais indicaram a ocorrência e importância das interações positivas, especialmente da facilitação, na organização das comunidades de plantas e organismos sésseis marinhos (BROOKER et al., 2008). As relações positivas entre os organismos e o ambiente físico ou no suprimento de recursos limitantes já foram discutidos conceitualmente (BRUNO et al., 2003; MICHALET et al., 2006) e estudos empíricos tem indicado a importância geral da facilitação (HACKER e GAINES, 1997; VALLENTE-BANUET e VERDÚ, 2008), principalmente em ecossistemas ambientalmente severos (CALLAWAY et al., 2002; KÉFI et al., 2008).

A facilitação é definida por Holmgren et al. (1997) como o efeito de interações positivas de plantas no estabelecimento ou crescimento de outras plantas, sendo uma alternativa ao efeito negativo da competição. A facilitação é ocorre quando a presença de uma dada espécie aumenta a sobrevivência, crescimento ou “fitness” de outra, seja diretamente, amenizando condições abióticas, ou indiretamente, via interação com uma terceira espécie (CALLAWAY, 1995).

Os primeiros relatos de facilitação entre plantas foram relacionados ao processo de sucessão primária, onde determinadas espécies pioneiras poderiam colonizar ambientes abertos e, progressivamente, modificar as condições originais da área, de maneira que tal modificação favorecesse o recrutamento de espécies de sucessão secundária, diminuindo a abundância das espécies pioneiras (CONNELL e SLATYER, 1977). Verificou-se que a facilitação não é tão rara quanto se pensava inicialmente, ou restrita ao processo sucessional da primeira ocupação da área, havendo relatos de interações positivas entre plantas em quase todos os tipos vegetacionais do mundo, em ambientes sob colonização inicial ou não (BROOKER et al., 2008), entretanto a maioria dos estudos que apontam evidências de interações positivas de facilitação entre as plantas foi realizada em regiões desérticas, semidesérticas ou em grandes altitudes (PADILLA e PUGNAIRE, 2006).

Um dos tipos de facilitação mais amplamente estudado e relacionado aos processos de colonização e sucessão em ambientes áridos e oligotróficos é denominada de síndrome da planta enfermeira, uma associação entre o recrutamento de plântulas e plantas adultas da mesma espécie ou não (FLORES e JURADO, 2003; GÓMEZ-APARACIO, 2009). Diversos

estudos mostram os benefícios que plantas facilitadas têm ao se estabelecer sob a copa de plantas enfermeiras. As plantas facilitadas se beneficiam da diminuição da amplitude térmica diária; da maior disponibilidade de água pela menor evaporação; da maior concentração de nutrientes, e menor compactação e erosão dos solos (PADILLA e PUGNAIRE, 2006; HOLMGREN et al., 2012).

Embora haja benefícios consideráveis em se estabelecer abaixo da copa de plantas enfermeiras, não deixam de haver interações negativas de competição entre os organismos associados (CALLAWAY e WALKER, 1997). Combinações complexas de interações positivas e negativas que operam entre as espécies de plantas são comumente encontradas na natureza (CALLAWAY, 1995). Relatos da ocorrência destas interações e seus mecanismos são importantes para o entendimento das interações nas comunidades de plantas, porém há grande dificuldade de determinar modelos para comunidades de plantas onde as interações não se resumam à competição entre os indivíduos, até porque o balanço entre facilitação e competição varia com o estágio de vida dos indivíduos, presença de espécies de atuação indireta e intensidade do estresse abiótico (MILLER, 1994; ARMAS e PUGNAIRE, 2005).

Modelos de mortalidade de plantas enfermeiras têm sido estudados em vários ecossistemas e indicam que algumas espécies que iniciam suas vidas como beneficiários se tornam fortes competidores em ralação a seu benfeitor quando adquirem estágios adultos (PUGNAIRE et al., 1996). Os experimentos que estudam estes modelos sugerem que os efeitos positivos dos benfeitores são fortes quando os beneficiários são jovens e pequenos, mas quando os beneficiários se tornam mais velhos e maiores, as interações de competição dominam (CALLAWAY e WALKER 1997). As relações de facilitação que desaparecem com o tempo não são regra em todas as relações, mas são tipicamente restritas a taxóns filogeneticamente mais próximos (VALIENTE-BANUET e VERDÚ, 2008, CASTILLO et al., 2010). Isto porque, espécies correlacionadas tendem a utilizar nichos em comum e em algum momento competem entre si pelos mesmos recursos (VERDÚ e VALIENTE-BANUET, 2008). Tendo em vista estas relações filogenéticas no balanço facilitação e competição, Verdú et al. (2010) perceberam que plântulas tendem a ser mais recrutadas sob a copa de espécies filogeneticamente próximas, porém, quando adultas, as espécies benfeitoras são excluídas do próprio aglomerado que auxiliou a formar.

Holmgren et al. (1997) desenvolveram um modelo que retrata a interação entre competição e facilitação tendo como base as respostas das plantas a água e a luz e os efeitos das copas das árvores na luz e umidade local. Eles argumentaram que a limitação luminosa é mais importante que a limitação de umidade em ambientes méxicos, negando assim os possíveis efeitos favoráveis do ligeiro aumento da umidade sob a copa. Por outro lado, a

limitação de umidade é mais importante em ambientes xéricos que a limitação de luminosidade, e a pequena diminuição da luz sob a copa é compensada, e possivelmente superada, pelo aumento da umidade do solo. Este modelo contribui para o entendimento do balanço entre facilitação e competição em alguns ecossistemas.

Com base nas observações que os relatos de facilitação eram mais frequentes em regiões de ambientes mais severas, Bertness e Callaway (1994) hipotetizaram que a importância da facilitação nas comunidades de plantas aumenta com o incremento do estresse abiótico e da pressão de consumidores por causa do auxílio de vizinhos na amenização de extremos abióticos do ambiente e herbivoria (SMIT et al., 2007). Esta hipótese foi testada e confirmada em alguns experimentos (CAVIERES et al., 2002; KIKVIDZE et al., 2005; HOLZAPFEL et al., 2006), mas também refutada em outros estudos (TIELBORGER e KADMON 2000; MAESTRE et al., 2005; MAESTRE et al., 2009).

Maestre et al. (2009) avaliando estudos sobre a hipótese do gradiente de estresse no balanço entre facilitação e competição concluíram que a facilitação não é necessariamente mais importante em ambientes extremos, havendo muitas variáveis nesta relação. O padrão previsto na hipótese do gradiente de estresse (CALLAWAY, 2007) se realiza com maior frequência quando há algumas combinações entre as histórias de vidas das espécies benfeitoras e beneficiadas. Quando estas são fortes competidoras e tolerantes a estresse, respectivamente, podemos considerar que em ambientes mais estressantes há grande influência da facilitação. Porém, quando ambas as espécies envolvidas possuem características similares de competitividade e tolerância a estresse, o efeito da vizinhança tende a ser negativo para ambas. Este estudo de Maestre et al. (2009) reforça a importância de se avaliar as relações espécie-específicas entre as plantas que interagem, porque somente assim pode-se identificar padrões de forma a refinar a teoria sobre o balanço entre competição e facilitação.

Outros estudos têm examinado a habilidade dos benfeitores em promover a estabilização de microclimas e se tais benfeitores possuem efeito significativo na estrutura e diversidade da comunidade vegetal (SCHENK e MAHALL, 2002). Estes estudos relatam, dentre outras coisas, que a facilitação promove a coexistência de espécies com diferenças significativas na capacidade de tolerância ao ambiente, promovendo aumento da diversidade biológica dos sistemas que têm muitas relações positivas entre plantas (TEWKSURY e LLOYD, 2001; MICHALET et al., 2006).

Segundo Callaway (1998; 2007), as espécies facilitadas são frequentemente associadas a uma espécie enfermeira em particular, caracterizando as interações positivas como espécie-específicas na maioria das comunidades. Os estudos iniciais de facilitação apontavam a

espécie-especificidade nas relações de interação positivas como sendo uma regra fundamental, por considerarem que os benefícios da facilitação somente podem ser conferidos por indivíduos que exibem determinados aspectos morfológicos e químicos ou que modificam seu ambiente de uma determinada maneira (BRONSTEIN, 2009). Porém, nos últimos anos, alguns autores têm relatado características generalistas nas interações positivas de facilitação, sejam determinadas espécies facilitando muitas outras (BERTNESS et al., 2006; ALTIERI et al., 2007) ou diferentes espécies sendo facilitadas por mais de uma espécie (FRANKS, 2003; EL-BANA et al., 2007). A ocorrência de facilitações espécie-específicas ou generalistas pode ser explicada por três processos: 1 – as relações espécie-específicas de facilitação são produtos de atributos incomuns da espécie facilitadora, como presença de espinhos, atração de determinados polinizadores e dispersores, produção de alguns compostos químicos etc, selecionando fortemente as espécies facilitadas, que precisam interagir e se beneficiar destes atributos incomuns da espécie facilitadora (CALLAWAY, 2007); 2 – as relações generalistas de facilitação estão relacionadas às modificações das condições estressantes do ambiente, como incidência luminosa, aridez e temperatura, ou ainda à capacidade da planta facilitadora em acumular propágulos nos seus arredores, e para realizar estas funções, a planta facilitadora somente necessita de atributos estruturais e morfológicos simples, que a permitam criar uma área de sombreamento que altere o micro-clima de seus arredores (FRANKS, 2003); e 3 – as facilitações espécie-específicas ou generalistas são dependentes da biodiversidade local (STANTON, 2003; BASTOLA et al., 2009; FILOTAS et al., 2010), de modo que as áreas com baixa biodiversidade possuem poucas espécies de determinada característica funcional, tendendo matematicamente ao aumentando da probabilidade de facilitação espécie-específica, enquanto nas áreas com alta biodiversidade, as funções ecológicas são compartilhadas por um maior número de espécies, e desta forma as relações de facilitação envolvem mais espécies, atribuindo a este tipo de interação uma característica generalista.

No Brasil são registrados poucos estudos sobre interações positivas de facilitação, com destaque para uma série de estudos sobre facilitação por plantas enfermeiras nas restingas do estado do Rio de Janeiro, nos quais indicam a função de plantas benfeitoras a espécies de Clusiaceae e Bromeliaceae no restante da comunidade deste ambiente (ZALUAR e SCARANO, 2000; SCARANO, 2002; BEDISCHI e CASTELLANI, 2008; CORREIA et al., 2010). Outros estudos sobre facilitação no Brasil destacam o potencial de plantas enfermeiras na restauração de ecossistemas e recuperação de áreas degradadas (CARVALHO et al., 2007; MODNA et al., 2010).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTIERI, A.H.; SILLIMAN, B.R.; BERTNESS, M.D. 2007. Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities. *American Naturalist* 169:195-206.
- ALVES, R.J.V.; CARDIN, L.; KROFP, M.S. 2007. Angiosperm disjunction “Campos Rupestres –Restingas” – a re-evaluation. *Acta Botanica Brasílica* 21:675-685.
- ANDERSON, A.B. 1981. White sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13:199-210.
- APHALO, P.J.; BALLARÉ, C.L. 1995. On the importance of information-acquiring systems in plant interactions. *Functional Ecology* 9:5–14.
- ARBELAÉZ, M.V.; DUIVENVOORDEN, J.F. 2004. Patterns of plant species composition on Amazonian sandstone outcrops in Colombia. *Journal of Vegetation Science* 15: 181-188.
- ARMAS, C.; PUGNAIRE, F.I. 2005. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93, 978– 989.
- BAROT, S.; GIGNOUX, J. Neighbourhood analysis in the savanna palm *Borassus aethiopum*: interplay of intraspecific competition and soil patchiness. *Journal of Vegetation Science*, v.14, p. 79-88, 2003.
- BAROT, S.; GIGNOUX, J.; MENAUT, J.C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. **Ecology**, v.80, p.1987-2005.
- BASTOLLA, U.; FORTUNA, M.A.; PASCUAL-GARCIA, A.; FERRERA, A.; LUQUE, B.; BASCOMPTE, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018-1020.
- BEDUSCHI, T.; CASTELLANI, T.T. 2008. Estrutura populacional de *Clusia criuva* Cambess. (Clusiaceae) and relação espacial com espécies de bromélias no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. *Biotemas* 21: 41-50.
- BERENDSE, F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry*, v.42, p.73–88.
- BERTNESS, M.D.; CRAIN, C.M.; SILLIMAN, B.R.; BAZTERRICA, M.C.; REYNA, M.V.; HILDAGO, F.; FARINA, J.K. 2006. The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439–460.
- BERTNESS, M.D.; CALLAWAY, R.M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends of Ecology and Evolution* 9: 191-193.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- BERTNESS, M.D.; LEONARD, G.H. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78, 1976–1989
- BONAN, G.B. 1988. The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effects. *Ecology*, v.69, n.6, p.1721-1730.
- BRONSTEIN, J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160-1170.
- BROOKER, R.W.; SCOTT, D.; PALMER, S.C.F.; SWAINE, E. 2006. Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94, 637–645.
- BROOKER, R.W.; MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.M.; LORTIE, C.L.; CAVIERES, L.; KUNSTLER, G. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- BROWER, J.E.; ZAR, J.H.; VON ENDE C.N. 1997. Field & laboratory methods for general ecology. 4^aed. W.C. Brown Publishers, Iowa.
- BRUNO, J.F.; STACHOWITZ, J.J.; BERTNESS, M.E. 2003. Inclusion of facilitation into general ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18:119-125.
- CALLAWAY, R.M.; WALKER, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CALLAWAY, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-contiuum concept. *Oecologia* 112: 143-149.
- CALLAWAY, R.M. 2007. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer.
- CALLAWAY, R.M.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; LORTIE, C.J.; MICHALET, R.; PAOLINI, L.; PUGNAIRE, F.I.; NEWINGHAM, B.; ASCHEHOUG, E.T.; ARMAS, C.; KIKODZE, D.; COOK, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.
- CAPITANIO, R.; CARCAILLET, C. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: a discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, v.255, p.432–439, 2008.
- CARVALHO, R.A.; VITAL, M.V.C.; COSTA, D.A.; SILVA, L.C.F.; VIEIRA L.C.G.; SILVEIRA, A.V.T.; LIMA-FILHO, G.F. 2007. Competição, facilitação ou teoria neutra?

- Um estudo das interações e de sua importância na estrutura de uma comunidade vegetal em regeneração. *Revista de Biologia Neotropical* 4(2): 117-123.
- CASTILLO, J.P.; VERDÚ, M.; VALIENTE-BANUET, A. 2010. Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* 91:3656–3663.
- CAVIERES, L.A.; ARROYO, M.T.K.; PENALOZA, A.; MOLINA-MONTENEGRO, M. 2002. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13:547–554.
- CHAPIN, F.S.; MATSON, P.A.; MOONEY, H.A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York, USA: Springer
- CIRNE, P.; ZALUAR, H.L.T.; SCARANO, F.R. 2003. Plant diversity, interspecific associations and postfire resprouting on a sandy spit in a Brazilian coastal plain. *ecotropica* 9:33-38.
- CLEMENTS, F.E. 1916. *Plant Succession*. Carnegie Institution, Publication 242, Washington, DC.
- CONCEIÇÃO, A.A.; PIRANI, J.R. 2005. Delimitação de habitats em campos rupestres da Chapada Diamantina; substrato, composição, florística e aspectos estruturais. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 23:85-111.
- CONNELL, J.H. 1970. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In: den Boer, P. J. and Gradwell, G. R. (ed.), Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen, p.298-312.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *AMERICAN NATURALIST* 111.
- COOMES, D.A.; GRUBB, P.J. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. *Vegetatio* 122:167-191.
- CORREIA, C.M.B.; DIAS, A.T.C.; SCARANO, F.R. 2010. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 33(4):607-613.
- COWLES, H.C. 1899. The ecological relations of vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27:95-117.
- DALE, M.R.T. 2004. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. Cambridge University Press.
- DALY, D.C.; MITCHELL, J.D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America: an overview. Pages 391–454 in D. Lentz, ed. *Imperfect balance: landscape transformations in the pre-Columbian Americas*. Columbia University Press, New York.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- DANTAS, T.V.P.; NASCIMENTO-JUNIOR, J.E.; RIBEIRO, A.S.; PRATA, A.P.N. 2010. Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana/Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 33:575-588.
- DANTAS, T.V.P., RIBEIRO, A.S. 2010. Caracterização da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe – Brasil. *Biotemas* 23:9-18.
- DE LUÍS, M.; RAVENTÓS, J.; GONZALEZ-HIDALGO, J.C. 2006. Post-fire vegetation succession in Mediterranean gorse shrublands. *Acta Oecologica* 30:54-61.
- EL-BANA, M.I.; LI, Z.Q.; NIJS, I. 2007. Role of host identity in effects of phytogenic mounds on plant assemblages and species richness on coastal arid dunes. *Journal of Vegetation Sciences* 18:635-644.
- FILOTAS, E.; GRANT, M.; PARROTT, L.; RIKVOLD, P.A. 2010. The effect of positive interactions on community structure in a multi-species metacommunity model along an environmental gradient. *Ecological Modelling* 221:885–894.
- FINEGAN, B. 1984. Succession. *Nature* 312:109-115.
- FLORES, J.; JURADO, E. 2003. are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of ecology* 14:911-916.
- FOWLER, N. 1986. The hole of competition in plant communities in arid and semiarid regions. **Annual Review of Ecology and Systematic** 17:89-110.
- FRANCO, W.; DEZZEO, N. 1994. Soils and soil water regime in the Terra-Firme Caatinga forest complex near San Carlos de Rio Negro, state of Amazonas, Venezuela. *Interciencia* 19(6):305-316.
- FRANKS, S.J. 2003. Competitive and facilitative interactions within and between two species of coastal dune perennials. *Canadian Journal of Botany* 81:330–337.
- GEHRING, C.; MUNIZ, F.H.; SOUZA, L.A.G. 2008. Leguminosae along 2–25 years of secondary forest succession after slash-and-burn agriculture and in mature rain forest of Central Amazonia. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 135(3):388-400.
- GETZIN, S.; DEAN, C.; HE, F.; TROFYMOW, J.A.; WIEGAND, K.; WIEGAND, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29:671–682.
- GLEESON, S.K.; TILMAN, D. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71:1144–1155.
- GÓMEZ-APARICIO, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97, 1202–1214.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- GRATZER, G.; RAI, P.B. 2004. Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in central Bhutan. *Forest Ecology and Management* 192:143–159.
- GRAY, L.; HE, F. 2009. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management* 259:98–106.
- HAASE, P.; PUGNAIRE, F.I.; CLARK, S.C.; INCOLL, L.D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetational Science* 7:234–527.
- HACKER, S.D.; GAINES, S.D. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78:1990–2003.
- HOLMGREN, M.; GÓMEZ-APARICIO, L.; QUERO, J.L.; VALLADARES, F. 2012. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169:293-305.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M.; HUSTON, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- HOLZAPFEL, C.; TIELBÖRGER, K.; PARAGB, H.A.; KIGEL, J.; STERNBERGA, M. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology* 7:268-279.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-529.
- JANZEN, D.H. 1974. Tropical Blackwater Rivers, Animals, and Mast Fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6(2):69–103.
- KEELEY, J.E. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* 18:116–126.
- KEELEY, J.E.; BRENNAN, T.; PFAFF, A.H. 2008. Fire severity and ecosystem responses following crown fires in California shrublands. *Ecological Applications* 18:1530–1546.
- KEELEY, J.E.; FOTHERINGHAM, C.J.; BAER-KEELEY, M. 2005. Determinants of post-fire recovery and succession in Mediterranean-climate shrublands of California. *Ecological Applications* 15:1515–1534.
- Kefi, S.; VAN BAALEN, M.; RIETKERK, M.; LOREAU, M. 2008. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *American Naturalist* 172:1-17.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

KIKVIDZE, Z.; PUGNAIRE, F.I.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; LORTIE, C.J.; MICHALET, R.; CALLAWAY, R.M. 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology* 86:1395-1400.

KLINGE, H.; MEDINA, E. 1979. Rio Negro Caatingas and Campinas, Amazonas States of Venezuela and Brazil. *In*: R. L. Specht (ed.), *Ecosystems of the World: Heathlands and Related Shrublands*. Amsterdam, Elsevier Scientific Pub., pp. 483-488.

LAW, R.; ILLIAN, J.; BURSLEM, D.F.R.P.; GRATZER, G.; GUNATILLEKE, C.V.S.; GUNATILLEKE, I.A.U.N. 2009. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology* 97:616–628.

LISBÔA, R.C.L. 1976. Estudos sobre a vegetação das campinas amazônicas. V – Briocologia de uma campina amazônica. *Acta Amazonica* 6(2):171-191.

LU, D.; MORAN, E.; MAUSEL, P. 2002. Linking Amazonian secondary succession forest growth to soil properties. *Land Degradation and Development* 13:331–343.

LUIZÃO, F.J., LUIZÃO, R.C.C.; PROCTOR, J. 2007. Soil acidity and nutrient deficiency in central Amazonian heath forest soils. *Plant Ecology* 192:209-224.

MACHADO, E.L.M.; OLIVEIRA-FILHO, A.T. 2010. Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. *Acta Botanica Brasílica* 24:250-261.

MAESTRE, F.T.; VALLADARES, F.; REYNOLDS, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748–757.

MAESTRE, F.T.; CALLAWAY, R.C.; VALLADARES, F.; LORTIE, C. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199-205.

MAGUIRE, A.J.; MENGES, E.S. 2011. Post-fire growth strategies of resprouting Florida scrub vegetation. *Fire Ecology* 7:12-25.

MARDEGAN, S.F.; NARDOTO, G.B.; HIGUCHI, N.; MOREIRA, M.Z.; MARTINELLI, L.A. 2009. Nitrogen availability patterns in white-sand vegetations of Central Brazilian Amazon. *Trees* 23:479-488.

MEDINA, E.; CUEVAS, E. 2000. Eficiencia de utilizacion de nutrientes por las plantas lenôsas: eco-fisiología de bosques de San Carlos de Río Negro. *Sci Guianae* 11:51–70

MICHALET, R.; BROOKER, R.W.; CAVIERES, L.A.; KIKVIDZE, Z.; LORTIE, C.J.; PUGNAIRE, F.I.; VALIENTE-BANUET, A.; CALLAWAY, R.M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9:767–773.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- MILLER, T.E. 1994. Direct and indirect species interactions in an early oldfield plant community. *American Naturalist* 143: 1007-1025.
- MIYAMOTO, K.; RAHAJOE, J.S.; KOHYAMA, T. 2007. Forest structure and primary productivity in a Bornean heath forest. *Biotropica* 39: 35-42.
- MODNA, D.; DURIGAN, G.; VITAL, M.V.C. 2010. *Pinus elliottii* Engem. como facilitadora da regeneração natural da mata ciliar em região de cerrado, Assis, SP, Brasil. *Scientia Forestalis* 38:73-83.
- MONZEGLIO, U.; STOLL, P. 2005. Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. **Oecologia** 145:619–628.
- MONZEGLIO, U.; STOLL, P. 2008. Effects of spatial pattern and relatedness in an experimental plant community. *Evolutionary Ecology* 22:723–741.
- MUELLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York: willey e sons.
- OLIVEIRA, A.A.; DALY, D.C.; VINCENTINI, A.; COHN-HAFT, M. 2001. Florestas sobre areia: Campinaranas e Igapós, pp. 179-220. In: Florestas do rio Negro (Oliveira, A.A. & D.C. Daly, eds.). Schwarcz Ltda., São Paulo.
- PACALA, S. W.; LEVIN, S.A. 1997. Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. in D. Tilman and P. Kareiva (eds). *Spatial ecology*. University Press, Princeton, New Jersey, USA. 204–232.
- PACALA, S.W.; CRAWLEY, M.J. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist* 140:243–260
- PADILLA, F.M.; PUGNAIRE, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196–202.
- PERRY, G.L.W.; ENRIGHT, N.J.; MILLER, B.P.; LAMONT, B.B. 2008. Spatial patterns in species-rich sclerophyll shrublands of southwestern Australia. *Journal of Vegetation Science* 19:705–716.
- PETERSON, C.J.; SQUIERS, R.S. 1995. An Unexpected Change in Spatial Pattern Across 10 Years in an Aspen-White Pine Forest. *Journal of Ecology* 83:1995.
- PIELOU, E.C. 1962. The use of plant-to-plant distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50:357-367.
- PICKET, S.T.A.; KOLASA J.; ARMESTO J.; COLINS S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54:129–136.
- PRANCE, G. T.; SCHUBART, H.O.R. 1978. Nota preliminar sobre a origem das campinas abertas de areia branca do baixo rio Negro. *Acta Amazônica* 7(4):567-569.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- PUGNAIRE F.I. 2010. Positive plant interactions and community dynamics. Boca Raton, FL: CRC Press.
- PUGNAIRE, F.I.; HASSE, P.; PUIDEFABREGAS, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- RAVENTOS, J.; WIEGAND, T.; DE LUIS, M. 2010. Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology* 91:2110–2120.
- RICHARDS, P.W. The Tropical Rain Forest: an Ecological Study, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, 1996.
- RITCHIE, M.E.; TILMAN, D. 1995. Responses of legumes to herbivores and nutrients during succession on a nitrogen-poor soil. *Ecology* 76:2648–2655.
- RITCHIE, M.E.; TILMAN, D.; KNOPS, J.M.H. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165–177.
- RIZZINI, C. T. 1997. Tratado de fitogeografia do Brasil. 2ª Edição. Âmbito Cultural Edições Ltda, Rio de Janeiro.
- SCARANO, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian atlantic rain forest. *annals of Botany* 90:517-524.
- SCHENK, H.J.; MAHALL, B.E. 2002. Positive and negative plant interactions contribute to a north-south patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* 132:402–410.
- SCHMITZ, O.J.; HAWLENA, D.; TRUSSELL, G.C. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters* 13:1199–1209.
- SHUGART, H.H. 2011. Succession, phenomenon of. *Encyclopedia of biodiversity* 5:541-552.
- SILVEIRA, M. 2003. Vegetação e flora das campinaranas do Sudoeste Amazônico (JU-008). Disponível online em: www.nybg.org/bsci/pdfs/vegetaçãofloracampinas.pdf
- SKARPE, C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2:565-572.
- SMIT, C.; VANDENBERGHE, C.; OUDEN, J.; MULLER-SCHARER, H. 2007. Nurse plants, tree samplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152: 265-273.
- SOBRADO, M.A. 2008. Leaf characteristics and diurnal variation of chlorophyll fluorescence in leaves of the ‘Bana’ vegetation of the Amazon region. *Photosynthetica* 46(2):202-207.

- SOLIVERES, S.; DESOTO, L.; MAESTRE, F.T.; OLANO, J.M. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics** 12:227–234.
- STANTON, M.L. 2003. Interacting guilds: moving beyond the pairwise perspective on mutualisms. *American Naturalist* 162:10-23.
- STEEGE, H.T.; SABATIER, D.; CASTELLANOS, H.; VAN, A.T.; DUIVENVOORDEN, J.; DE, O.A.A.; EK, R.; LILWAH, R.; MAAS, P.; MORI, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16:801-828.
- STOLL, P.; PRATI, D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82:319–327.
- STROPP, J.; SLEEN, P.V.; ASSUNÇÃO, P.A.; SILVA, A.L.; STEEGE, H.T. 2011. Tree communities of white-sand and terra firme forest of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41(4):521-544.
- TEWKSbury, J.J.; LLOYD, J.D. 2001. Positive interactions under nurseplants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127:425-434.
- TIELBÖRGER, K.; KADMON, R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544-1553.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101:10854–10861.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125:827–852.
- TIRADO, R.; PUGNAIRE, F.I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136:296–301.
- UHL, C.; CLARK, K.; CLARK, H.; MURPHY, P. 1981, Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazonian Basin. *Journal of Ecology* 69:631-649.
- URCELAY, C.; DIAZ, S. 2003. The mycorrhizal dependence of subordinates determines the effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant diversity. *Ecology Letters* 6:388–391.
- VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96:489–494.
- VERDÚ, M.; JORDANO, P.; VALIENTE-BANUET, A. 2010. The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *Journal of Ecology* 98:1454-1461.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

VICENTINI, A. 2004. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú, In: S.H. BORGES; S. IWANAGA; C.C. DURIGAN & M.R. PINHEIRO (Eds). Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia. Manaus, Fundação Vitória Amazônica, WWF-Brasil, USAID, p. 105-131.

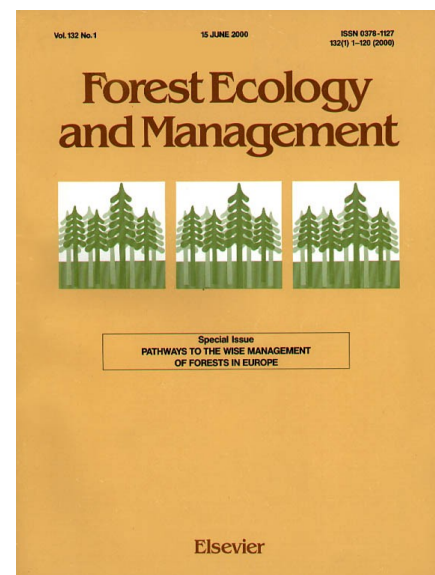
VIEIRA, D.L.M.; SCARIOT, A. 2007. Principles of natural regeneration of Tropical Dry Forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11–20.

WANG, X.; WIEGAND, T.; HAO, Z.; LI, B.; YE, J.; LIN, F. 2010. Spatial associations in an old-growth temperate forest, Northeastern China. *Journal of Ecology* 98:674–686.

ZALUAR, H.L.T.; SCARANO, F.R. 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de busca por espécies focais. In ecologia de restingas e lagoas costeiras (F.a. esteves & L.D. Lacerda, eds). nupem-UFRJ, Rio de Janeiro, p.3-23.

MANUSCRITO I

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO: FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT



Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

SUCESSÃO VEGETACIONAL EM SOLOS OLIGOTRÓFICOS PÓS-QUEIMADA, ITABAIANA, SERGIPE, BRASIL.

Tulio Vinicius Paes Dantas^{a,*}; Tácio Oliveira da Silva^b; Adauto de Souza Ribeiro^c; Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio^d e Elcida de Lima Araújo^e

^a Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av Dom Manoel de Medeiros, S/n Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

^b Departamento de Agronomia, Universidade Federal de Sergipe, Av Marechal Rondon, S/n Rosa Elze, São Cristóvão, Sergipe, Brasil

^c Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe, Av Marechal Rondon, S/n Rosa Elze, São Cristóvão, Sergipe, Brasil

^d Departamento de Energia Nuclear, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Luís Freire 1000, Recife, Pernambuco, Brasil

^e Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av Dom Manoel de Medeiros, S/n Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

* Autor para correspondência (tuliovpd@hotmail.com; fone + 55 79 32315870)

Resumo

Para regiões temperadas de solos oligotróficos são descritos dois modelos de sucessão secundária pós-fogo, que dependem principalmente da capacidade de tolerância das plantas e da intensidade do distúrbio, mas pouco se sabe se estes modelos podem ser aplicados em ambientes tropicais igualmente oligotróficos. Um modelo é caracterizado pela rápida recuperação da composição florística, devido à resistência das plantas ao fogo. No outro modelo, o fogo causa ampla mortalidade das plantas e a sucessão secundária ocorre por recrutamento de espécies pioneiras e posteriormente substituição por espécies mais tardias. O objetivo deste estudo foi verificar, por meio de análises florísticas, da estrutura vegetacional e do solo, qual modelo melhor se adequa à sucessão secundária de vegetação sobre solos oligotróficos de região tropical e quais parâmetros da vegetação melhor permitem verificar as diferenças no tempo de regeneração. O estudo foi desenvolvido no estado de Sergipe, Nordeste do Brasil, em três áreas de vegetação arbustivo-arbórea sobre solos oligotróficos, com históricos de fogo e diferentes tempos de regeneração. A sucessão obedeceu ao modelo de substituição de espécie por recrutamento de sementes do banco ou oriundas de outras áreas, nos locais de solo desnudo. O recrutamento contínuo causou mudanças nas relações de abundância e dominância das populações ao longo do processo sucessional. Os parâmetros que melhor permitiram avaliar a sucessão da vegetação foram a altura e a densidade dos indivíduos que aumentaram com o tempo de regeneração, ao contrário do diâmetro do tronco e do número de perfilhamentos.

Palavras-chave:

Regeneração, fogo, resistência a distúrbios, resiliência

1. Introdução

Perturbações antrópicas são cada vez mais frequentes em todos os tipos de vegetação do mundo e, dependendo do tipo, intensidade e frequência podem alterar a composição de espécies e a abundância das populações (Accatino et al., 2010; Kreyling et al., 2011). Atualmente, as perturbações antrópicas são admitidas como um fator extremamente preocupante por modificar as condições ambientais, ameaçando o *status* sucessional das florestas e a conservação da diversidade biológica. Em muitas áreas, as atividades antrópicas são descontinuadas e a vegetação nativa volta a se regenerar, mas pouco se sabe sobre a capacidade e o tempo necessário para a regeneração de uma vegetação semelhante à que ocupava a área antes da antropização (d'Oliveira et al., 2011), sobretudo, em ambientes tropicais sazonalmente secos, com solos arenosos oligotróficos e com vegetação perenifolia (Daly & Mitchell, 2000).

Estudos sobre o processo sucessional de áreas antrópicas são cada vez mais relevantes porque permitem evidenciar mudanças quali-quantitativas sequenciadas na composição e na estrutura da comunidade (Schulze et al., 2005; Pickett et al., 2009), possibilitando avaliar a magnitude do impacto da perturbação sobre os processos ecológicos que possibilitam a renovação das populações e o funcionamento do ecossistema, o que torna possível indicar ações para a conservação, recomposição e manejo sustentável da vegetação (Finegan, 1984; Baasch et al., 2010). Durante todo o processo sucessional ocorrem interações inter e intraespecífica na comunidade que refletem as condições abióticas do ambiente. Logo, mudanças imprevisíveis na composição de espécies e ou nas condições ambientais podem modificar a sequência do processo sucessional, limitando sua previsibilidade (Pickett et al., 1989; Kreyling et al., 2011).

Em áreas restritivas quanto à disponibilidade de água e nutrientes, como áreas arenosas com solos oligotróficos, o modelo de sucessão pós-distúrbio pode variar em função do fator de perturbação e das condições abióticas locais (Keeley et al., 2005). A dinâmica sucessional pós-distúrbios em vegetações sobre solos oligotróficos em climas mediterrâneos é bem conhecida e obedece a dois modelos distintos (Lloret et al., 2005; Biganzoli et al., 2009), mas que podem ocorrer complementarmente (Baeza et al., 2007).

O primeiro destes modelos propõe haver rápida recuperação das espécies presentes antes do distúrbio (Capitanio & Carcillet, 2008), ocasionando alta similaridade florística e restabelecimento rápido da densidade (Keeley et al., 2005). Este modelo de sucessão é baseado na manutenção de espécies tolerantes aos distúrbios, resultando na alta resiliência da vegetação de áreas com solos oligotróficos (Maguire & Menges, 2011). No outro modelo, a

sucessão pós-distúrbio ocorre por substituição de espécies, na qual espécies pioneiras escleromorfas são gradualmente substituídas por espécies secundárias menos escleromorfas, em um lento processo de convergência da composição florística em direção à composição anterior ao distúrbio, motivado, dentre outras coisas, pelo aumento do teor nutricional dos solos ocasionado pelo gradual acúmulo de matéria orgânica nos mesmos (Gleeson & Tilman, 1990; Berendse, 1998; Keeley et al., 2005). Este modelo ocorre quando espécies tolerantes não estão presentes ou foram completamente danificadas pelo distúrbio (De Luiz et al., 2006), sendo as principais espécies responsáveis pelo processo de regeneração recrutadas por germinação. O modelo de sucessão por germinação assemelha-se ao modelo geral de sucessão de ambientes tropicais (Richards, 1996; Schazdon, 2008), que presume substituição de espécies à medida que aumenta a idade da floresta, com maior densidade populacional na fase inicial de sucessão e menor densidade nas florestas maduras, devido à competição, sobretudo por espaço.

Apesar das evidências registradas sobre a dinâmica sucessional da vegetação de áreas oligotróficas temperadas, o baixo número de estudos existentes em regiões tropicais (Daly & Mitchell, 2000) não permite afirmar qual modelo segue a sucessão em áreas antrópicas e com solos oligotróficos nestas regiões. Assim, este estudo objetivou descrever o processo sucessional em áreas oligotróficas tropicais perturbadas pela ação do fogo, associando-o às mudanças na fertilidade dos solos. Visando avaliar seu enquadramento nos modelos sucessionais existentes para regiões temperadas e determinar quais os parâmetros que melhor permitem compreender a dinâmica do processo sucessional.

2. Material e Métodos

2.1. Local de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional Serra de Itabaiana, no Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil, em torno das latitudes e longitudes de 10°40'S e 37°25'O, ocupando trechos de 5 municípios: Areia Branca, Campo do Brito, Itabaiana, Itaporanga d'Ajuda e Laranjeiras. O Parque abrange uma área total de 7.966 ha e engloba três serras contínuas: Cajueiro, Comprida e a de Itabaiana (maior delas), com altitude máxima de 670m. O clima da região é tropical, com verão seco e moderado excedente hídrico no inverno, com índice pluviométrico de Thorntwaite (Im) entre - 1,3 e 8,8, caracterizado por uma precipitação média anual entre 1.100 e 1.300 mm e evapotranspiração anual média de 800

mm (Dantas et al., 2010). O Parque está protegido por lei desde 1978 e possui programas de monitoramento para evitar ações de queimadas e de desmatamento.

No Parque existem áreas com Neossolos Quartzarênicos formados por areias quartzosas distróficas, excessivamente drenados, moderados a extremamente ácidos e de baixa fertilidade natural (EMBRAPA, 1975). Essas áreas arenosas localmente são designadas de Areias Brancas e dentro do Parque ocorrem de forma disjunta na face leste das serras de Itabaiana e Comprida, entre o domo e as matas de pé-de-serra, em altitudes próximas aos 200 m, ocupando cerca de 347 ha (Dantas & Ribeiro, 2010a). A vegetação estabelecida nas Areias Brancas é escleromorfa, com composição florística e fisionomia similar às vegetações de restingas do estado (Dantas et al., 2010). O fogo não ocorre naturalmente na vegetação, mas é usado pelas comunidades do entorno para desenvolver atividades de caça e agropecuária.

Foram selecionadas três áreas de Areias Brancas com histórico de perturbação por fogo semelhante, mas com tempo diferenciado de regeneração pós-distúrbio (White & Ribeiro, 2011). A área que sofreu perturbação mais recente, devido a um grande incêndio provocado em 2005, será denominada neste estudo de “aberta”, representando a área em estágio inicial de sucessão. A segunda área sofreu incêndios ocasionais até 1994, apesar de ser protegida desde 1978, e será denominada “intermediária”, representando a área em estágio de sucessão intermediária. A terceira área, denominada neste estudo de “fechada”, localiza-se próxima à sede do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) e há mais de 30 anos não foi perturbada pelo fogo, sendo considerada a mais preservada e em estágio de sucessão mais avançada.

As áreas possuem diferenças fisionômicas e em sua matriz do entorno. A área aberta está situada em uma área limítrofe do Parque, fazendo fronteira com matas estacionais, campos de encostas e pastagens. Sua fisionomia é caracterizada pela alta densidade de gramíneas e vegetação lenhosa composta por arbustos distribuídos isoladamente ou em pequenos grupamentos, sob os quais se concentra a serrapilheira. A área intermediária está inserida em uma matriz de matas estacionais e campos de encostas, a densidade de gramíneas é baixa e a vegetação lenhosa é mais desenvolvida que na área aberta. Os arbustos da área intermediária ocorrem agrupados em moitas densas, que concentram a serapilheira. A área fechada ocorre próxima a matas estacionais e apresenta cobertura contínua de vegetação lenhosa e serapilheira, não sendo possível visualizar a formação de grupamentos como nas duas outras áreas.

2.2. Protocolo de amostragem

Em cada uma das três áreas foi demarcada uma parcela de 100x20m, subdividida em 20 subparcelas contínuas de 10x10m. Em cada parcela foram marcados todos os indivíduos que apresentaram circunferência de pelo menos uma das ramificações (perfilhamentos) do tronco ao nível do solo (CAS), maior ou igual a 9 cm. As plantas marcadas foram mensuradas quanto à altura, CAS e número de perfilhamentos.

Amostras de solo na profundidade de 0-20 cm foram retiradas do centro de nove parcelas selecionadas aleatoriamente em cada área. As amostras foram preparadas para a determinação das características químicas seguindo o manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes da EMBRAPA (Silva, 2009). O pH foi determinado em H₂O; fósforo, potássio, cálcio e magnésio foram extraídos em solução Mehlich 1 e determinados por colorimetria e fotometria de absorção atômica; Al³⁺ foi extraído com KCl e determinado por colorimetria; H+Al foi extraído com solução de acetato de potássio; carbono total foi determinado pelo método volumétrico por bicromato de potássio e nitrogênio total pelo método de Kjeldahl.

2.3. Análise dos dados

Para caracterizar a estrutura da vegetação de cada área foram calculados os parâmetros densidade, frequência, dominância e o Índice de Valor de Importância de cada espécie (Mueller-Dombois & Elleberg, 1974). A razão riqueza de espécie/densidade de cada área foi comparada por curvas de rarefação, com 95% de intervalo de confiança, usando as fórmulas analíticas de Colwell et al. (2004), através do Software EstimateS (Colwell, 2006). Diferenças na estrutura da vegetação e nas características químicas do solo entre as áreas foram avaliadas pelos testes Kruskal-Wallis (K-W) e de comparação de médias SNK (Student-Newman-Keuls). Diferenças na proporção de indivíduos por classes diamétricas e de altura foram avaliadas pelo teste qui-quadrado (χ^2) em tabelas de contingência. Os testes K-M e χ^2 foram avaliados ao nível de significância de 0,05.

Foi realizada uma análise de agrupamento das parcelas, pelo método hierárquico da ligação média, com base na matriz de similaridade de Bray-Curtis. O objetivo da análise de agrupamento é agrupar as parcelas mais similares, verificando a existência de grupos formados por parcelas de diferentes áreas. A significância da similaridade entre os grupos foi verificada usando a análise bi-caudal de similaridade (ANOSIM). A análise de agrupamento, e a ANOSIM foram realizados utilizando-se o software PRIMER-E v.6 (PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK).

3. Resultados

3.1. Atributos químicos dos solos

Os solos das três áreas não diferiram quanto ao pH, Al^{3+} e H+Al (Tabela 1). A acidez é média e não há toxicidade por alumínio. Os solos da área aberta tiveram teores de carbono orgânico, N total, cálcio, potássio e magnésio significativamente maiores que os solos da área intermediária, e também maiores valores de cálcio e da razão C/N que a área fechada.

3.2. Riqueza e similaridade florística

A área aberta foi a mais rica, com 26 espécies, seguida da área fechada, com 23 espécies, e da área intermediária, com 20 espécies. Juntas, as áreas tinham 33 espécies, distribuídas em 31 gêneros e 24 famílias, e as famílias com maior riqueza foram Fabaceae e Myrtaceae, com quatro e três espécies, respectivamente. O gráfico da rarefação (Figura 1) indicou aumento da riqueza de espécies com menor número de indivíduos amostrados na área aberta e razões riqueza/densidade similares nas outras duas áreas.

A análise de agrupamento entre as parcelas (Figura 2) identificou que as áreas com tempo de regeneração diferente possuem pouca similaridade entre suas parcelas de amostragem. Por outro lado, as parcelas de amostragem em cada área foram geralmente similares entre si. A Análise de Similaridade (ANOSIM) resultou em R global de 0,41 ($p = 0,01$), indicando diferença significativa entre as áreas com tempo de regeneração diferenciado. As áreas jovem e intermediária foram relativamente mais similares ($R = 0,29$; $p = 0,01$), seguida das áreas jovem e madura ($R = 0,38$; $p = 0,01$) e das áreas intermediária e madura ($R = 0,59$; $p = 0,01$), que foram menos similares.

3.3. Estrutura da vegetação

Na área aberta, a densidade (580 ind. ha^{-1}) foi significativamente menor que nas áreas intermediária e fechada, correspondendo a apenas 53% e 31% das densidades nestas áreas, respectivamente. Houve aumento progressivo da abundância de indivíduos por classe diamétrica com o maior tempo de sucessão (Figura 3), porém a estrutura diamétrica ($K-W = 1,93$; $p = 0,37$) e a proporção de indivíduos por classe ($\chi^2 = 12,8$; $p = 0,54$) das três áreas não diferiram.

O perfilhamento de caule das plantas foi freqüente nas três áreas, sendo registrado que 54% dos indivíduos amostrados possuíam pelo menos duas ramificações de caule ao nível do solo. Entre as áreas, a aberta teve número médio de perfilhos por indivíduo (2,76) significativamente maior ($p = 0,00$) que os registrados na área intermediária (2,16) e na fechada (2,34). Entre as espécies mais abundantes, *Kielmeyera rugosa* e *Ouratea cuspidata* tiveram diferenças significativas na quantidade de perfilhamentos entre as áreas, tendo maior número de perfilhamentos na área aberta. As demais espécies não apresentaram diferenças significativas na quantidade de perfilhamentos entre as áreas (Tabela 2).

As plantas da área fechada tiveram altura média (3,5 m) significativamente maior (K-W = 74,38; $p = 0,00$) que as da área aberta (2,5 m) e intermediária (2,8 m) que não diferiram entre si. A principal diferença entre a altura dos indivíduos das áreas foi a proporção de arbustos e árvores de até dois metros, a qual diminuiu nas áreas de maior tempo de regeneração ($\chi^2 = 60,53$; $p < 0,001$). Menos de 1% dos indivíduos amostrados tinham alturas superiores a 6 m (Figura 4).

Nas três áreas, poucas espécies apresentaram elevado VI (Tabela 3). Na área fechada, três espécies somavam mais de 50% do VI, enquanto na área aberta e na intermediária cinco e quatro espécies, respectivamente, responderam por 50% do VI da comunidade. *Coccoloba laevis* foi a espécie com maior VI nas três áreas, devido principalmente ao peso do parâmetro densidade, apesar da densidade populacional ter sido inferior a de *Kielmeyera rugosa* na área intermediária. A ordem de importância das espécies foi diferente, evidenciando variações na dominância e abundância das populações.

4. Discussão

4.1. Atributos químicos do solo

As diferenças entre as áreas dos elementos disponíveis apenas em formas inorgânicas como Ca, Mg e Na, provavelmente se origina no momento de formação dos substratos e são independentes das variáveis bióticas. Entretanto as diferenças de concentração dos elementos disponíveis em moléculas orgânicas como P, N e C possivelmente decorrem da influência interativa do fator fogo com o tempo decorrido do processo sucessional.

Entre os atributos químicos do solo o que melhor demonstra as mudanças na cobertura vegetal entre os tempos de sucessão pós-fogo neste estudo é a razão carbono/nitrogênio. Esperavam-se maiores valores de C/N na área fechada, devido aos maiores estoques de serapilheira e à maior densidade vegetacional (Tabela 1). Entretanto, a área aberta apresentou

C/N significativamente superior, mostrando que a relação entre a razão C/N e idade da floresta necessariamente não é direta. Este maior valor de C/N da área aberta, com regeneração mais recente, pode ser ocasionado pelo efeito do fogo na re-disponibilização dos nutrientes estocados nos tecidos vegetais (Knicker, 2007). Segundo Neary et al. (1999), imediatamente após o fogo, o carbono dos tecidos estruturais das plantas é acumulado sobre o solo em forma de cinzas, carvões e fragmentos orgânicos, enquanto que o nitrogênio é volatilizado e parcialmente disponibilizado no solo. As concentrações de carbono e nitrogênio pós-fogo tendem a diminuir progressivamente por fatores como lixiviação e vento, mas a velocidade da perda não é a mesma, ficando o carbono mais tempo no sistema (Homann et al., 2010), ocasionando, desta forma, maiores valores na relação C/N.

Além do carbono e do nitrogênio, imediatamente após o fogo, outros nutrientes como fósforo, potássio, cálcio e magnésio, também são re-disponibilizados no sistema (Certini, 2005). Este efeito pode ter sido responsável pela maior fertilidade geral da área aberta que das áreas intermediária e fechada (Tabela 1).

A menor fertilidade do solo na área intermediária que das outras áreas, tanto em compostos inorgânicos quanto orgânicos, deve ser efeito da perda contínua de nutrientes por lixiviação, tendo os nutrientes sido gradualmente carregados para fora do sistema antes que as plantas re-colonizadoras do ambiente pudessem absorver (Landsberg & Tiedemann, 2000). Por outro lado, os maiores teores de nutrientes encontrados na área fechada que na área intermediária, a pesar do maior tempo de lixiviação, podem ser efeito da absorção de nutrientes de camadas mais profundas do solo pelo sistema radicular das plantas e posterior ciclagem para a superfície do solo pela queda da serapilheira, característica bem documentada para regiões de solos pobres em nutrientes (Joggáby & Jackson, 2004).

4.2. Atributos bióticos: similaridade florística, riqueza e estrutura da comunidade

A significativa diferença na similaridade da comunidade arbustivo-arbórea, a variação na ordem de importância das espécies e a diferença na densidade de indivíduos entre as três áreas com tempo de regeneração diferentes evidenciaram que o modo de sucessão das Areias Brancas enquadra-se quase que perfeitamente no modelo de substituição de espécies e recolonização por germinação para solos oligotróficos arenosos, conforme descrito por Gleeson & Tilman (1990) e Keeley et al. (2005). Entretanto, a adequação da sucessão das Areias Brancas a este modelo pode ser resultado do tipo de perturbação ao qual esta vegetação é submetida. No modelo de sucessão por substituição de espécie (Berendse, 1998; Keeley et al., 2005), o fator antrópico indutor da sucessão geralmente causa morte das plantas pré-

existentes, impedindo a recuperação dos indivíduos. No modelo de sucessão por recuperação da composição florística, seguida de re-estabelecimento rápido da densidade (Capitanio & Carcillet, 2008; Maguire & Menges, 2011), o fator de perturbação não danifica completamente as plantas, permitindo a sobrevivência e recuperação de alguns indivíduos. Neste estudo, o fator de perturbação foi o fogo, que pode induzir alterações na fertilidade do solo (Knicker, 2007; Pivello et al., 2010) e na dinâmica no banco de sementes (Navarra et al., 2011), bem como possibilitar o aumento do número de perfilhamentos do caule das plantas sobreviventes (Lawes & Clark, 2011) e até uma rápida recomposição florística, quando as espécies são tolerantes a este fator (Maguire & Menges, 2011).

A diferença significativa na similaridade entre as áreas pode indicar algum nível de heterogeneidade entre as áreas, e/ou o efeito do tempo de sucessão na composição e abundância de espécies. A heterogeneidade ambiental entre as áreas avaliadas está restrita a diferenças parciais na concentração de alguns nutrientes do solo e na ocorrência de áreas antrópicas de pastagens na adjacência da área jovem. Em contrapartida, as áreas não diferem nas condições climáticas, de influência antrópica ou de origem e tempo de formação do substrato (EMBRAPA, 1975).

A pastagem próxima da área jovem pode ter contribuído com sementes ou propágulos de espécies não encontradas nas áreas intermediária e madura, como exemplo: *Sapium sp.* e *Bonnetia stricta*, espécies não tipicamente observadas nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana (Dantas et al., 2010), mas que são localmente abundantes nas pastagens. Indicando que a matriz do entorno pode ser um fator que influencia o processo de sucessão pós-distúrbio nas vegetações sobre solos oligotróficos, embora, nenhuma das duas espécies citada tenha alta abundância na área.

Outra diferença entre as áreas é a concentração de nutrientes no solo, principalmente entre a área intermediária e as áreas jovem e madura. A menor disponibilidade de nutrientes da área intermediária pode dificultar o estabelecimento ou sobrevivência de algumas espécies, assim como pode favorecer o desenvolvimento de espécies mais tolerantes, causando uma possível diferença na composição e abundância de espécies em relação às áreas mais férteis. Contudo, a diferença de concentração de nutrientes não é independente do distúrbio e do tempo de sucessão (explicado anteriormente), e desta forma, não se pode desassociar as alterações de fertilidade do processo de perturbação e regeneração da vegetação.

A despeito da pequena heterogeneidade, as dissimilaridades de composição e abundância entre as áreas se devem, quase que exclusivamente, ao processo sucessional, ressalvando-se a possibilidade de colonizações estocásticas. Assim sendo, pode-se inferir que as diferenças de similaridade entre as áreas ocorreram inicialmente pelo efeito do fogo,

ficando clara a baixa tolerância ao fogo das espécies arbustivo-arbóreas das Areias Brancas, característica que dificulta as rápidas recomposições da riqueza de espécies e da abundância das populações das áreas afetadas. A recolonização pós-fogo das áreas tende a ocorrer por germinação das sementes de espécies pioneiras, oriundas do banco ou dispersas das áreas de entorno.

Alguns dos atributos estruturais também não permitem enquadrar a sucessão pós-fogo da vegetação das Areias Brancas no modelo de sucessão por recuperação rápida da florística, descrita para ambientes oligotróficos conforme definido por Herath et al. (2009) e Maguire & Menges (2011). Como exemplo, a riqueza de espécies, que não se manteve constante com a idade da floresta. Ao contrário, a área aberta, com regeneração mais recente, apresentou maior número de espécies (26) e maior razão riqueza de espécie/densidade (Figura 1) que as duas outras áreas com maior tempo de regeneração (intermediária – 20 espécies e fechada – 23 espécies), mostrando que a sucessão vegetacional nos solos oligotróficos envolve também perda de espécies.

Catford et al. (2012) explicaram que a eliminação de espécies dominantes provocada pelo fogo permite que espécies menos competitivas, inclusive alienígenas, colonizem a área, favorecendo uma maior riqueza de espécies no início do processo sucessional. O fogo também melhora temporariamente a fertilidade do solo, como pode ter ocorrido na área aberta, favorecendo a colonização por espécies mais exigentes quanto à condição nutricional do solo, o que pode levar ao aumento temporário da riqueza de espécies.

A principal diferenciação estrutural entre as três áreas foi a densidade total de indivíduos que aumentou significativamente à medida que a vegetação avançava em seu processo sucessional. Esta característica difere do modelo geral de sucessão indicado para as florestas tropicais, que presume redução de densidade com o amadurecimento da floresta, devido ao acúmulo de biomassa aérea das plantas e a competição por espaço (Richards, 1996; Schazdon, 2008). Já existe estudo (Dai et al., 2009) para ambiente sazonal oligotrófico que registra aumento de densidade durante a sucessão, da mesma maneira que o observado na vegetação do presente estudo. Para Dai et al. (2009), as populações de vegetação sob condições estressantes, como aridez ou baixa fertilidade do solo, tendem a apresentar padrão de distribuição em moitas, existindo muitos espaços abertos entre elas. A baixa disponibilidade de nutrientes do solo nos espaços abertos limita o recrutamento e a sobrevivência de indivíduos, enquanto a melhoria da fertilidade abaixo da copa das plantas que colonizam os espaços abertos parece favorecer interações positivas facilitadoras entre as plantas (Callaway, 2007; Bonanomi et al., 2011), contribuindo para o crescente aumento da densidade e a agregação das plantas (Scarano, 2002; Vicente et al., 2005; Dantas & Ribeiro,

2010b) ao longo da sucessão. Embora isto possa ter ocorrido nas áreas de Areia Branca, essas interações não foram mensuradas nesse estudo.

A maior abundância de indivíduos nas classes de pequenos diâmetros é comumente associada a vegetações em estágios iniciais de sucessão (Chazdon, 2008). Porém, neste estudo, a área madura teve significativamente maior abundância de indivíduos de caules finos que o registrado para as áreas com menor tempo de sucessão. Esta característica contraditória aos modelos gerais de sucessão, deve-se ao contínuo recrutamento nas áreas desnudas entre moitas e ao aumento da densidade sob as copas ao longo da sucessão, indicando grande importância do recrutamento no processo de regeneração nestes solos arenosos oligotróficos. Mesmo havendo diferença na abundância de indivíduos por classes diamétrica, a proporção entre estas classes não se alterou, mostrando que nem sempre a distribuição diamétrica pode ser utilizada como parâmetro para avaliar diferenças estruturais no processo sucessional deste tipo de vegetação. Ao contrário da distribuição diamétrica, as alturas dos indivíduos diferiram entre as áreas, sendo maiores na área fechada apesar de não ocorrer estratificação na distribuição das alturas, como registrado para algumas florestas tropicais maduras (Richards, 1996).

Com exceção de *Coccoloba laevis*, houve alteração na ordem de importância ecológica das espécies entre os estágios sucessionais (Tabela 3). As espécies dominantes do estágio de sucessão mais avançado (*C. laevis*, *Chamaecrista cytisoides* e *Agarista revoluta*) são tão escleromorfas quanto as dominantes do estágio inicial, não corroborando com a hipótese de Berendse (1998) de substituição das espécies mais escleromorfas por espécies menos escleromorfas, com o avanço da sucessão. O desacordo com a hipótese de Berendse pode ter ocorrido porque as diferenças de fertilidade que promoveriam a substituição de espécies escleromorfas por menos-escleromorfas não foram marcantes nas áreas de estudo.

Uma característica frequente na estrutura e na fisionomia das três áreas foi a ocorrência de perfilhamento de caule nas plantas. O perfilhamento do caule é favorecido por injúrias causadas principalmente por fogo e corte da vegetação (Kennard et al., 2002; Figueroa et al., 2006). Contudo, Lawes & Clark (2011) afirmaram que plantas com perfilhamento de caule também podem ocorrer sem que necessariamente tenha havido algum tipo de perturbação, sendo uma característica frequente em ambientes de menor produtividade, como locais de solo oligotrófico ou com déficit hídrico acentuado (Bellingham & Sparrow, 2009) e é registrada tanto em vegetações tropicais (Figueroa et al., 2006; Poorter et al., 2010; Almeida et al., 2011) quanto em vegetações temperadas (Capitaniao & Carcaillet, 2008; Nzunda & Lawes, 2011; Coomes & Bellingham, 2011). A maior quantidade de perfilhamentos na área aberta que nas áreas intermediária e fechada ocorreu porque espécies

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

como *Kielmeyera rugosa* e *Ouratea cuspidata* tinham significativamente mais perfilhamentos na área aberta que nas outras áreas, como resposta ao efeito do fogo. Nas áreas intermediária e fechada, a maior parte dos indivíduos destas espécies provavelmente foi recrutada posteriormente ao evento do fogo, apresentando menor número de perfilhamentos. Embora estas espécies tenham se mostrado sensíveis ao fogo, a maioria não teve números de perfilhamento diferente entre as áreas, indicando que possuir perfilhamento de caule é uma característica natural das espécies para este ambiente, não sendo dependente do efeito do fogo. Portanto, a maior quantidade de caules cespitosos da área aberta somente ocorreu pela elevada abundância das poucas espécies sensíveis ao fogo; caso estas espécies não fossem abundantes, não haveria diferença na quantidade de perfilhamentos entre áreas com tempos de regeneração distintos. Deste modo, não é possível indicar o número de perfilhamentos como um bom parâmetro para avaliar a idade sucessional desta vegetação.

5. Conclusão

A sucessão pós-fogo nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana se assemelhou ao modelo de sucessão por substituição de espécies, no qual o fogo causa a mortalidade da maioria das plantas, e o processo de recolonização ocorre, provavelmente, por recrutamento de espécies do banco de sementes, ocorrendo posteriores alterações nas abundâncias populacionais e na densidade da comunidade com o avanço da idade de regeneração. Os parâmetros que melhor permitem visualizar as diferenças estruturais do tempo de sucessão desta vegetação foram: a similaridade de Bray-Curtis, a variação na ordem de importância das espécies, a densidade e a altura dos indivíduos. Em contrapartida, as distribuições diamétricas e a frequência de perfilhamentos não se mostraram como parâmetros eficientes para a identificação de áreas com tempo de sucessão diferenciado para a vegetação sobre solo oligotrófico em questão.

Agradecimentos

Agradecemos ao CNPq pelo financiamento ao autor; aos técnicos e estagiários do Laboratório de Análises de Solo da UFS, ao ICMBio pela logística e a José Elvino do Nascimento pelo auxílio em campo.

Referências

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Accatino, F., Michele, C.D., Vezolli, R., Donzelli, D. & Scholes, R.J. 2010. Tree-grass co-existence in savanna: interactions of rain and fire. *Journal of Theoretical Biology* 267, 235–242.
- Almeida-Jr, E.B., Santos-Filho, F.S., Araújo, E.L. & Zickel, C.S. 2011. Structural characterization of the woody plants in restinga of Brazil. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 3: 95-103.
- Baasch, A., Tischew, S. & Bruelheide, H. 2010. Twelve years of succession on sandy substrates in a postmining landscape: a Markov chain analysis. *Ecological Applications* 20: 1136–1147.
- Baeza, M.J., A. Valdecantos, J.A. Alloza and V.R. Vallejo. 2007. Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. *Journal of Vegetation Science* 18: 243-252.
- Bellingham, P.J., Sparrow, A.D. 2009 Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients, and disturbance. *Journal of Ecology* 97: 472-483.
- Berendse, F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry* 42:73–88.
- Biganzoli, F., Wiegand, T., Batista, W.B. 2009. Firemediated interactions between shrubs in a South American temperate savannah. *Oikos* 118:1383–1395.
- Bonanomi, G., Incerte, G., Mazzoleni, S. 2011. Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology* 212, 1777–1790.
- Callaway, R. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Capitanio, R., Carcaillet, C. 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: a discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, 255, 432–439.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143, 1-10
- Chapi, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P.M. 2011. Plant nutrient use. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* 2, 229-258.
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In W. P. Carson and S. A. Schnitzer (Eds.) *Tropical forest community ecology*. Blackwell, Malden, Massachusetts. 384–408.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. version 8. <http://purl.oclc.org/estimates>. (Accessed in 25/01/12).
- Colwell, R.K., Mao, C.X., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85, 2717–2727.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Coomes, D.A., Bellingham, P.J. 2011. Temperate and tropical Podocarps: How ecologically alike are they? In: Turner, B.L., Cernusak, L.A. (eds.), Ecology of the Podocarpaceae in Tropical Forests. Smithsonian Contributions to Botany, No. 95. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington, D.C. 119–140.
- D’oliveira, M.V.N., Alvarado, E.C., Santos, J.C., Carvalho-Jr, J.A. 2011. Forest natural regeneration and biomass production after slash and burn in a seasonally dry forest in the Southern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 261: 1490-1498.
- Dai X., Jia X., Zhang W., Bai Y., Zhang J., Wang Y., Wang G. 2009. Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine above-ground biomass-density relationship in stressful environments. *Biological Letters* 5:571-573
- Daly, D.C., Mitchell, J.D. 2000. Lowland vegetation of tropical South America: an overview. In D. Lentz, (eds.) *Imperfect balance: landscape transformations in the pre-Columbian Americas*. Columbia University Press, New York 391–454
- Dantas, T.V.P., Nascimento-Junior, J.E., Ribeiro, A.S., Prata, A.P.N. 2010. Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana/Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 33, 575-588
- Dantas, T.V.P., Ribeiro, A.S. 2010a. Caracterização da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe – Brasil. *Biotemas* 23, 9-18
- Dantas, T.V.P., Ribeiro, A.S. 2010b. Estrutura populacional de *Kielmeyera rugosa* Choisy (Clusiaceae) no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Estado de Sergipe. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 32:141-146.
- De Luís. M., Raventós, J., Gonzalez-Hidalgo, J.C. 2006. Post-fire vegetation succession in Mediterranean gorse shrublands. *Acta Oecologica* 30, 54-61.
- EMBRAPA. 1975. Levantamento exploratório: reconhecimento de solos do estado de Sergipe. Boletim técnico. Embrapa/Sudene, Recife.
- Figueirôa, J.M., Pareyn, F.G.C., Araujo, E.L., Silva, C.E., Santos, V.F., Cutler, D.F., Barcat, A., Gasson, P. 2006. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil, *Forest Ecology and Management* 229, 294–303.
- Finegan, B. 1984. Succession. *Nature* 312, 109-115
- Gleeson, S.K., Tilman, D. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71, 1144–1155.
- Herath, D.N., Lamont, B.B., Enright, N.J. & Miller, B.P. 2009. Comparison of post-mine rehabilitated and natural shrubland communities in southwestern Australia. *Restoration Ecology* 17, 577–585.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Homann, P.S., Bormann, B.T., Darbyshire, R.L. & Morrisette, A. 2010. Forest soil carbon and nitrogen losses associated with wildfire and prescribed fire. *Soil Science Society of America Journal* 7, 1926-1934.
- Catford, J.A., Curtis C.D., Murphy, H.T., Sheppard, A.W., Hardesty, B.D., Westcott, D.A., Rejmánek, M., Bellingham, P.J., Pergl, J., Horvitz, C.C., Hulme, P.E. 2011. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14, 231-241.
- Jobbágy, E.G., Jackson, R.B. 2004. The uplift of soil nutrients by plants: biogeochemical consequences across scales. *Ecology* 85, 2380–89
- Keeley, J.E., Fotheringham, C.J., Baer-Keeley, M. 2005. Determinants of post-fire recovery and succession in Mediterranean-climate shrublands of California. *Ecological Applications* 15, 1515–1534.
- Kennard, D., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., Morales, F., 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162, 197–208.
- Knicker, H., 2007. Vegetation fires and burnings, how does char input affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? - a review. *Biogeochemistry* 85, 91-118
- Kreyling, J., Jentsch, A., Beierkühlein, C. 2012. Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events. *Ecology Letters* 14, 758-764.
- Landsberg, J.D., Tiedemann, A.R. 2000. Fire management. *in* G.E. Dissmeyer (eds.) *Drinking water from forest and grasslands: A synthesis of the scientific literature*. General Technical Report SRS- 39. Asheville, NC: USDA Forest Service, Southern Research Station. 124–138
- Lawes, M., Clarke, P. 2011. Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology* 212, 1937-1943.
- Lloret, F., Estevan, H., Vayreda, J., Terradas, J. 2005. Fire regenerative syndromes of forest woody species across fire and climatic gradients. *Oecologia*, 146, 461–468.
- Lopes, C.G.R., Ferraz, E.M.N., Castro, C.C., Lima, E.N., dos Santos, J.M.F.F., dos Santos, D.M., Araújo, E.L. 2012. Forest succession and distance from preserved patches in the Brazilian semiarid region. *Plant Ecology and Management* 271, 115-123.
- Maguire, A.J., Menges, E.S. 2011. Post-fire growth strategies of resprouting Florida scrub vegetation. *Fire Ecology* 7, 12-25.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley & Sons. New York.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Navarra, J.J., Kohfeldt, N., Menges, E.S., Quintana-Ascencio, P.F. 2011. Seed bank changes with time-since-fire in Florida rosemary scrub. *Fire Ecology* 7(2), 17-31. (As maiúsculas estavam tão estranhas que é bom verificar),
- Neary, D.G., Klopatek, C.C., DeBano, L.F., Ffolliott, P.F. 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management* 122, 51–71.
- Nzunda, E.F., Lawes, M.J. 2011. Costs of resprouting are traded off against reproduction in subtropical coastal dune forest trees. *Plant Ecology* 212:1991–2001.
- Pickett, S.T.A., Kolasa J., Armesto J., Colins S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54, 129–136
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Meiners, S.J. 2009. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science* 12: 9–21.
- Pivello, V.R., Oliveras, I., Miranda H.S., Haridasan M., Sato, M.N., Meirelles, S.T. 2010. Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant Soil* 337, 111-123
- Poorter, L., Kitajima, K., Mercado, P., Chubiña, J., Melgar, I., Prins, H.H.T. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91, 2613–2627.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest: an ecological study*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany* 90, 517-524.
- Schulze, E.D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant ecology*. Berlin/heidelberg: Springer.
- Silva, F.C. 2009. *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília, Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia.
- Vicente, A., Ribeiro, A.S., Santos, E.A. & Franco, C.R.P. 2005. Levantamento botânico In: C.M. Carvalho & J.C. Vilar (eds.) *Parque Nacional Serra de Itabaiana – Levantamento da Biota*. IBAMA, Biologia Geral e Experimental/UFS, 15-37.
- White, B.L.A., Ribeiro, A.S. 2011. Análise da precipitação e sua influência na ocorrência de incêndios florestais no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. *Revista Ambiente e Água* 6, 148-156.

Tabela 1. Análise química do Neossolo Quartzarênico sob diferentes estádios de regeneração da vegetação nativa no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. (CTC) capacidade de troca catiônica; (SB) soma de bases; (V) saturação de bases.

	UNIDADES	ÁREAS AMOSTRAIS		
		Jovem	Intermediária	Madura
PH (H ₂ O)	--	5,17 a	5,42 a	5,37 a
Calcio (Ca ²⁺)		2,58 a	0,38 b	1,15 b
Potássio (K ⁺)		0,0038 a	0,0020 b	0,0035 a
Magnésio (Mg ²⁺)		0,56 a	0,00 b	0,64 a
Alumínio (Al ³⁺)	cmol _c .dm ⁻³	0,28 a	0,13 a	0,22 a
Acidez potencial (H+Al)		3,72 a	1,26 a	2,52 a
(CTC)		3.44 a	0.51 b	2.02 a
(SB)		3.15 a	0.37 b	1.80 a
(V)	%	48.56 a	29.36 b	47.59 a
Fósforo (P)	Mg.dm ⁻³	24,47 ab	24,69 b	36,27 a
Carbono orgânico total		12,84 a	2,92 b	7,72 a
(C)	g.kg ⁻¹	0,35 a	0,14 b	0,32 a
Nitrogênio total (N)				
(C/N)	--	36,09 a	19,20 b	23,18 b

Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo Teste SNK ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 2. Número médio de perfilhamentos das espécies de maior densidade amostradas na vegetação perenifólia sobre solos arenosos do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.

ESPÉCIES	ÁREAS AMOSTRAIS		
	Jovem	intermediária	Madura
<i>Coccoloba laevis</i>	3,8 ^a	4,3 ^a	4,0 ^a
<i>Guettarda platypoda</i>	4,3 ^a	3,5 ^a	3,4 ^a
<i>Kielmeyera rugosa</i>	2,5 ^b	1,6 ^a	1,5 ^a
<i>Diptychandra epunctata</i>	1,2 ^a	1,2 ^a	1,6 ^a
<i>Coccoloba rosea</i>	1,6 ^a	4,0 ^a	1,9 ^a
<i>Ouratea cuspidata</i>	3,8 ^b	-	1,1 ^a
TOTAL	2,76^a	2,16^b	2,34^b

Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si pelo Teste SNK ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 3. Parâmetros fitossociológicos das espécies amostradas nas três fases sucessionais da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil, ordenadas decrescentemente pelo Índice do Valor de Importância (VI). DA = densidade absoluta (ind. ha⁻¹); DR = densidade relativa (%); FA = frequência absoluta (%); FR = frequência relativa (%); DoA = Dominância absoluta (m².ha⁻¹); DoR = Dominância relativa (%).

Espécies	Famílias	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VI
AREIAS BRANCAS								
JOVEM								
<i>Coccoloba laevis</i> Casar.	Polygonaceae	125	21.55	11	14.1	0.637	28.34	21.33
<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	Ochnaceae	65	11.21	6	7.69	0.252	11.2	10.03
<i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H.J.Lam	Sapotaceae	50	8.62	5	6.41	0.310	13.79	9.61
<i>Guettarda platypoda</i> DC.	Rubiaceae	45	7.76	9	11.54	0.137	6.11	8.47
<i>Kielmeyera rugosa</i> Choisy	Clusiaceae	55	9.48	6	7.69	0.106	4.71	7.29
<i>Diptychandra epunctata</i> Tul.	Fabaceae	40	6.9	4	5.13	0.094	4.17	5.40
<i>Byrsonima sericea</i> DC.	Malpighiaceae	20	3.45	3	3.85	0.182	8.11	5.13
<i>Coccoloba rosea</i> Meisn.	Polygonaceae	25	4.31	5	6.41	0.062	2.77	4.50
<i>Acritopappus confertus</i> (Gardner) R.M.King & H.Rob.	Asteraceae	25	4.31	5	6.41	0.033	1.49	4.07
<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.	Fabaceae	20	3.45	3	3.85	0.065	2.89	3.40
<i>Hancornia speciosa</i> B.A.Gomes	Apocynaceae	10	1.72	2	2.56	0.091	4.05	2.78
<i>Sapium</i> sp.	Euphorbiaceae	10	1.72	2	2.56	0.026	1.17	1.82
Bignoniaceae 1	Bignoniaceae	10	1.72	2	2.56	0.022	0.98	1.76
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand.	Burseraceae	10	1.72	2	2.56	0.021	0.93	1.74
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	10	1.72	2	2.56	0.018	0.79	1.69
<i>Chamaecrista cytisoides</i> (DC. ex Collad.) H. S. Irwin & Barneby	Fabaceae	10	1.72	1	1.28	0.032	1.44	1.48
<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	5	0.86	1	1.28	0.041	1.81	1.32
<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.	Myrtaceae	5	0.86	1	1.28	0.020	0.87	1.01
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	5	0.86	1	1.28	0.019	0.84	0.99
<i>Bonnetia stricta</i> Ness. & Mart.	Bonnetiaceae	5	0.86	1	1.28	0.019	0.83	0.99
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	Rutaceae	5	0.86	1	1.28	0.015	0.66	0.93
<i>Acosmium bijugum</i> (Vogel) Yakovlev	Fabaceae	5	0.86	1	1.28	0.013	0.57	0.91
<i>Pera ferruginea</i> (Schott) Müll.Arg	Euphorbiaceae	5	0.86	1	1.28	0.013	0.57	0.91
<i>Schwartzia brasiliensis</i> (Choisy) Bedell ex Gir.-Cañas	Marcgraviaceae	5	0.86	1	1.28	0.011	0.5	0.88
<i>Lantana lucida</i> Schauer	Verbenaceae	5	0.86	1	1.28	0.005	0.23	0.79

<i>Myrcia falax</i> (Rich.) DC.	Myrtaceae	5	0.86	1	1.28	0.004	0.17	0.77
		580	100	78	100	2.248	100	100
AREIAS BRANCAS								
	Famílias	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VI
INTERMEDIÁRIA								
<i>Coccoloba laevis</i> Casar.	Polygonaceae	175	15.91	17	14.53	1.124	27.9	19.45
<i>Kielmeyera rugosa</i> Choisy	Clusiaceae	225	20.45	15	12.82	0.577	14.33	15.87
<i>Tetragastris occhionii</i> (Rizzini) D.C. Daly	Burseraceae	130	11.82	14	11.97	0.483	11.99	11.92
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	125	11.36	9	7.69	0.385	9.55	9.53
<i>Diptychandra epunctata</i> Tul.	Fabaceae	95	8.64	11	9.4	0.209	5.18	7.74
<i>Chamaecrista cytisoides</i> (DC.) ex Collad.) H. S. Irwin & Barneby	Fabaceae	80	7.27	9	7.69	0.189	4.68	6.55
Bignoniaceae 1	Bignoniaceae	55	5	10	8.55	0.131	3.26	5.60
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	30	2.73	5	4.27	0.252	6.26	4.42
<i>Hancornia speciosa</i> B.A.Gomes	Apocynaceae	35	3.18	6	5.13	0.192	4.76	4.36
<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.	Myrtaceae	35	3.18	4	3.42	0.230	5.7	4.10
<i>Guettarda platypoda</i> DC.	Rubiaceae	30	2.73	5	4.27	0.070	1.74	2.91
<i>Coccoloba rosea</i> Meisn.	Polygonaceae	25	2.27	2	1.71	0.072	1.8	1.93
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	Rutaceae	10	0.91	2	1.71	0.011	0.27	0.96
<i>Agarista revoluta</i> (Spreng.) Hook. F. Ex Nied.	Ericaceae	10	0.91	2	1.71	0.007	0.18	0.93
<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	Ochnaceae	10	0.91	1	0.85	0.025	0.62	0.79
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	10	0.91	1	0.85	0.020	0.51	0.76
<i>Acosmium bijugum</i> (Vogel) Yakovlev	Fabaceae	5	0.45	1	0.85	0.035	0.87	0.73
<i>Davilla flexuosa</i> A.St.-Hil.	Dilleniaceae	5	0.45	1	0.85	0.007	0.16	0.49
<i>Salzmannia nitida</i> DC.	Rubiaceae	5	0.45	1	0.85	0.005	0.12	0.48
<i>Vochysia lucida</i> Klotzsch ex M. R. Schomb.	Vochysiaceae	5	0.45	1	0.85	0.005	0.12	0.48
		1100	100	117	100	4.029	100	100
AREIAS BRANCAS								
	Famílias	DA	DR	FA	FR	DoA	DoR	VI
MADURA								
<i>Coccoloba laevis</i> Casar.	Polygonaceae	510	26.98	20	13.99	2.927	36.08	25.68
<i>Chamaecrista cytisoides</i> (DC.) ex Collad.) H. S. Irwin & Barneby	Fabaceae	410	21.69	18	12.59	1.623	20.01	18.10
<i>Agarista revoluta</i> (Spreng.) Hook. F. Ex Nied.	Ericaceae	225	11.9	16	11.19	1.338	16.49	13.20
<i>Coccoloba rosea</i> Meisn.	Polygonaceae	185	9.79	13	9.09	0.337	4.16	7.68
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	115	6.08	11	7.69	0.341	4.21	6.00
<i>Diptychandra epunctata</i> Tul.	Fabaceae	95	5.03	11	7.69	0.269	3.32	5.35
<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	Ochnaceae	60	3.17	10	6.99	0.126	1.55	3.91
<i>Kielmeyera rugosa</i> Choisy	Clusiaceae	70	3.7	6	4.2	0.184	2.27	3.39

Acosmium bijugum (Vogel)

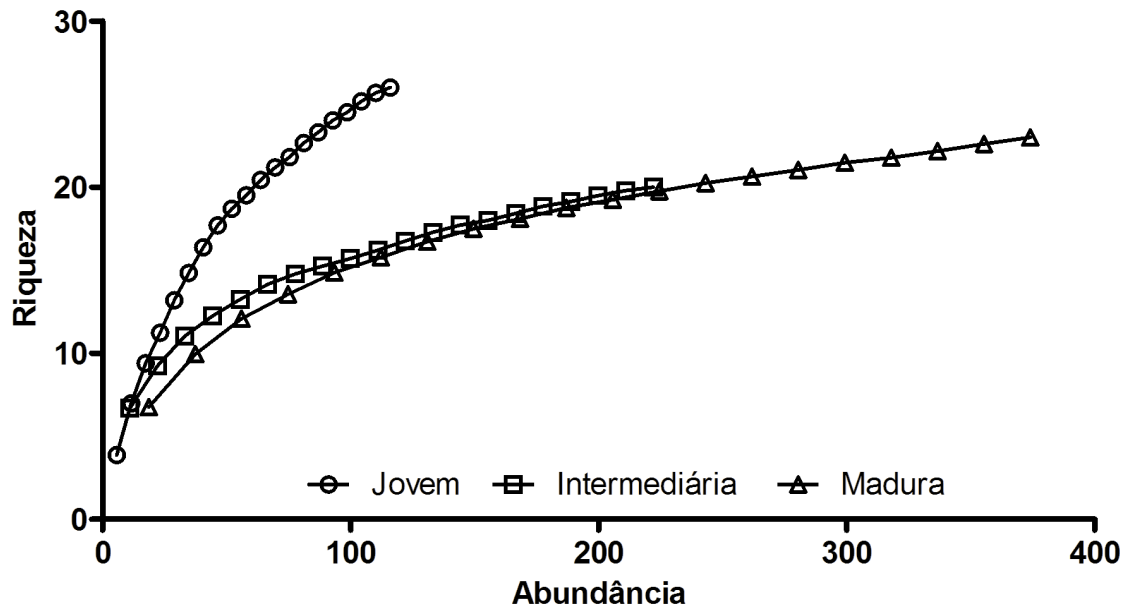
Yakovlev	Fabaceae	30	1.59	4	2.8	0.400	4.93	3.10
<i>Guettarda platypoda</i> DC.	Rubiaceae	40	2.12	7	4.9	0.076	0.93	2.65
<i>Tetragastris occhionii</i> (Rizzini) D.C. Daly	Burseraceae	30	1.59	5	3.5	0.068	0.84	1.97
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	Nyctaginaceae	20	1.06	3	2.1	0.113	1.4	1.52
<i>Ocotea gardneri</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	20	1.06	4	2.8	0.037	0.45	1.44
<i>Clusia nemorosa</i> G. F. M. Meyer	Clusiaceae	20	1.06	3	2.1	0.084	1.03	1.40
<i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H.J.Lam	Sapotaceae	15	0.79	3	2.1	0.033	0.41	1.10
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	Myrtaceae	10	0.53	2	1.4	0.065	0.8	0.91
<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.	Myrtaceae	5	0.26	1	0.7	0.040	0.5	0.49
<i>Myrcia falax</i> (Rich.) DC. <i>Schwartzia brasiliensis</i>	Myrtaceae	5	0.26	1	0.7	0.016	0.2	0.39
(Choisy) Bedell ex Gir.-Cañas	Marcgraviaceae	5	0.26	1	0.7	0.010	0.13	0.36
<i>Lafoensia</i> sp.	Lytraceae	5	0.26	1	0.7	0.009	0.11	0.36
<i>Acritopappus confertus</i> (Gardner) R.M.King & H.Rob.	Asteraceae	5	0.26	1	0.7	0.006	0.07	0.34
<i>Hancornia speciosa</i> B.A.Gomes	Apocynaceae	5	0.26	1	0.7	0.005	0.06	0.34
<i>Bonnetia stricta</i> Ness. & Mart.	Bonnetiaceae	5	0.26	1	0.7	0.004	0.05	0.34
		1890	100	143	100	8.111	100	100

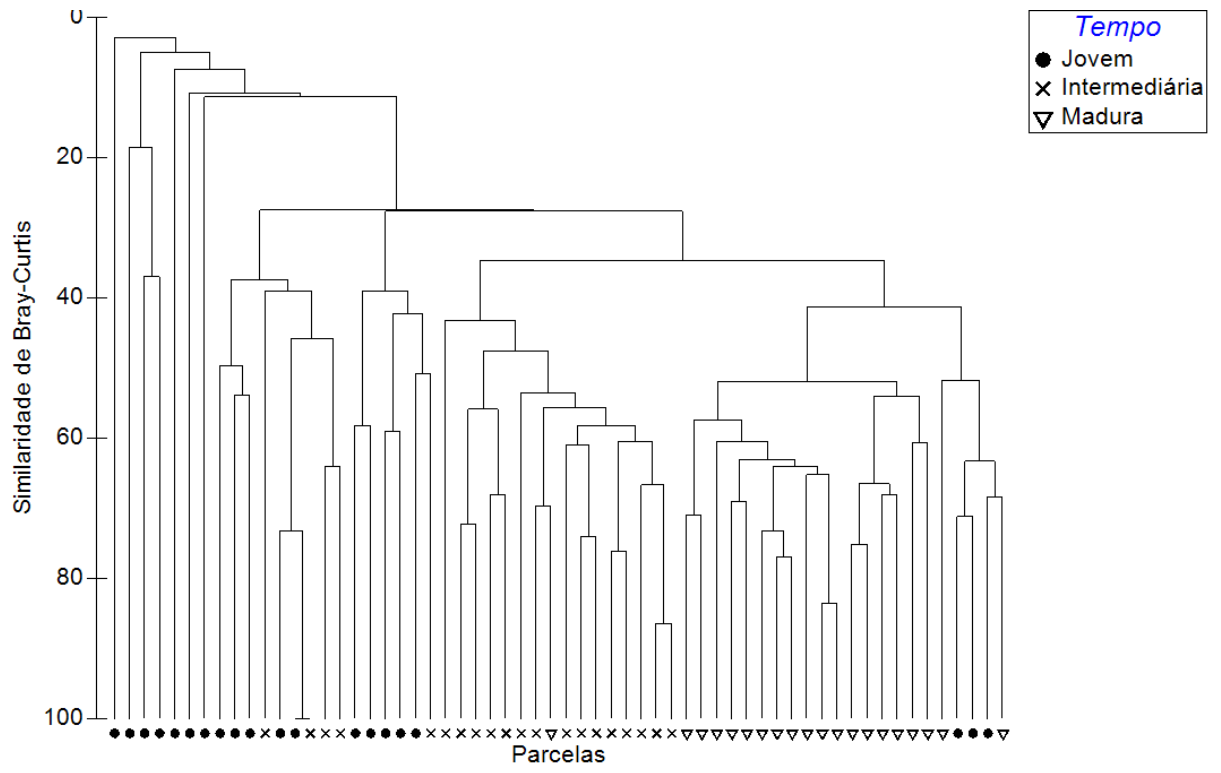
Figura 1. Rarefação de espécies para amostragens em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.

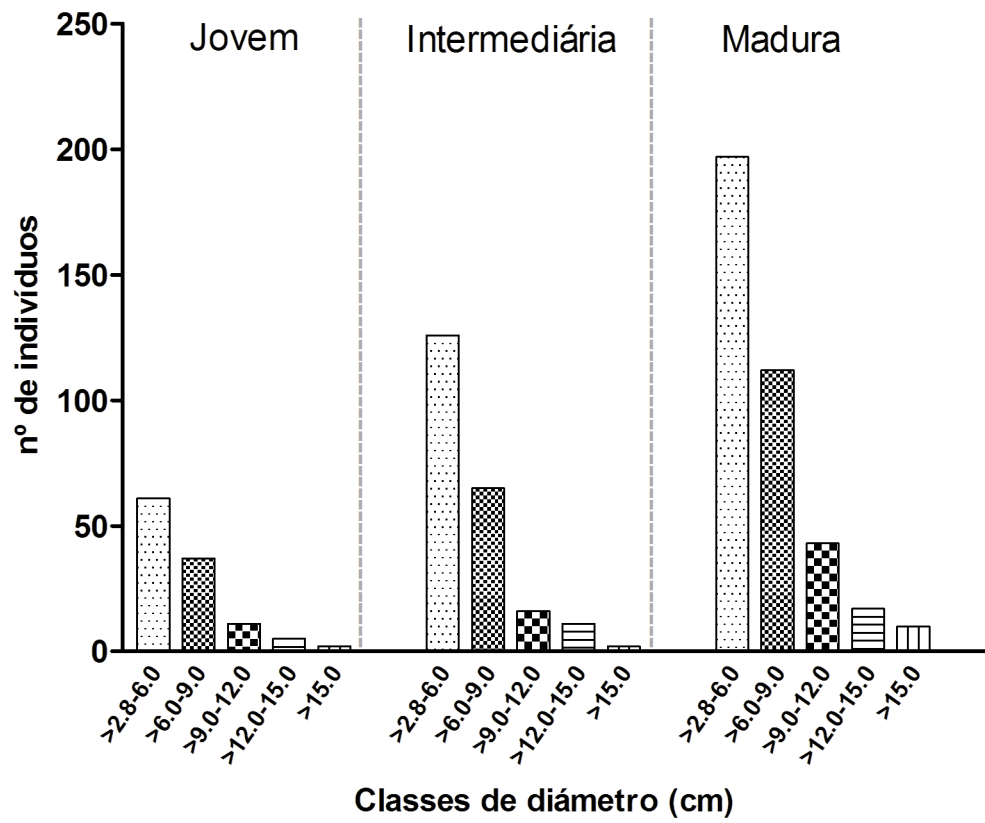
Figura 2. Dendrograma obtido por análise de agrupamento das parcelas das áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo, pelo método hierárquico da ligação média, com base na matriz de similaridade de Bray-Curtis.

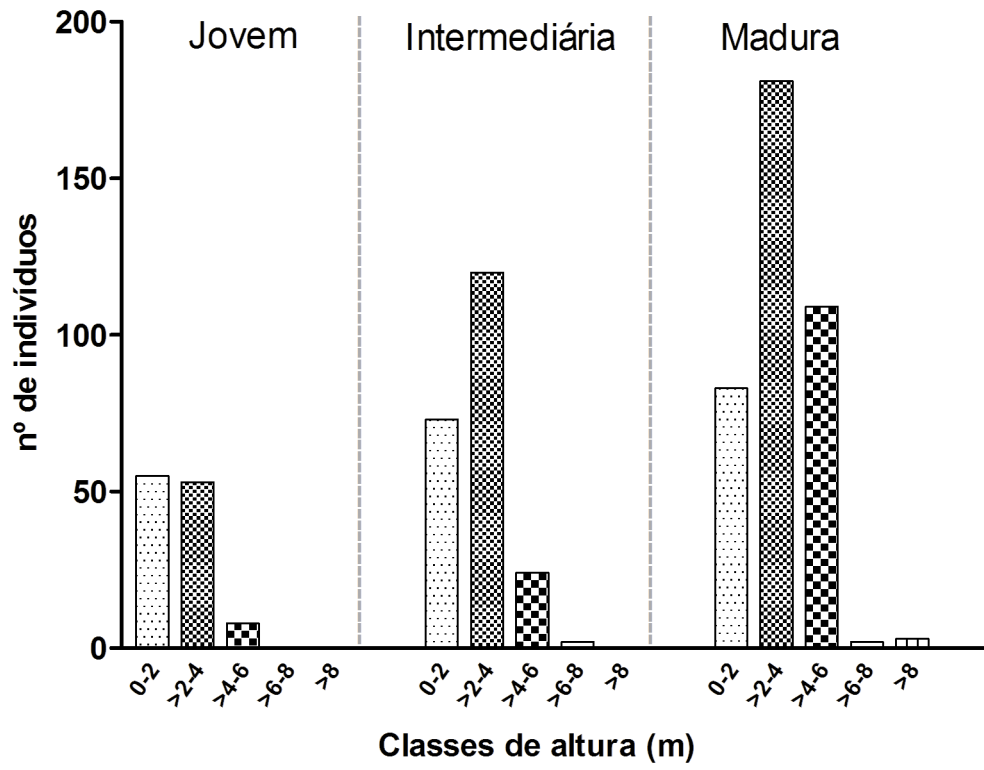
Figura 3. Distribuição de indivíduos por classes diamétricas (cm) em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.

Figura 4. Distribuição de indivíduos por classes de altura (m) em três áreas com diferentes tempos de regeneração pós-fogo no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil.



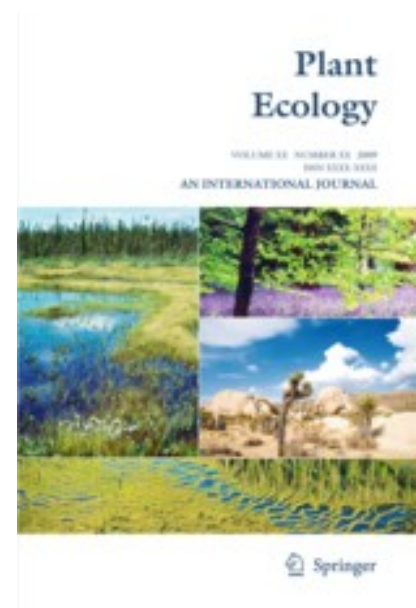






MANUSCRITO II

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO: PLANT ECOLOGY



Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

ASSOCIAÇÕES ESPACIAIS EM UMA VEGETAÇÃO SOBRE SOLO ARENOSO OLIGOTRÓFICO

Tulio Vinicius Paes Dantas^{a,*}; Aduino de Souza Ribeiro^b; Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio^c e Elcida de Lima Araújo^d

^a Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av Dom Manoel de Medeiros, S/n Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

^b Departamento de Biologia, Universidade Federal de Sergipe, Av Marechal Rondon, S/n Rosa Elze, São Cristóvão, Sergipe, Brasil

^c Departamento de Energia Nuclear, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Luís Freire 1000, Recife, Pernambuco, Brasil

^d Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av Dom Manoel de Medeiros, S/n Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

* Autor para correspondência (tuliovpd@hotmail.com; fone + 55 79 32315870)

Resumo

A distribuição espacial das plantas reflete diferentes processos ecológicos e disponibilidade de recursos do habitat. Comparações entre diferentes estádios sucessionais podem ajudar a avaliar a importância e características destes processos. Foram utilizadas as estatísticas O-ring e as funções de correlação marcadas para responder questões sobre a dinâmica das interações intraespecíficas em um gradiente sucessional e a aplicação da hipótese da segregação espacial (HSE) para comunidades naturais, pela qual seriam esperadas agregações intraespecíficas para espécies menos eficientes quanto a competição, enquanto as espécies mais eficientes tenderiam a associações menos agregadas. Foram encontradas agregações em pequenas escalas na maior parte das populações e diminuindo ao longo do processo sucessional, indicando que o aumento da densidade e o maior porte da vegetação causam diminuições na agregação intraespecífica. A HSE foi rejeitada para as espécies dominantes, revelando a possível ação de mecanismos que promovem a proximidade entre competidores. Já a distribuição do grupamento de espécies não-dominantes obedeceu parcialmente à HSE, e as exceções podem ter sido ocasionadas pela soma de diferentes espécies no grupo.

Palavras-chave:

Sucessão, Competição, Facilitação, Distribuição espacial, Vegetação escleromorfa

Introdução

As plantas, em sua maioria, são organismos sésseis e dependentes das condições abióticas locais e das interações com seus vizinhos (Schenk et al. 2003; Wang et al. 2010). O local que a planta ocupa fornece informações sobre os processos ecológicos que atuaram anteriormente ao recrutamento, que vêm agindo durante a vida da planta e que poderão ocorrer no futuro (Law et al. 2009). Estudos de distribuição espacial das plantas têm auxiliado na identificação da importância relativa de alguns processos ecológicos na estruturação das comunidades de plantas (Skarpe 1991; Davis 2005) e na possibilidade de coexistência de plantas competidoras em um mesmo habitat (Raventós et al. 2010; Thorpe et al. 2011).

Diversos estudos focam as interações entre vizinhos no arranjo espacial das plantas, indicando a competição como o principal fator determinante na distribuição espacial (Law e Dieckmann 2000; Gray e He 2009; Wang et al. 2010). De forma geral, os estudos afirmam que a intensa competição por recursos é responsável pela distribuição espacial uniforme e que a distribuição agregada é derivada da baixa competição ou tolerância entre as espécies, havendo uma tendência de alteração da agregação para a uniformidade com o aumento da densidade e do tempo de sucessão da comunidade (Pielou 1962; Getzin et al. 2006; Gray e He 2009). Entretanto, a distribuição agregada é a mais comum, mesmo em comunidades maduras, e alguns estudos levantam diferentes hipóteses para explicar os mecanismos co-responsáveis por esta agregação (Li et al. 2009; Perry et al. 2008).

A distribuição espacial intraespecífica é relativamente bem compreendida devido à quantidade de estudos sobre o tema. De forma geral, atribuem a agregação de co-específicos à dispersão limitada de sementes (Wiegand et al. 2009; Schupp et al. 2010) e à heterogeneidade do habitat (Amarasekare 2003). O problema maior na compreensão da distribuição espacial das espécies é quando se necessita avaliar o efeito das interações interespecíficas, por causa da sua complexidade (Maestre et al. 2005). Para estes casos, Pacala e Levin (1997) propuseram a “hipótese da segregação espacial” (HSE), afirmando que a agregação intraespecífica leva à segregação interespecífica, de forma que a maioria das plantas compete localmente com seus co-específicos, e como resultado, as espécies fortemente competidoras são suprimidas, diminuindo a pressão sobre as espécies menos eficientes. Stoll e Prati (2001) corroboraram e ampliaram a HSE, indicando haver segregação entre indivíduos fortemente competidores, independentemente da espécie, e que espécies menos eficientes se associariam entre específicos em detrimento da proximidade com espécies fortemente competidoras. Para Stoll e Prati (2001), o desempenho das espécies que se distribuem de acordo com a HSE é superior e portanto, as populações de comunidades naturais tenderiam a obedecer a HSE como forma de maximizar o uso do habitat. A HSE foi

aceita para experimentos manipulados (Monzeglio e Stoll 2005; Monzeglio e Stoll 2008), e em populações de comunidades naturais (Gratzer e Rai 2004; Wang et al. 2010; Raventós et al. 2010). Entretanto, distribuições diferentes do modelo também foram observadas, indicando aleatoriedade na distribuição (Gray e He 2009), ou distribuição interespecífica agregada, geralmente associada a interações positivas de facilitação entre as espécies (Callaway 2007; Soliveres et al. 2010).

Este estudo foi desenvolvido com intenção de conhecer a distribuição espacial das espécies dominantes e não-dominantes de uma vegetação arbustivo-arbórea escleromorfa tropical sobre substrato arenoso, avaliando-se a transitividade da distribuição espacial com o tempo de sucessão, partindo-se da premissa de que a distribuição espacial das plantas da comunidade mudaria de agregada para menos agregada ao longo da sucessão (Pielou 1962; Getzin et al 2006). Outro objetivo foi verificar se as espécies dominantes e não-dominantes associam-se conforme a HSE ou em associações interespecíficas, que são indícios da ação de interações positivas entre as espécies, como o sugerido por Dantas et al 2010 e Dantas et al. (Manuscrito I desta tese) para esta mesma vegetação. Estas comparações permitirão entender quais mecanismos são responsáveis pela colonização gradual desta vegetação, que sofre com distúrbios antrópicos e frequentemente necessita reiniciar/redirecionar seu processo de sucessão. Também será possível compreender a importância de algumas espécies na sucessão destas vegetações, ampliando as discussões realizadas por Dantas et al. (Manuscrito I desta tese).

Métodos

Local de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional Serra de Itabaiana, no Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil, em torno das latitudes e longitudes de 10°40'S e 37°25'O. O Parque abrange uma área total de 7966 ha e engloba três serras: Cajueiro, Comprida e a de Itabaiana, com altitude máxima de 670m. O clima da região é tropical com verão seco e moderado excedente hídrico no inverno, com índice pluviométrico de Thorntwaite (Im) entre – 1,3 e 8,8, caracterizado por uma precipitação média anual entre 1.100 e 1.300 mm e evapotranspiração anual média de 800 mm (Dantas et al. 2010).

No Parque existem áreas denominadas localmente por Areias Brancas, com Neossolos Quartzarênicos formados por areias quartzosas distróficas, excessivamente drenados, moderados a extremamente ácidos e de baixa fertilidade natural (EMBRAPA 1975, Dantas et al. Manuscrito I desta tese). Estas Areias Brancas podem ser consideradas como um tipo de “Heath Forest”, assim como as campinas e campinaranas amazônicas e algumas vegetações

do Sudeste asiático, sendo uma vegetação azonal derivada das condições especiais de formação do substrato. Fisionomicamente, a vegetação das Areias Brancas possui tipos fisionômicos distintos, decorrentes de perturbações antrópicas, na qual as áreas em regeneração mais recente apresentam alta cobertura de herbáceas e baixa cobertura arbustivo-arbórea, ao contrário das áreas com maior tempo de regeneração.

Amostragem

Foram selecionados três áreas de vegetação de Areias Brancas com diferentes tempos de regeneração: 1) área “Jovem”, com vegetação em regeneração mais recente (7 anos), e menor densidade arbustivo-arbórea; 2) área “Intermediária”, com densidade e tempo de regeneração da vegetação intermediários (17 anos) e 3) área “Madura”, com regeneração mais avançada (>30 anos) e a maior densidade arbustivo-arbórea dentre os fragmentos analisados. Consultar Dantas et al. (Manuscrito I desta tese) para completa caracterização estrutural das áreas.

Em janeiro de 2010 foram demarcadas três parcelas permanentes de 100 m x 20 m, sendo uma em cada fragmento selecionado. Os lados das parcelas que mediam 100m foram orientados sempre no sentido Leste/Oeste. De janeiro a junho de 2010, todos os indivíduos arbustivo-arbóreos que apresentaram pelo menos um tronco com circunferência a altura do solo (CAS) maior ou igual a 9 cm foram identificados quanto à espécie e mapeados por coordenadas cartesianas (x, y) com base no vértice sudoeste da parcela.

Análise dos dados

O posicionamento espacial das plantas amostradas foi analisado utilizando a estatística O-ring, $O(r)$ (Wiegand & Moloney 2004), e as funções de correlação marcadas $g(r)$ (Stoyan & Stoyan 1994), ambas derivadas da função K (Ripley 1981). A lógica da função K de Ripley consiste em contar o número de plantas dentro de círculos de raio (r) centrados em uma determinada planta focal, de forma que os raios (ou escalas) destes círculos possam variar de poucos a muitos metros. O número de plantas em cada círculo da amostra é comparado com o número de pontos obtidos por simulações aleatórias. Nos caso de análises univariadas ($K_{11}(r)$), avalia-se a distribuição de uma espécie, os valores acima ou abaixo das simulações aleatórias indicam distribuições agregada ou uniforme, respectivamente. No caso das análises bivariadas ($K_{12}(r)$), nas quais se compara a distribuição espacial de dois grupos distintos, avalia-se, para cada (r), o número de plantas de uma espécie em torno de cada planta de uma segunda espécie. A estatística O-ring, $O(r)$ e as funções de correlação marcadas $g(r)$ seguem a mesma lógica da função K, porém avaliam o número de plantas observadas dentro de anéis

localizados a um raio (r) do ponto de referência, sendo a largura do anel definida pelo pesquisador. A estatística O-ring não é acumulativa, como a função K, e os valores de uma determinada escala não são influenciados pelas escalas menores, como acontece na função K (Wiegand & Moloney 2004, Hao et al. 2007).

Em cada área amostral, as duas espécies mais abundantes foram individualmente analisadas e consideradas como “dominantes”, com exceção do fragmento aberto onde somente *Coccoloba laevis* apresentou número de indivíduos significativamente superior ao restante das espécies. As demais espécies de cada fragmento foram agrupadas e consideradas como “não-dominantes”. Tanto as espécies dominantes quanto as não-dominantes tiveram suas distribuições e intensidades de associação espacial comparadas de acordo com os seguintes objetivos e testes:

T1) Para avaliar o padrão de distribuição espacial intraespecífico foi utilizado o teste da Completa Aleatoriedade Espacial (CAE), no qual a estatística univariada $O_{11}(r)$ das espécies de cada área amostral é comparada com intervalos de confiança gerados por simulações de Monte Carlo. Se os valores $O(r)$ estiverem dentro do intervalo de confiança, aceita-se a hipótese nula de que a distribuição espacial não é diferente da aleatória. Caso os valores $O(r)$ estejam fora do intervalo de confiança, rejeita-se a CAE e adotam-se as hipóteses alternativas: de distribuição agregada, quando $O(r)$ tiver valores superiores ao intervalo de confiança; ou distribuição uniforme quando os valores forem inferiores ao intervalo.

T2) Foi testada a tendência de alteração da distribuição agregada para a distribuição uniforme com o aumento da densidade e tempo de sucessão das comunidades, de acordo com o defendido por Pielou (1962) e Getzin et al (2006). Para avaliar esta alteração, utilizaram-se as funções de correlação marcadas $g(r)$ de Stoyan e Stoyan (1994), calculando-se a diferença entre as distribuições espaciais univariadas das áreas: 1-Jovem, 2-Intermediária e 3-Madura, de acordo com as equações: $g_{22}(r) - g_{11}(r)$, diferença entre a distribuição das áreas Intermediária e Jovem; $g_{33}(r) - g_{11}(r)$, diferença entre Madura e Jovem; e $g_{33}(r) - g_{22}(r)$, diferença entre Madura e Intermediária. Os valores encontrados a partir das equações de diferença foram comparados com intervalos de confiança gerados por simulações de Monte Carlo. Para cada anel de raio (r), verifica-se se os valores observados são iguais ou diferentes dos valores simulados. Para valores similares, assume-se que não há variação na distribuição espacial entre os fragmentos. Valores maiores que o intervalo indicam que a distribuição é mais agregada, e valores menores indicam distribuição menos agregada.

T3) Para avaliar se as espécies de plantas das Areias Brancas se distribuíam de acordo com a hipótese da segregação espacial (Pacala & Levin 1997, Stoll & Prati 2001), a qual assume haver segregação entre indivíduos competidores e associação espacial entre espécies

menos competidoras, foram utilizadas as funções de correlação marcadas $g(r)$ de Stoyan & Stoyan (1994), para as distribuições de 1-dominante, 2-co-dominante e 3-não-dominantes, em dois tipos de análise: primeiro foram calculadas as funções bivariadas $g_{12}(r)$, $g_{13}(r)$, $g_{23}(r)$, para verificar a associação espacial entre as espécies dominantes e entre as espécies dominantes e o grupamento não-dominante. Para esta análise, assume-se que há associação aleatória, para cada anel de raio (r), quando o valor da função bivariada for similar ao intervalo de confiança gerado por simulações de Monte Carlo; a associação espacial é positiva para valores maiores que o intervalo e negativa para valores menores.

A segunda análise foi realizada calculando-se a diferença entre a distribuição univariada e a distribuição bivariada entre: dominantes e co-dominantes ($g_{11}(r) - g_{12}(r)$); dominantes e não-dominantes ($g_{11}(r) - g_{13}(r)$); co-dominantes e dominantes ($g_{22}(r) - g_{21}(r)$); co-dominantes e não dominantes ($g_{22}(r) - g_{23}(r)$); não-dominantes e dominantes ($g_{33}(r) - g_{31}(r)$) e não-dominantes e co-dominantes ($g_{33}(r) - g_{32}(r)$), para cada área amostral. Esta análise indica se o primeiro grupo se associa preferencialmente com co-específicos em detrimento da associação interespecífica com segundo grupo, assumindo-se que o 1º grupo tem mais co-específicos que hetero-específicos no raio (r) se a diferença entre a distribuição univariada e bivariada for menor que o intervalo de confiança; caso a diferença seja maior que o intervalo, o 1º grupo apresenta mais vizinhos do 2º grupo; mas se a diferença for similar ao intervalo, é indicativo de que não há diferença entre o número de co-específicos em relação a hetero-específicos na vizinhança dos indivíduos do 1º grupo.

Para o tratamento e análise dos dados foi utilizado o Software Programita (Wiegand & Moloney 2004). Adotando-se um metro para largura dos anéis dos testes T1 (Figura 1a), e três metros para a largura dos anéis dos testes T2 e T3 (Figura 1b), de acordo com o sugerido por Wiegand & Moloney 2004. Os intervalos de confiança foram gerados com α de 0,01 em 999 simulações de Monte Carlo.

Resultados

Distribuição espacial

Na área Jovem, a única espécie considerada como dominante foi *Coccoloba laevis*, que apresentou distribuição aleatória em todas as escalas analisadas. O grupamento não-dominante foi composto por 25 espécies e apresentou distribuição predominantemente aleatória, com exceção para os anéis de raios 1, 6 e 10 m, nos quais distribuiu-se de forma agregada. Já para o total da vegetação arbustivo-arbórea da área Jovem, somando-se espécies dominantes e não-dominantes, foram verificadas distribuições agregadas nos anéis de raio 1, 2, 6 e 10 m e distribuição aleatória nos demais anéis (Tabela 1).

Na área Intermediária, as espécies dominantes foram *Kielmeyera rugosa* e *Coccoloba laevis*. *K. rugosa* distribuiu-se de forma agregada até o raio de 3 m e a partir desta escala de forma aleatória. *C. laevis* distribuiu-se predominantemente de forma aleatória, com exceção do raio de 1 m, no qual apresentou distribuição agregada. O grupamento das não-dominantes foi composto por 18 espécies e apresentou distribuições: agregada nos raios de 1 e 2 m; uniforme no raio de 4 m; e aleatória nos raios de 3, 5, 6, 7, 9 e 10 m. A distribuição do total da vegetação foi bastante similar à distribuição do grupamento das espécies não-dominantes (Tabela 1).

Na área Madura teve como dominantes *Coccoloba laevis* e *Chamaecrista cytisoides*, que apresentaram distribuições predominantemente aleatórias, porém com *C. laevis* distribuindo-se agregadamente nos anéis de raio 1 e 4 m, e *C. cytisoides*, agregadamente nos raios de 1 e 2 m. O grupamento não-dominante, formado por 21 espécies, apresentou distribuições: agregada nos anéis de 1 a 6 m de raio; e aleatória de 7 a 10 m de raio. O total da vegetação apresentou distribuição similar ao do grupamento das espécies não-dominantes (Tabela 1).

Alterações na distribuição espacial com o tempo de sucessão

As distribuições espaciais das plantas nas áreas Jovem e Intermediária praticamente não diferiram, na maioria das escalas analisadas (Figura 2a), com exceção dos raios de 5, 6, 9 e 10 m, que tiveram menor agregação na área Intermediária. A área Jovem teve maior agregação que a Madura, que teve distribuição significativamente menos agregada nos anéis de raios 1, 2, 5, 6, 9, 10 e 11 m (Figura 2b). A distribuição espacial das plantas da área Madura também foi menos agregada que a da área Intermediária nos raios de 1 e 2 m, porém foi mais agregada nos raios de 4 e 5 (Figura 2c).

Associações intra e interespecíficas

Na área Jovem não houve associação nem segregação entre a espécie dominante e as não-dominantes em qualquer escala ($g_{12}(r) \approx 0$, $p > 0,01$), estas ocorreram de forma aleatória, ora próximas ora distantes. Também não houve preferência por associações intraespecíficas em qualquer escala ($g_{12}(r) - g_{11}(r) = g_{21}(r) - g_{22}(r) \approx 0$, $p > 0,01$), apresentando a mesma probabilidade de que o vizinho de qualquer indivíduo, seja de uma espécie dominante ou não-dominante.

Na área Intermediária, a espécie dominante *Kielmeyera rugosa* correlacionou-se negativamente com o grupamento das espécies não-dominantes nas escalas de raio 1 e 2 m (Figura 3a), possuindo maior associação intraespecífica que interespecífica em relação às não-

dominantes até 5 m de raio (Figura 3b). Já em relação à espécie co-dominante *Coccoloba laevis*, *K. rugosa* apresentou distribuição aleatória, sem preferência entre associações intraespecíficas e interespecíficas. *C. laevis*, por sua vez, ocorreu de forma aleatória em relação ao grupamento não-dominante, com exceção do raio de 1 m, no qual se correlacionou negativamente, porém sem diferença na probabilidade de ter vizinhos dominantes ou não-dominantes. O grupamento das espécies não-dominantes não teve preferência de vizinhança em relação a *K. rugosa*, porém apresentou mais vizinhos do mesmo grupamento que da espécie *C. laevis* nos raios de 1, 2 e 3 m.

A população dominante de *Coccoloba laevis* na área Madura apresentou distribuição aleatória em relação à espécie co-dominante (*Chamaecrista cytisoides*) e ao grupamento não-dominante, sem diferença na proporção de vizinhos da mesma espécie ou de outras espécies. *Chamaecrista cytisoides*, por sua vez, ocorreu negativamente correlacionada às espécies não-dominantes nas escalas de 1 a 9 m (Figura 4a), com maior número de vizinhos da mesma espécie nas escalas de raio de 1 e de 6 a 10 m, tanto em relação a *C. laevis* quanto ao grupamento não-dominante (Figura 4a). As espécies não-dominantes tiveram maior proporção de vizinhos do mesmo grupo que de *C. cytisoides* na escala de 1 a 7 m.

Discussão

Múltiplos processos ecológicos podem ter sido responsáveis pela maior frequência do padrão de distribuição agregado, em pequenas escalas, na vegetação das Areias Brancas. São capazes de influenciar a distribuição espacial dos organismos e favorecer a distribuição agregada tanto a ocorrência de distúrbios (Davis et al 2005; Perry et al 2008, Machado & Oliveira-filho 2010) quanto a heterogeneidade ambiental (Amarasekare 2003; Law et al 2009) e a dispersão diferencial (Wiegand et al 2009; Schupp et al 2010).

A ocorrência de distúrbios é uma realidade das Areias Brancas do Parque Serra de Itabaiana. Episódios anteriores de fogo podem ter criado clareiras, nos locais de forte atuação, e manchas de vegetação, onde a intensidade do fogo não foi suficiente para causar a morte das plantas, ocasionando em distribuições agregadas dos indivíduos. Entretanto, a ação do fogo na atual distribuição espacial das plantas das Areias Brancas pode ser considerada pequena ou nula, visto que a agregação somente foi observada nos anéis de menor raio. Caso o fogo fosse um fator relevante neste processo, seria de esperar que a agregação também ocorresse em escalas maiores (Perry et al. 2008).

A heterogeneidade do ambiente pode causar agregação quando existe uma diferenciação espacial nas condições locais, como relevo, nutrientes, água, luz ou qualquer outro recurso importante para a planta (Getzin et al. 2008). Os substratos das áreas analisados

possuem a mesma origem geológica (Dantas et al. 2010) e aparentam ser bastante homogêneos, mas apesar desta aparente homogeneidade não é possível excluir este fator como responsável pela agregação em pequenas escalas da vegetação e das espécies das Areias Brancas, para isto são necessários estudos específicos, até porque as condições locais do solo podem ser alteradas por fatores de difícil mensuração, como inclinação, distância dos canais de drenagem, cobertura vegetal e até pela existência de líquens na superfície do solo (Cantón et al. 2004), criando ilhas de fertilidade ou umidade, onde as plantas têm melhores condições de sobrevivência e favorecem a agregação.

A dispersão de sementes é normalmente representada por uma função exponencial negativa entre o número de sementes e a distância da planta dispersora, causando agregação intraespecífica se a taxa de recrutamento de plântulas próximas for maior ou igual à taxa de recrutamento de plantas mais afastadas (Chambers 2000; Caballero et al. 2008; Schupp et al. 2010). É provável que a dispersão limitada de sementes seja a principal responsável pela agregação em pequenas escalas das populações das Areias Brancas, mas para se ter certeza são necessários estudos complementares de dispersão e recrutamento, sendo possível que as espécies apresentem comportamento diversificado.

Apesar da distribuição agregada em pequenas escalas ser comum às áreas analisadas, foi possível verificar que a agregação atingiu escalas gradualmente maiores com o aumento da densidade de plantas e o tempo de sucessão, indicando que as moitas de plantas se tornam maiores ao longo da sucessão (Zaluar & Scarano 2000). Dois processos podem estar relacionados a esta característica, o aumento do tamanho das moitas por recrutamento de novos indivíduos em suas bordas e/ou a intercomunicação entre moitas, devido ao aumento direto da área ocupada ou pelo surgimento de novas moitas entre as pré-existentes.

Com o aumento da densidade das plantas e do tempo de sucessão também ocorreram alterações na intensidade das agregações. De maneira geral, as escalas que apresentaram distribuição agregada tornaram-se menos agregadas nas áreas de maior densidade e tempo de sucessão, comprovando a tendência defendida por Pielou (1962), Getzin et al. (2006) e Gray e He (2009), que afirmaram ocorrer diminuição da agregação com o aumento da competição, a ponto de haver alterações dos padrões de distribuição. Entretanto, contrariamente ao defendido por Pielou (1962), as escalas que apresentaram distribuição aleatória não se tornaram mais uniformes, indicando que a transitividade dos padrões de distribuição espacial com o aumento da densidade e o maior porte das plantas não é uma regra absoluta, principalmente para ambientes de solos oligotróficos, que apresentam intensas dinâmicas de abertura e recolonização de clareiras e manutenção da distribuição espacial ao longo da

sucessão, por efeito do recrutamento contínuo sob as copas das árvores de maior porte (Daí et al. 2009).

Os resultados obtidos pelas análises de associação espacial das espécies dominantes não foram condizentes com a hipótese da segregação espacial (Pacala & Levin 1997; Stoll & Prati 2001), na qual as espécies dominantes ou competidoras mais eficientes tenderiam a se associar com espécies de menor poder de competição. As espécies dominantes *Kielmeyera rugosa* e *Chamaecrista cytisoides* distribuíram-se frequentemente em associações intraespecíficas, independente da distribuição da co-dominante *Coccoloba laevis* e negativamente correlacionadas ao grupo de não-dominantes. Discrepâncias em relação à hipótese da segregação espacial para espécies dominantes também foram observadas em estudos de Monzeglio e Stoll (2005; 2008) e ocorrem na natureza porque os indivíduos interagem de forma complexa e algumas destas interações podem ser positivas, favorecendo a coexistência de espécies dominantes em padrões agregados. Estas diferenças podem ser justificadas pela realização de ajustamentos na demanda (*trade-off*) que possibilitem a proximidade entre competidores (Tilman 2011) e/ou mutualismo entre os co-específicos, principalmente pela ação de micorrizas arbusculares que promovem a interação entre os sistemas radiculares, criando uma força contrária à competição e possibilitando a interação espacial de competidores (Bever et al. 2009; Hodge et al. 2010). A existência de *trade off* nas associações intraespecíficas de *Kielmeyera rugosa* e *Chamaecrista cytisoides* e a possível influência de micorrizas, ou outro tipo de interação positiva, não foram objetos deste estudo, mas podem ser importantes no entendimento dos padrões observados.

Coccoloba laevis, a única espécie dominante nas três áreas, distribuiu-se preferencialmente de forma aleatória em relação a outras espécies dominantes e não-dominantes, independentemente do estágio sucessional da área, novamente contrariando a hipótese da segregação espacial. Seria de esperar que esta espécie se associasse positivamente a outras espécies, principalmente não-dominantes, porém o padrão aleatório nas associações interespecíficas sugere que *C. laevis* pouco interfere na distribuição de outras espécies lenhosas e tampouco é influenciada por elas. Esta baixa interferência pode ser ocasionada por diferença em alguma dimensão de seu nicho em relação às demais espécies da área (Silvertown 2004). Neste sentido, uma das dimensões do nicho mais frequentemente diferenciada entre plantas é a dos recursos (Chesson 2000), de forma que *C. laevis* pode ter exigências muito baixas quanto a quantidade de nutrientes disponível ou pode estar captando seus recursos de camadas diferentes do solo que as outras espécies. Ainda é possível que *C. laevis* apresente associações simbióticas radiculares exclusivas, com fungos que acabam por auxiliar na captação dos poucos nutrientes do solo arenoso.

O grupamento das espécies não-dominantes apresentou padrões mais complexos: na área Jovem não apresentou preferência entre associações intra ou interespecíficas com *C. laevis*; na área Intermediária tinha mais vizinhos dentro do mesmo grupo que *C. laevis*, mas independente em relação a *K. rugosa*; e na área Madura associou-se preferencialmente a co-específicos quando comparado a *Chamaecrista cytisoides*. Mesmo o grupo das espécies não-dominantes tendo apresentado variações nas associações, em nenhum caso houve associações positivas entre não-dominantes e dominantes, em qualquer escala avaliada. A distribuição deste grupamento segue parcialmente a hipótese da segregação espacial, na qual as espécies competidoras mais fracas tendem a se associar com co-específicos para diminuir o efeito da proximidade de espécies competitivamente fortes. A exceção acontece quando o grupamento não-dominante se distribui aleatoriamente em relação às dominantes. Este comportamento é possivelmente ocasionado pela soma de espécies com comportamentos diferenciados dentro do grupamento que, uma vez unidas, podem mascarar o padrão esperado pela hipótese da segregação espacial na distribuição das espécies.

Os estudos da distribuição espacial e das associações entre as espécies das Areias Brancas forneceram importantes informações sobre a sucessão desta vegetação: 1) *Coccoloba laevis*, a espécie estruturalmente mais importante na vegetação (Dantas et al. Manuscrito I desta tese), é dominante desde os primeiros anos da regeneração e ocupa os espaços de forma aleatória e independente de outras espécies; 2) *Kielmeyera rugosa* e *Chamaecrista cytisoides* são colonizadoras de áreas abertas, que podem ocasionalmente ocorrer associadas a *C. laevis*, entretanto não são abundantes na área Jovem. Esta baixa abundância de *K. rugosa* e *C. cytisoides* na área Jovem, provavelmente explica-se pela baixa disponibilidade de sementes nestas áreas de regeneração mais recente, devido à dispersão limitada por autocórica destas duas espécies, ao contrário da dispersão zoocórica, potencialmente mais ampla, de *C. laevis*. Assim, estas espécies estabelecem lentamente suas populações, aumentando gradualmente a disponibilidade de sementes, que são recrutadas próximas à planta-mãe de áreas Jovens, contribuindo para o aumento da cobertura vegetal da área; 3) por fim, a distribuição do grupamento de espécies não-dominantes não revelou a ação de interações positivas em relação às espécies dominantes, demonstrando que a facilitação não é um processo determinante na colonização e sucessão arbustivo-arbórea das Areias Brancas, contrariamente ao sugerido por Dantas et al. (2010) e Dantas et al. (Artigo 1). Entretanto, como é um grupo formado por diferentes espécies, pode ser que alguma delas apresente interação de facilitação com outra, mas este fato deve ser uma exceção, confirmando que a facilitação ocorre de forma restrita na vegetação, em relações espécie-específicas (Callaway 2007; Maestre et al. 2009).

Agradecimentos

Agradecemos ao CNPq pelo financiamento; ao ICMBio pela concessão da licença de pesquisa e pela logística; a José Elvino do Nascimento pelo auxílio na identificação florística e amostragens de campo e a Thorsten Wiegand pela disponibilidade do Software Programita e pelas sugestões de análise.

Referências

- Amarasekare P (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6:1109-1122.
- Bever JD, Richardson SC, Lawrence BM, Holmes J, Watson M (2009) Preferential allocation to beneficial symbiont with spatial structure maintains mycorrhizal mutualism. *Ecology Letters* 12:13-21.
- Caballero I, Olano JM, Loidi J, Escudero A (2008) A model for small-scale seed bank and standing vegetation connection along time. *Oikos* 117:1788-1795.
- Callaway RM (2007) Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, New York.
- Cantón Y, Solé-Benet A, Domingo F (2004) Temporal and spatial patterns of soil moisture in semiarid badlands of SE Spain. *Journal of Hydrology* 285:199-214.
- Chambers JC (2000) Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems. Implications for restoration. *Ecological Application* 10:1400-1413.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366.
- Dai X, Jia X, Zhang W, Bai Y, Zhang J, Wang Y, Wang G (2009) Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine above-ground biomass-density relationship in stressful environments. *Biology Letters* 5, 571-573.
- Dantas TVP, Nascimento-Junior JE, Ribeiro AS, Prata APN (2010) Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana/Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 33:575-588.
- Dantas TVP, Ribeiro AS (2010a) Caracterização da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe – Brasil. *Biotemas* 23:9-18.
- Dantas TVP, Ribeiro AS (2010b). Estrutura populacional de *Kielmeyera rugosa* Choisy (Clusiaceae) no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Estado de Sergipe. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 32:141-146.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Davis MA, Curran C, Tietmeyer A, Miller A (2005) Dynamic tree aggregation patterns in a species-poor temperate woodland disturbed by fire. *Journal of Vegetation Science* 16:167-174.
- EMBRAPA (1975) Levantamento exploratório: reconhecimento de solos do estado de Sergipe. Boletim técnico. Embrapa/Sudene, Recife.
- Getzin S, Dean C, He F, Trofymow JA, Wiegand K, Wiegand T (2006) Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29:671-682.
- Getzin S, Wiegand K, Schumacher J, Gougeon FA (2008) Scale-dependent competition at the stand level assessed from crown areas. *Forest Ecology and Management* 255:2478-2485.
- Gratzer G, Rai PB (2004) Density-dependent mortality versus spatial segregation in early life stages of *Abies densa* and *Rhododendron hodgsonii* in central Bhutan. *Forest Ecology and Management* 192:143-159.
- Gray L, He F (2009) Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management* 259:98-106.
- Hao Z, Zhang J, Song B, Ye J, Li B (2007) Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management* 252:1-11.
- Hodge A, Helgason T, Fitter AH (2010) Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology* 3:267-273.
- Law R, Dieckmann U (2000) A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology* 81:2137-2148.
- Law R, Illian J, Burslem DFRP, Gratzer G, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN (2009) Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology* 97:616-628.
- Li L, Huang LZ, Ye WH, Cao HL, et al. (2009) Spatial patterns of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos* 118:495-502.
- Machado ELM, Oliveira-Filho AT (2010) Spatial patterns of tree community dynamics are detectable in a small (4 ha) and disturbed fragment of the Brazilian Atlantic forest. *Acta Botanica Brasilica* 24:250-261.
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JR (2005) Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93:748-757.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ (2009) Refining the stressgradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97:199–205.
- Monzeglio U, Stoll P (2005) Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. *Oecologia* 145:619-628
- Monzeglio U, Stoll P (2008) Effects of spatial pattern and relatedness in an experimental plant community. *Evolutionary Ecology* 22:723-741.
- Pacala SW, Levin SA (1997) Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. *in* D. Tilman and P. Kareiva (eds). *Spatial ecology*. University Press, Princeton, New Jersey, USA. 204–232
- Perry GLW, Enright NJ, Miller BP, Lamont BB (2008) Spatial patterns in species-rich sclerophyll shrublands of southwestern Australia. *Journal of Vegetation Science* 19:705-716.
- Pielou EC (1962) The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *The Journal of Ecology* 50:357-367.
- Raventos J, Wiegand T, De Luis M (2010) Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology* 91:2110-2120.
- Ripley B (1981) *Spatial Statistics*. Wiley, New York, NY.
- Schenk HJ, Mahall BE (2002) Positive and negative plant interactions contribute to a north-south patterned association between two desert shrub species. *Oecologia* 132:402-410.
- Schupp EW, Jordano P, Gomes JM (2010) Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19:605-611.
- Skarpe C (1991) Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2:565-572.
- Soliveres S, DeSoto L, Maestre FT, Olano JM (2010) Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:227-234.
- Stoll P, Prati D (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82:319-327.
- Stoyan D, Stoyan H (1994) *Fractals, random shapes and point fields: methods of geometrical statistics*. Wiley, Chichester.
- Thorpe AS, Aschehoug ET, Atwater DZ, Callaway RM (2011) Interactions among plants and evolution. *Journal of Ecology* 99:729-740.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Tilman D (2011) Diversification, biotic interchange, and the universal trade-off hypothesis. *The American Naturalist* 178:355-371.
- Vicente A, Ribeiro AS, Santos EA, Franco CRP (2005) Levantamento botânico *In*: C.M. Carvalho & J.C. Vilar (eds.) Parque Nacional Serra de Itabaiana – Levantamento da Biota. IBAMA, Biologia Geral e Experimental/UFS, 15-37.
- Vilar JC, Zyngier NAC, Carvalho CM (2000) Distribuição espacial de *Vellozia dasypus* Seubert (Velloziaceae) e *Melocactus zehntneri* (Britt. et Rose) Lutzellb. (Cactaceae) na Serra de Itabaiana, Sergipe. *Biologia Geral e Experimental* 1:5-15.
- Wang X, Wiegand T, Hao Z, Li B, Ye J, Lin F (2010) Spatial associations in an old-growth temperate forest, Northeastern China. *Journal of Ecology* 98:674-686.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and nullmodels for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104:209-229.
- Wiegand T, Huth A, Martínez I (2009) Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *American Naturalist*, 174:106-140.
- Zaluar HLT, Scarano FR (2000) Facilitação em restingas de moitas: Um século de buscas por espécies focais. Pp. 3-23. *In*: F.A. Esteves & L.D. Lacerda (eds.). *Ecologia de restingas e lagoas costeiras*. NUPEM/UFRJ, Rio de Janeiro.

Tabela 1 – Distribuição espacial de acordo com a estatística univariada O-ring para as espécies dominantes, grupamento de não-dominantes e para o total da vegetação de três áreas. n° - número de indivíduos na amostra; Raio – raio do anel analisado (escala); esp. – número de espécies que compõem o grupamento não-dominante.

Áreas		n°	Raio (m)										
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Jovem	<i>Coccoloba laevis</i>	25	al	al	al	al	al	al	al	al	al	al	al
	não-dominantes (25 esp.)	81	ag	al	al	al	al	ag	al	al	al	al	ag
	Total	116	ag	ag	al	al	al	ag	al	al	al	al	ag
Intermediária	<i>Kielmeyera rugosa</i>	45	ag	ag	ag	al	al	al	al	al	al	al	al
	<i>Coccoloba laevis</i>	35	ag	al	al	al	al	al	al	al	al	al	al
	não-dominantes (18 esp.)	140	ag	ag	al	un	al	al	al	al	al	al	al
	Total	220	ag	ag	al	un	al	al	al	al	al	al	al
Madura	<i>Coccoloba laevis</i>	102	ag	al	al	ag	al	al	al	al	al	al	al
	<i>Chamaecrista cytisoides</i>	82	ag	ag	al	al	al	al	al	al	al	al	al
	não-dominantes (21 esp.)	194	ag	ag	ag	ag	ag	ag	al	al	al	al	al
	Total	378	ag	ag	ag	ag	ag	ag	al	al	al	al	al

“ag” simboliza distribuição agregada, “al” distribuição aleatória e “un” distribuição uniforme, para nível de significância de 99%.

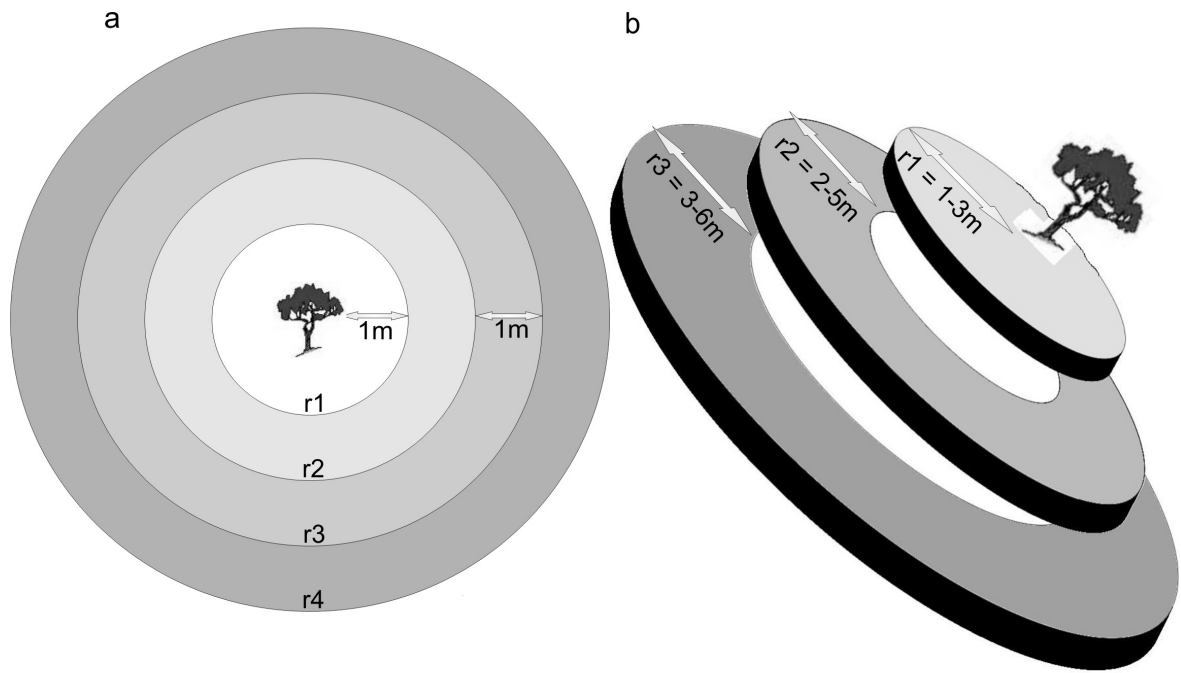
Figura 1 – Modelo ilustrativo da disposição e largura dos raios (r) para as análises espaciais. “a” raios (r) com um metro de largura, para análise da Completa Aleatoriedade Espacial

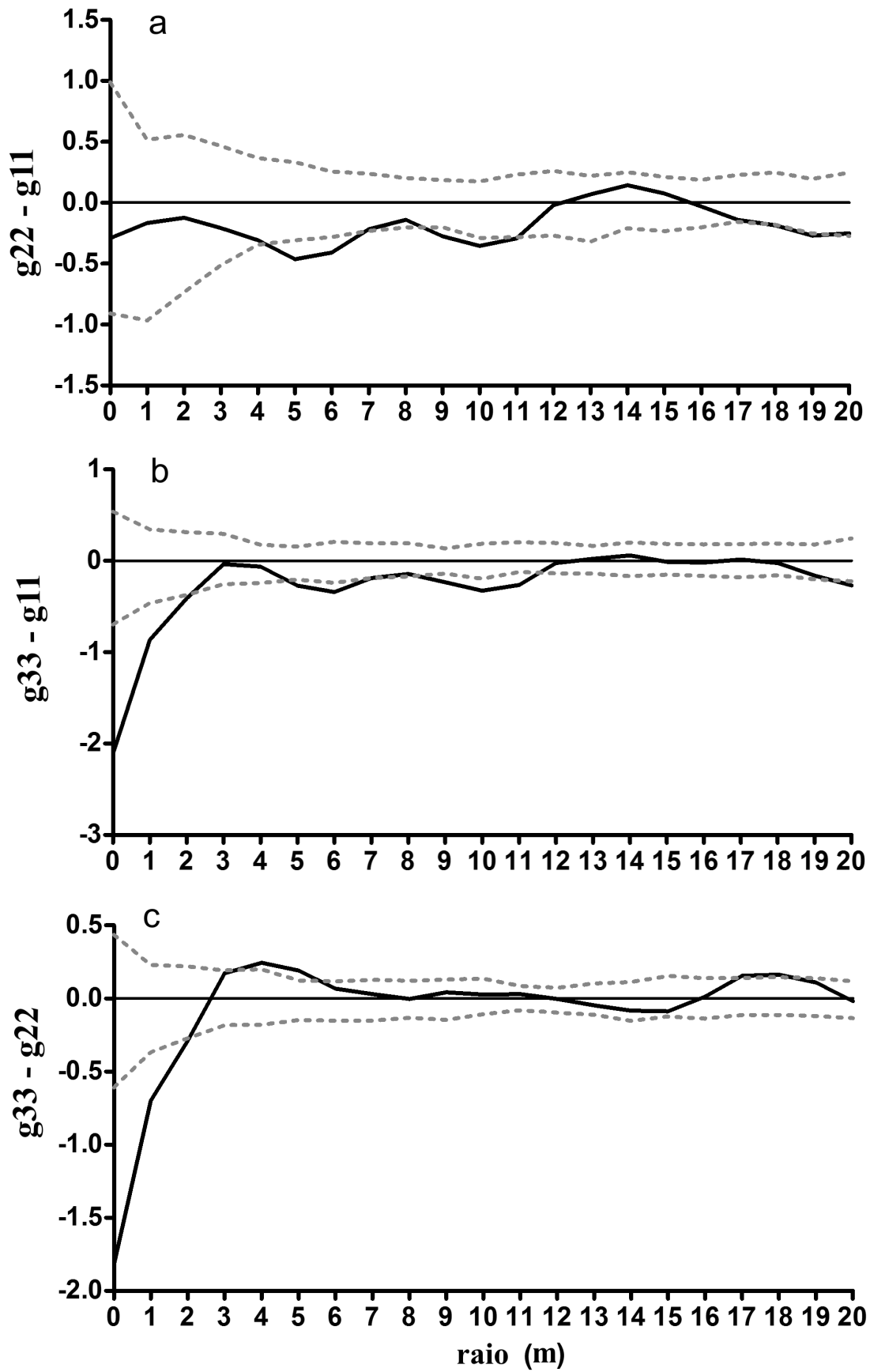
(Teste T1); “b” raios (r) com três metros de largura, para as análises de transitividade da distribuição espacial (Teste T2) e das associações intra e interespecíficas (Teste T3).

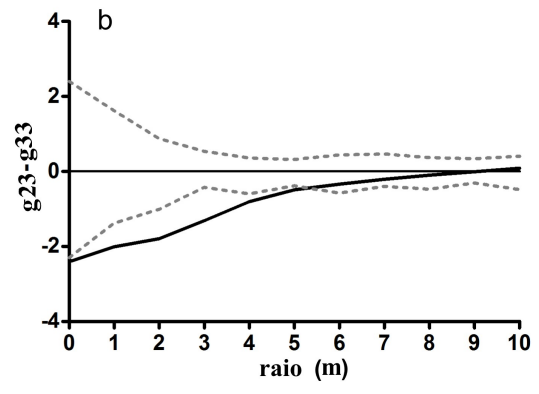
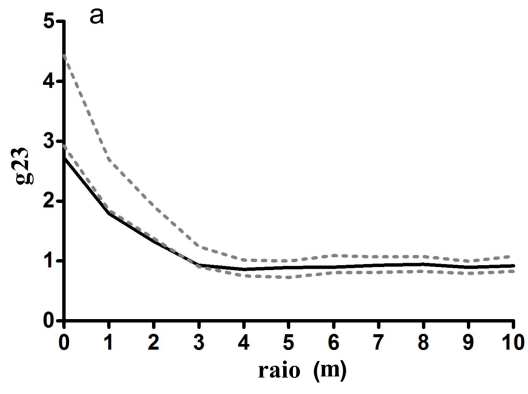
Figura 2 – Diferenças entre as distribuições espaciais em relação ao tempo de sucessão nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” diferença entre as áreas Intermediária e Jovem ($g_{22}(r) - g_{11}(r)$); “b” entre Madura e Jovem ($g_{33}(r) - g_{11}(r)$) e “c” entre Madura e Intermediária ($g_{33}(r) - g_{22}(r)$). linha pontilhada - intervalo de confiança gerado por 999 simulações aleatórias; linha contínua - valores calculados da equação. Valores abaixo do intervalo de confiança indicam menor agregação relativa em anéis de raio (r); valores dentro do intervalo indicam que não houve diferença na distribuição espacial e valores maiores indicam que a distribuição se tornou mais agregada.

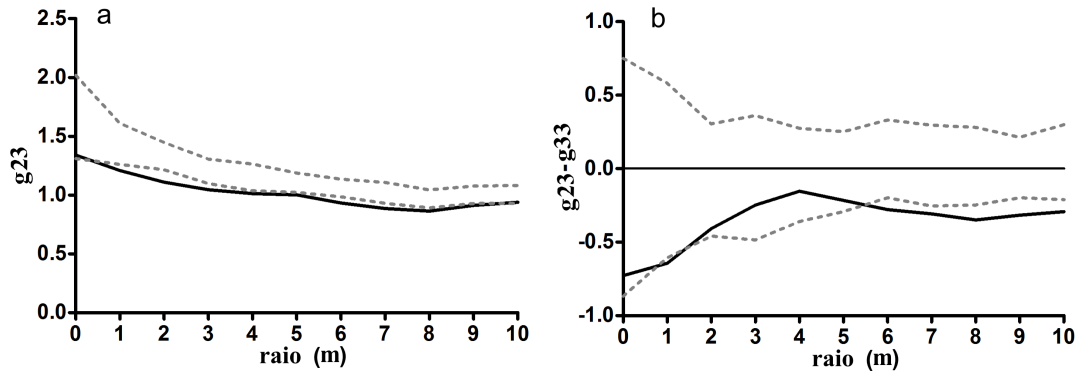
Figura 3 – Avaliação da interação espacial entre a espécie dominante *Kielmeyera rugosa* e o grupamento das espécies não-dominantes na área Intermediária das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” indica a relação espacial entre os grupos (g_{23}); valores iguais a 0 indicam não correlação espacial entre os grupos e valores < 0 , segregação. “b” refere-se à ocorrência de interações intra e interespecíficas ($g_{23} - g_{33}$), indicando que *K. rugosa* possui mais vizinhos da mesma espécie que não-dominantes se $g_{23} - g_{33} < 0$, quando $g_{23} - g_{33} = 0$ a vizinhança de *K. rugosa* possui a mesma proporção de co-específicos e hetero-específicos.

Figura 4 – Avaliação da interação espacial entre a espécie dominante *Chamaecrista cytisoides* e o grupamento das espécies não-dominantes no fragmento fechado das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Brasil. “a” indica a relação espacial entre os grupos (g_{23}); valores iguais a 0 indicam não correlação espacial entre os grupos e valores < 0 , segregação. “b” refere-se a ocorrência de interações intra e interespecíficas ($g_{23} - g_{33}$), indicando que *C. cytisoides* possui mais vizinhos da mesma espécie que não-dominantes se $g_{23} - g_{33} < 0$, quando $g_{23} - g_{33} = 0$ a vizinhança de *K. rugosa* possui a mesma proporção de co-específicos e hetero-específicos.



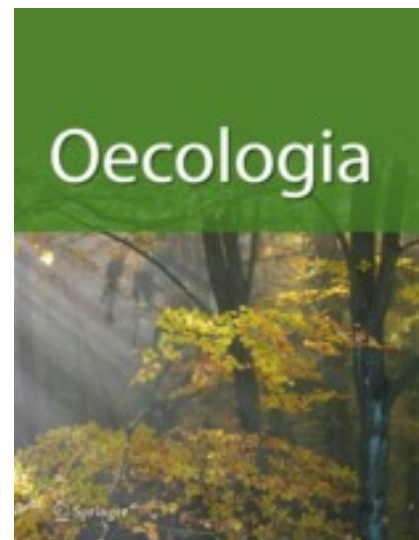






MANUSCRITO III

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO: OECOLOGIA



Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

FACILITAÇÕES GENERALISTAS SÃO MAIS COMUNS EM FLORESTAS SOBRE SOLO OLIGOTRÓFICO? O CASO DAS AREIAS BRANCAS DO NORDESTE DO BRASIL

Facilitações generalistas em heath forest tropicais

Tulio Vinicius Paes Dantas^{1*}; Adauto de Souza Ribeiro²; Everardo Valadares de Sá Barretto Sampaio³ e Elcida de Lima Araújo¹

¹ Universidade Federal Rural de Pernambuco, Av Dom Manoel de Medeiros, S/n Dois Irmãos, Recife, Pernambuco, Brasil

² Universidade Federal de Sergipe, Av Marechal Rondon, S/n Rosa Elze, São Cristóvão, Sergipe, Brasil

³ Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Luís Freire 1000, Recife, Pernambuco, Brasil

* Autor para correspondência – tuliovpd@hotmail.com

Resumo: Avaliou-se o efeito do sombreamento de diferentes plantas enfermeiras na composição de espécies sob suas copas, verificando se as interações positivas de uma vegetação tropical, sob stress abiótico, são espécie-específicas ou generalistas. Sete moitas de três classes de tamanho e uma área aberta (área controle não sombreada) foram selecionadas para 4 espécies focais (*Allegoptera arenaria*, *Coccoloba laevis*, *Kielmeyera rugosa* e *Hancornia speciosa*) em uma heath forest tropical, localizada no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. O número de espécies e indivíduos de cada moita foi contado e fotografias hemisféricas foram tiradas para calcular a porcentagem de cobertura vegetal e a transmitância total nas moitas. A ocorrência de facilitação sob a copa dos diferentes tamanhos das espécies focais foi identificada pelo índice relativo de interação, enquanto análises de regressão linear e de componentes principais foram utilizadas para avaliar o efeito do tamanho das moitas na densidade por hábito e o efeito do sombreamento na composição das espécies. Foram identificadas interações de facilitação generalista, nas quais todas as espécies focais agiram como plantas enfermeiras para muitas espécies, apesar de *H. speciosa* ter menor capacidade de facilitação. Houve alteração na importância das espécies herbáceas para lenhosas com o maior tamanho das moitas e facilitação em cascata nas moitas de *A. arenaria* para espécies epífitas, trepadeiras e parasitas. As moitas com maior sombreamento têm maior diversidade e composição de espécies diferente das moitas menos sombreadas.

Palavras-chave: facilitação generalista, facilitação em cascata, interações positivas, moitas, sombreamento

Introdução

As interações positivas de facilitação entre espécies de plantas, que ocorrem quando um organismo ameniza o ambiente local para outro, especialmente sob condições de stress hídrico, térmico ou nutricional (Verdú e Valient-Banuet 2008; Pugnaire et al. 2011), dirigem mudanças sucessionais na comunidade vegetal (Tracol et al. 2011) e têm papel de destaque na estrutura da comunidade na maioria dos biomas (Callaway 2007; Howard et al. 2012). As vegetações de áreas com condições ambientais severas freqüentemente são dominadas por arbustos e pequenas árvores, que criam condições micro-climáticas mais amenas (Cushman et al. 2010) e atuam como plantas enfermeiras, favorecendo o estabelecimento ou desenvolvimento de espécies menos tolerantes às condições do ambiente (Holmgren et al. 2012). O efeito facilitador dos arbustos depende de suas capacidades de sombreamento e da identidade das plantas envolvidas (Callaway 2007; Pugnaire et al. 2011).

O sombreamento provocado pela copa de uma espécie pioneira possibilita interações facilitadoras reduzindo a amplitude térmica e a evaporação da umidade do solo e protege as sementes e plântulas das temperaturas extremas que provocam desidratação por transpiração e fotoinibição (Pugnaire et al. 2011; Soliveres et al. 2011). A espécie enfermeira (Tirado e Pugnaire 2005) tem um papel chave positivo na comunidade que parece compensar o efeito negativo do aumento de competição por recursos sob suas copas (Rodríguez-García et al. 2011; Holmgren et al. 2012).

A facilitação depende das espécies envolvidas, e, freqüentemente, as espécies facilitadas associam-se a uma espécie enfermeira em particular, que tem aspectos morfológicos e químicos particulares ou que modifica seu ambiente de maneira específica (Bronstein 2009), caracterizando a facilitação como espécie-específica na maioria das comunidades (Callaway 1998, 2007). Porém, nos últimos anos, têm sido relatados casos de características generalistas nas interações positivas de facilitação, com uma espécie facilitando muitas outras (Altieri et al. 2007; Bertness et al. 2006; Verdú e Valiente-Banuet 2008) ou diferentes espécies facilitando uma mesma espécie da comunidade (Franks 2003; El-Bana et al. 2007). Modelagens desenvolvidas por Stanton (2003), Bastola et al. (2009) e Filotas et al. (2010) indicam que as regiões com maior biodiversidade tendem a ter interações positivas mais generalistas porque os atributos que permitem a ocorrência destas interações são compartilhados por maior número de espécies, enquanto áreas com menor biodiversidade tendem a ter as interações positivas espécie-específicas porque as características para a facilitação são mais raras na comunidade.

Admitindo-se a hipótese de que interações facilitadoras podem compensar o efeito de interações negativas, este estudo questiona se interações generalistas são comuns em uma

heath forest tropical submetida a stresses hídrico, térmico e nutricional mas que tem maior biodiversidade que heath forest temperadas, nas quais foi feita grande parte dos estudos de interações positivas de facilitação entre espécies (Brooker et al. 2008). O estudo objetiva avaliar o efeito do sombreamento de diferentes plantas enfermeiras na composição de espécies da área sombreada.

Material e métodos

Local de estudo

A área de estudo está localizada no Parque Nacional Serra de Itabaiana, no Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil, em torno das latitudes e longitudes de 10°40'S e 37°25'O. O Parque abrange uma área total de 7966 ha e engloba três serras: Cajueiro, Comprida e de Itabaiana, com altitude máxima de 670m. Para o estudo foi selecionada uma área de aproximadamente 30 hectares, com 17 anos de regeneração pós-fogo. O clima da região é tropical subúmido, com verão seco e moderado e excedente hídrico no inverno. O índice pluviométrico de Thorntwaite (Im) varia entre – 1,3 e 8,8, caracterizado por precipitação média anual entre 1.100 e 1.300 mm, fortemente concentrada de abril a agosto, e a evapotranspiração anual média é de 800 mm (Dantas et al. 2010). Em função da frequência e volume anual das chuvas, a disponibilidade de água no solo varia da saturação total a extremos de seca.

A vegetação da área, localmente denominada de Areias Brancas (Dantas & Ribeiro 2010a), é um tipo de heath forest com arbustos e pequenas árvores sempre-verdes e escleromorfas, crescendo sobre solos arenosos ácidos, oligotróficos e excessivamente drenados (Dantas et al. 2010). A vegetação é composta por moitas bem desenvolvidas, limitadas por solo desnudo, com grande riqueza de espécies sob a copa ou perímetro de espécies pioneiras (doravante chamadas de espécies focais) (Dantas e Ribeiro 2010a,b). As áreas entre moitas têm solo desnudo ou é parcialmente coberto por herbáceas e pequenos arbustos, sendo denominadas de áreas abertas (Dantas et al. 2010).

Espécies focais, seleção das moitas e coleta de dados

As quatro principais espécies focais selecionadas foram: *Allegoptera arenaria*, *Coccoloba laevis*, *Kielmeyera rugosa* e *Hancornia speciosa*. Elas têm diferentes arquiteturas de copa: *A. Arenaria* é uma palmeira sem estipe com folhagem densa; *C. laevis* é um arbusto ramificado com copa aberta; *K. rugosa* é um arbusto ramificado com copa parcialmente aberta; e *H. speciosa* é uma árvore não/pouco ramificada com copa fechada. Moitas que não se interconectavam pelo sombreamento com outras moitas foram mapeadas, georeferenciadas

e medidas quanto a suas áreas de ocupação do solo. Posteriormente, as moitas foram agrupadas em classes de tamanho e, para cada espécie focal, foram sorteadas de forma aleatória, sete moitas de três classes de tamanho: moitas pequenas ($< 1\text{m}^2$); moitas médias ($1-7\text{m}^2$); e moitas grandes ($> 7\text{m}^2$).

Em cada moita foi realizado um censo, sendo identificadas às espécies ocorrentes e o número de indivíduos por espécie. Nas áreas abertas entre moitas foram dispostos quatro transectos de 50m, nos quais foram alocadas 54 parcelas sorteadas de 1m^2 , de forma aleatória, a fim de ser ter um grupo controle. Em cada parcela controle foi realizado um censo das espécies presentes e quantificado o número de indivíduos de suas populações. Para espécies herbáceas cespitosas, adotou-se o critério de considerar os tufo isolados como um único indivíduo, exceção feita para as Bromeliaceae terrestres, nas quais cada roseta foi contada como um indivíduo. Material botânico das espécies foi coletado para identificação taxonômica, feita com auxílio de bibliografia e por comparação com exsicatas depositadas no herbário ASE.

Para a análise de abertura de copa foram calculadas a projeção do sombreamento da copa da planta focal, a porcentagem de cobertura vegetal (COB) e a quantidade de radiação direta e indireta que incide sob a copa (transmitância total; TRANS). COB e TRANS foram obtidos a partir de fotos hemisféricas tiradas a 30 cm (oeste) do centro da planta focal e a 30 cm do solo, sendo analisadas através do *software Gap Light Analyser 2.0* (GLA) (Frazer et al. 1999).

Análise de dados

Diferenças na densidade e diversidade das moitas entre as espécies focais e entre os tamanhos de moitas foram avaliadas pelo teste de Kruskal-Wallis. Havendo diferença significativa ($p < 0,05$), foi usado o teste de comparação de médias de Student-Newman-Keuls, ao nível de significância de 0,05. A influência do tamanho das moitas nas densidades das comunidades herbáceas, lenhosas e de habitantes de copas (epífitas, trepadeiras e parasitas) foi avaliada através de análises de regressão linear. O teste F-ANOVA ($p < 0,05$) foi utilizado para verificar se o coeficiente de determinação (R^2) das análises de regressão diferia de zero e as diferenças no ponto de interceptação e na inclinação das retas da regressão linear foram testadas pela análise de covariância (ANCOVA), com nível de significância de 0,05.

O efeito que as moitas têm na riqueza e abundância de espécies (ignorando a influência de outros fatores ambientais) foi medido usando o Índice Relativo de Interação (IRI; Armas et al 2004). Este índice é calculado pela equação: $(P_{moita} - P_{aberto}) / (P_{moita} + P_{aberto})$, onde P_{moita} é a densidade específica média dentro da moita e P_{aberto} é a densidade média desta

mesma espécie nas áreas abertas. O IRI apresenta valores que variam de -1 a $+1$ e indica neutralidade na interação entre planta focal e a espécies sobre sua copa quando os valores são próximos à zero, inibição quando os valores são negativos e interações de facilitação entre espécies quando os valores são positivos.

Para verificar se houve diferenças na composição e abundância das espécies nas moitas amostradas foi construída uma árvore de ligação, a partir da rotina “LINKTREE” do *software PRIMER-6*, que cria divisões binárias das moitas baseadas na maximização da estatística R de similaridade (ANOSIM), criando grupamentos de moitas de composição e abundância similares. Para cada divisão, a rotina fornece uma medida de distância entre os grupos, com base na matriz de similaridade de Bray-Curtis. Os grupos mais similares ao total das moitas amostradas estão dispostos na parte inferior do eixo Y (valores menores de B%). A significância dos grupos de similaridade foi confirmada por análise do perfil de similaridade (rotina SIMPROF do *software PRIMER-6*), em 999 simulações aleatórias e nível de significância de 0,05. Os grupos de similaridade formados foram descritos com base nas espécies mais abundantes e que explicam a similaridade dentro do grupo.

A influência da abertura copa sobre o tamanho da moita foi avaliada através de Análise de Componente Principal (PCA) para cada espécie focal. A influência sobre composição das moitas das variáveis de abertura de copa foi avaliada por PCA, considerando os grupos de similaridade formados pela árvore de ligação e calculando-se valores centrais das variáveis de cobertura por grupo, a fim de facilitar a visualização e a interpretação gráfica.

Resultados

Espécies focais e as relações de riqueza, abundância e tamanho das moitas

Em 431 m² de área amostrada nas moitas das quatro espécies focais foram registrados 509 indivíduos de 84 espécies (37 herbáceas, 33 lenhosas e 14 epífitas/parasitas/trepadeiras) distribuídas em 67 gêneros de 46 famílias. Nos 54 m² de áreas abertas foram registrados 796 indivíduos de 20 espécies (18 herbáceas e 2 lenhosas), distribuídas em 19 gêneros de 13 famílias (Tabela 1).

A riqueza de espécies e o número de indivíduos aumentaram com o tamanho da moita, independentemente da espécie focal; contudo, a densidade de indivíduos diminuiu e a diversidade pouco variou com o aumento das moitas (Tabela 2). A densidade de indivíduos da área aberta e das moitas pequenas e médias de *C. laevis*, *K. rugosa* e *H. speciosa* foi semelhante, mas superiores às densidades das respectivas moitas grandes e das moitas de *A. arenaria* que não variaram entre si. A diversidade pouco variou entre as moitas das diferentes espécies focais e das áreas abertas, porém houve uma tendência de que as moitas menores

tivessem menor diversidade geral, a pesar de que a menor diversidade só tenha sido significativa nas moitas de *K. rugosa* e *H. speciosa*.

Houve diferenças na densidade de indivíduos por hábito em relação à área aberta e aos diferentes tamanhos das moitas das quatro espécies focais (Figura 1). Para o hábito herbáceo, a área aberta manteve a densidade constante com o aumento da área amostral; já as moitas apresentaram diminuição da densidade nos tamanhos maiores, independentemente das espécies focais formadoras da moita ($R^2 \neq 0$, $p > 0,05$). As densidades totais de espécies lenhosas nas moitas e nas áreas abertas não variaram com o aumento do tamanho das moitas ($R^2 = 0$, $p < 0,05$) e obedeceram à ordem: *K. rugosa* = *C. laevis* = *A. arenaria* > *H. speciosa* > área aberta. Para as espécies que habitam copas (epífitas, parasitas e trepadeiras), a densidade nas moitas de *H. speciosa* e nas áreas abertas foi praticamente zero e significativamente maior nas moitas grandes de *K. rugosa*, *C. laevis* e *A. arenaria* ($R^2 \neq 0$, $p > 0,05$).

Facilitação, inibição ou neutralidade das moitas na abundância das espécies

Das 84 espécies amostradas nas moitas das quatro espécies focais, 18 ocorreram também nas áreas abertas e 66 espécies foram exclusivas das moitas. Das 20 espécies das áreas abertas, somente duas não ocorreram nas moitas. O Índice Relativo de Interação (IRI) nas moitas das quatro espécies focais, em relação aos seus diferentes tamanhos (Tabela 3), mostra que mesmo as moitas menores já apresentam efeito positivo na abundância de grande número de espécies, independentemente da espécie focal formadora. A quantidade de espécies que se beneficiam das moitas aumenta proporcionalmente ao tamanho das moitas, porém o número de espécies inibidas e neutras permanece praticamente constante.

Plantas focais e as diferenças na composição das moitas

A análise da árvore de ligação identificou a formação de oito grupos de similaridade das moitas (Figura 2). Nenhum grupo de similaridade foi formado por moitas de uma única espécie focal. Os grupos de similaridade podem ser descritos como:

Grupo A1 – reuniu 18 moitas compostas predominantemente pelas espécies herbáceas *Trachypogon spicatus*, *Aspilia foliacea* e *Vellozia dasypus*, que são comumente observadas nas áreas abertas. As plantas focais desse grupo foram *H. speciosa*, com moitas pequenas, médias e grandes e *C. laevis*, *A. arenaria* e *K. rugosa* com moitas geralmente de tamanho pequeno.

Grupo A2 – reuniu 12 moitas compostas em sua maioria por herbáceas como *Trachypogon spicatus* e *Diodella teres*. Este grupo foi formado principalmente por moitas pequenas de *C. laevis*, *A. arenaria*, *K. rugosa* e *H. speciosa*.

Grupo B – reuniu 20 moitas pequenas e médias de *C. laevis*, *A. arenaria*, *K. rugosa* e *H. speciosa*, compostas principalmente por *Trachypogon spicatus*, *Aspilia foliacea* e *Vellozia dasypus*, mas apesar deste grupo apresentar as mesmas espécies de maior abundância que o grupo A1, o grupo B teve maior riqueza de espécies.

Grupo C1 – reuniu as 8 moitas com maior riqueza de espécie da amostra, compostas principalmente por: herbáceas como *Vellozia dasypus*, *Encyclia patens*, *Aspilia foliacea*, *Melocactus zehntneri* e *Vrisea procera*; e a epífita *Tillandsia recurvata*. Este grupo foi formado moitas grandes das espécies focais *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*.

Grupo C2 – reuniu 4 moitas médias e grandes das espécies focais *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*. As moitas deste grupo também apresentaram alta riqueza de espécies (como o grupo C1), porém maior variabilidade na composição e abundância das espécies. As espécies mais abundantes foram: *Tillandsia recurvata*, *Vellozia dasypus*, *Sobralia liliastrum*, *Melocactus zehntneri*, dentre outras.

Grupo D – reuniu 12 moitas pequenas, médias e grandes das espécies focais *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*. As espécies mais abundantes deste grupo foram: *Vellozia dasypus*, *Melocactus zehntneri*, *Aspilia foliacea* e *Encyclia dichroma*.

Grupo E – reuniu 5 moitas compostas principalmente por *Lagenocarpus verticillatus* e *Trachypogon spicatus* pequenas, médias de *A. arenaria*. Este grupo foi formado por moitas pequenas e médias de *A. arenaria* e moitas pequenas de *K. rugosa*.

Grupo F – reuniu 5 moitas com a menor similaridade entre os grupos, associando moitas que não se assemelhavam a outros grupos. Como principais espécies das moitas deste grupo, pode-se destacar: *Diodella teres*, *Melocactus zehntneri* e *Chamaecrista desvauxii*. Este grupo foi formado por uma moita pequena e outra grande de *A. arenaria*; uma moita grande de *C. laevis* e duas moitas pequenas de *K. rugosa*.

Análise de cobertura e o efeito na composição das moitas

Foi comum a todas as espécies focais que as moitas pequenas tivessem maior quantidade de luz solar chegando ao seu interior (TRANS) e menores cobertura vegetal (COB) e projeção da copa (COPA) (Figura 1). Os parâmetros analisados pouco diferiram em relação às espécies, apresentando o mesmo padrão geral, com exceção de *A. arenaria*, cujas moitas médias e grandes pouco diferiram em relação a COB. A projeção da copa das quatro espécies focais não se correlacionou significativamente com as outras variáveis de sombreamento (COB e TRANS) e com o tamanho das moitas, embora seja um parâmetro que teve seus maiores valores em algumas moitas grandes das quatro espécies focais.

O efeito da cobertura na composição das moitas foi variável (Figura 4). Os grupos de similaridade A1 e A2 caracterizaram-se por moitas com menor COB e maior TRANS; os grupos C1 e C2 correlacionaram-se aos altos valores de COB; e os grupos B, D e F não apresentaram caracterização definida quanto aos índices de cobertura vegetal, possuindo moitas com valores altos e baixos de COB e TRANS, com valor aproximadamente zero no eixo 1. Os grupos de similaridade não foram fortemente correlacionados à projeção da copa da planta focal, posicionando-se próximo ao zero do eixo 2.

Discussão

Facilitação

A maior riqueza e o elevado número de espécies com IRI positivo nas moitas evidenciam a existência e a importância das interações positivas de facilitação na estruturação das heath Forest tropicais. As quatro espécies focais possuíam espécies associadas que não ocorriam, ou ocorriam em menor frequência, nas áreas abertas, demonstrando suas capacidades em agir como plantas enfermeiras, principalmente nas moitas de maior tamanho, que apresentaram maior número de espécies facilitadas. Alguns estudos sobre interações positivas de facilitação também indicam haver maior riqueza de espécies associadas a plantas enfermeiras que em áreas sem estas espécies (Cavieres et al. 2002; Cavieres e Badano 2009; Howard et al. 2012). Este fenômeno é explicado principalmente pela redução que elas causam na frequência de alguns distúrbios físicos estressantes, permitindo que espécies menos tolerantes sobrevivam nestes ambientes (Soliveres et al. 2011; Holmgren et al. 2012). As moitas de maior tamanho favorecem as alterações micro-climáticas mais significativas, o que pode explicar a maior quantidade de espécies facilitadas nestas moitas (Rodríguez-García et al. 2011; Wang et al. 2011,). No entanto, a maior riqueza de espécies em moitas está longe de ser uma regra, pois alguns estudos descrevem moitas com riqueza similar ou mais baixa que áreas mais abertas, mesmo quando estas moitas são formadas por espécies descritas como benfeitoras (Cavieres e Badano 2009; Xiao et al. 2009). Isto ocorre quando a inibição é a interação mais comum e a facilitação afeta somente algumas espécies em interações espécie-específica (Callaway 1998, 2007). Apesar da riqueza de espécies dentro e fora das moitas, as interações positivas promovem maior biodiversidade, porque espécies não tolerantes ao ambiente seriam eliminadas se não se beneficiassem da interação com a planta enfermeira (Cavieres e Badano 2009; Soliveres et al. 2011; Holmgren et al. 2012).

Densidade das plantas componentes das moitas

Mesmo havendo um claro efeito das plantas focais na facilitação de grande número de espécies locais, a densidade total de indivíduos nas moitas foi menor que nas áreas abertas. Especificamente, as moitas grandes tiveram menor densidade sob a copa das plantas focais que as áreas abertas e as moitas pequenas e médias, que foram iguais entre si. A menor ou igual densidade total de indivíduos sob a copa de plantas enfermeiras que em áreas abertas é diferente do observado por Pugnaire et al. (1996), Maestre e Cortina (2005), Duarte et al. (2006), Chu et al. (2008) e Segoli et al. (2012), porém tais estudos só avaliaram a densidade de uma determinada espécie ou de grupos de plantas facilitadas. Se neste estudo, somente fossem avaliadas as espécies facilitadas ter-se-ia chegado nas mesmas conclusões dos estudos acima citados, entretanto algumas espécies dominantes nas áreas abertas foram inibidas nas moitas e em termos da densidade, a facilitação de algumas espécies não compensou o efeito da inibição. A menor densidade de indivíduos sob a copa de plantas enfermeiras, quando comparado a áreas sem estas espécies, também pode ser indício de algum nível de competição entre as espécies facilitadas e/ou entre as espécies facilitadas e a própria planta enfermeira, ratificando que a facilitação ocorre concomitante com a competição, principalmente entre organismos filogeneticamente próximos ou de mesmo estágio de desenvolvimento (Callaway e Walker 1997; Valiente-Banuet e Verdú 2008; Castillo et al. 2010).

A densidade de espécies herbáceas diminuiu e a densidade de espécies lenhosas manteve-se constante com o aumento do tamanho das moitas, sugerindo uma mudança na importância relativa das herbáceas para as lenhosas com o aumento do tamanho das moitas, assim como foi reportado por Maestre e Cortina (2005), Cuesta et al. (2010) e Wang et al. (2011). O efeito do tamanho das moitas nas comunidades de herbáceas e lenhosas pode estar correlacionado diretamente com a modificação micro-climática provocada pela planta focal facilitadora, que interfere de forma diferente nas espécies de acordo com suas adaptações estratégicas (Soliveres et al. 2011). Os aumentos na umidade e na concentração de nitrogênio são parcialmente dependentes do tamanho das moitas (Rodríguez-García et al. 2011, Holmgren et al. 2012) e têm maior efeito positivo nas espécies lenhosas que nas herbáceas, alterando a performance destes grupos, e resultando em maior crescimento populacional relativo das lenhosas, em detrimento das herbáceas (Cuesta et al. 2010, Wang et al. 2011). Além das alterações de desempenho dos grupos causadas pelas mudanças micro-climáticas, Cuesta et al. (2010) afirmaram que as moitas facilitam indiretamente a germinação de lenhosas pela redução da capacidade competitiva de algumas espécies herbáceas, principalmente gramíneas dominantes nas áreas abertas.

Mesmo com condições mais favoráveis ao estabelecimento de lenhosas nas áreas das moitas, suas densidades permaneceram constantes em relação ao tamanho das moitas, independentemente da espécie focal analisada. Para Silvertown e Charlesworth (2001) e Chu et al. (2008), a competição por recursos é normalmente o mecanismo envolvido na limitação do aumento da densidade e do tamanho dos indivíduos (biomassa). Em áreas com recursos limitados, a estratégia de colonização depende da relação entre o tamanho dos indivíduos e a densidade da população (Chu et al. 2009, 2010) e esta relação não foi mensurada neste estudo, porém observações de campo direcionam as análises para a possibilidade de que, nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana, a comunidade de lenhosas componentes das moitas investe em aumento da biomassa em detrimento do aumento da densidade, que chega a seu valor máximo ainda nas moitas de menor tamanho.

A densidade de epífitas/trepadeiras/parasitas aumentou com o tamanho das moitas de *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*. O efeito positivo do tamanho do hospedeiro na abundância das espécies que habitam sobre a copa já é bem conhecido, por haver uma relação direta entre a abundância e a área habitável (Dantas e Ribeiro 2008; Lie et al. 2009). Entretanto, esperava-se que as moitas de *A. arenaria* tivessem relativamente menos epífitas/trepadeiras/parasitas porque sua arquitetura, com caule aéreo muito curto, copa ampla, mas com folhas prostradas e a poucos centímetros do solo, dificulta ou impossibilita a fixação de epífitos e parasitas. O fato das moitas de *A. arenaria* terem o mesmo efeito na densidade de epífitas/trepadeiras/parasitas que as moitas de *C. laevis* e *K. rugosa* evidencia que *A. arenaria* age como planta enfermeira para os hospedeiros das espécies habitantes das copas, criando um tipo de facilitação secundária, descrito como facilitação em cascata (Bertness et al. 2006; Altieri et al. 2007), em que uma espécie facilitada atua como planta enfermeira para uma terceira espécie.

A abundância de epífitas/trepadeiras/parasitas das moitas de *H. speciosa* foi pequena em comparação com as moitas das outras espécies analisadas e a densidade não variou com o tamanho das moitas. A diferença do efeito positivo das moitas de *H. speciosa* e das outras espécies pode ser decorrência de diferenças na arquitetura da copa ou na capacidade de retenção de umidade dos galhos das espécies (Lie et al. 2009; Callaway et al. 2002), ou ainda um efeito alelopático de *H. speciosa* (Barros IMC, dados não publicados).

Composição das moitas

Nenhum dos oito grupos de similaridade associados às quatro espécies focais foi formado por moitas de uma única planta focal. *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa* desenvolveram moitas de diferentes tamanhos com os oito tipos de assembléia, demonstrando

interações de facilitação generalistas, nas quais muitas espécies são facilitadas, independentemente da espécie facilitadora. Facilitações generalistas não são comumente descritas nos estudos de facilitação, que normalmente definem estas interações como espécie-específicas, nas quais as associações são pareadas e uma determinada espécie facilitadora somente beneficia uma outra espécie (Callaway 1998, 2007). Entretanto, facilitações generalistas estão sendo recentemente descritas (El-Bana et al. 2007; Verdú e Valient-Banuet 2008) e exercem papel fundamental na estruturação de alguns ecossistemas sob condições abióticas extremas. Para Bastola et al. (2009); Filotas et al. (2010) e Stanton (2003) a frequência de interações positivas especialistas ou generalistas varia com a biodiversidade local, de forma que, ambientes com grande número de espécies tendem a ter mais interações positivas generalistas, porque muitas espécies compartilham os mesmos atributos funcionais. Deste modo, a maior biodiversidade das áreas tropicais em relação a regiões temperadas favorece a frequência de facilitações generalistas, o que pode explicar a incidência deste tipo de interação na vegetação deste estudo, que tem maior biodiversidade que vegetações temperadas sob condições semelhantes de oligotrofia e/ou stress hídrico, onde é realizada a maioria dos estudos de facilitação que descrevem interações espécie-específicas.

As espécies tendem a possuir maior capacidade de facilitação sobre espécies filogeneticamente mais próximas, uma vez que apresentam funções ecológicas em comum (Castillo et al. 2010, Verdú et al. 2010). Entretanto, muitas das espécies facilitadas por *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa* foram as mesmas e estas três facilitadoras são filogeneticamente distantes. Para Franks (2003) e El-Bana et al. (2007), as relações generalistas de facilitação estão relacionadas às modificações gerais das condições estressantes do ambiente em termos de sombreamento e da capacidade da planta facilitadora em permitir a acumulação de sementes, sejam elas anemocóricas ou zoocóricas, sendo estas as prováveis explicações para as capacidades de facilitação similares de *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*. Em contrapartida, *H. speciosa* somente formou comunidades, sobre sua copa, características dos grupos de similaridade A1, A2 e B, indicando limitação na capacidade de facilitação e caracterizando-a como uma espécie facilitadora mais especialista. Apesar desta evidência, não se deve considerar o tipo de facilitação de *H. speciosa* como espécie-específica (*sensu* Callaway 1998, 2007), mas como espécie-guilda, já que *H. speciosa* facilitou muitas espécies, que devem possuir atributos em comum que as possibilitam habitar, preferencialmente, sob *H. speciosa* e não as áreas abertas. A interação espécie-guilda em espécies facilitadoras específicas pode ocorrer em qualquer ambiente, mas é potencializada em ambientes com maior biodiversidade, de acordo com os modelos de Stanton (2003) e Filotas et al. (2010).

Como nas Areias Brancas existem muitas espécies que necessitam de facilitação e a maioria parece depender somente da amenização das condições extremas do ambiente, que é causada pelo sombreamento das copas das espécies facilitadoras, seria de esperar que *H. speciosa* também facilitasse estas espécies. Contudo, o fato de *H. speciosa* não possuir a mesma capacidade de facilitação de *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa* indica que a espécie pode não ter o mesmo sucesso na amenização micro-climática, ou que sua capacidade alelopática (Barros IMC, dados não publicados) pode inibir parte da comunidade das espécies que poderiam ser facilitadas. Este comportamento dicotômico entre facilitação e inibição por alelopatia já foi identificado por Peguero et al. (2012) em *Acacia pennatula*.

Análise de cobertura e o efeito na composição das moitas

As variáveis da análise da abertura (projeção de copa, cobertura e transmitância) mostraram que o sombreamento é positivamente correlacionado ao tamanho da moita, atribuindo às moitas grandes um maior potencial para alterar as condições micro-climáticas de seus arredores (Badano et al. 2002; El-Bana et al. 2007; Soliveres et al. 2011). A projeção das copas das plantas focais foi fracamente correlacionada ao tamanho das moitas, provavelmente, devido à grande variabilidade na forma das copas de *C. laevis*, *K. rugosa* e *H. speciosa*, e à limitação do tamanho máximo da copa de *A. arenaria*.

As moitas com maior sombreamento tiveram a composição de espécies mais diversificada (Grupos C1 e C2) que as áreas abertas. O maior sombreamento destas moitas deve estar contribuindo para a redução da temperatura do ar e das folhas das plantas sob as moitas, prevenindo o superaquecimento e reduzindo as demandas de transpiração (Rodríguez-García et al. 2011; Soliveres et al. 2011), o que permite que espécies tolerantes à sombra e menos tolerantes à seca sejam facilitadas (Holmgren et al. 2012). As moitas com menor sombreamento foram as de *H. speciosa* e as moitas pequenas de *A. arenaria*, *C. laevis* e *K. rugosa*, que tiveram a composição de espécies mais similar à área aberta (Grupos A1, A2), muito provavelmente por causa da pequena capacidade modificar as condições micro-climáticas da área, o que tornaria o ambiente somente propício às espécies mais tolerantes à seca e à alta intensidade de irradiação. A baixa capacidade de *H. speciosa* em produzir sombreamento já foi descrita por Vieira et al. (2009) que também observaram limitado recrutamento de espécies lenhosas sob sua copa. Os grupos B, D, E e F foram formados por moitas de alto e baixo sombreamento, apresentando composição de espécies pouco diversificada, mas bastante diferente das áreas abertas. O desenvolvimento destas assembléias provavelmente não está ligado às modificações ambientais causadas pelo sombreamento, mas a alguma outra variável que não foi mensurada neste estudo, como alteração da fertilidade do

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

solo (Rodríguez-García et al. 2011), interceptação de propágulos por parte da planta focal (Callaway 2007; Wang et al. 2011) ou algum efeito estocástico.

Observações de campo e avaliações das fotografias hemisféricas da cobertura da copa das moitas permitem afirmar que há um efeito sinérgico entre a planta focal e as espécies facilitadas no sombreamento destas moitas, mostrando que as espécies facilitadas contribuem com as alterações micro-climáticas, aumentando o potencial de facilitação e criando um efeito cascata, como o descrito por Bertness et al. (2006) e Altieri et al. (2007).

Agradecimentos

Agradecemos ao CNPq pelas bolsas concedidas aos autores; aos pesquisadores e estudantes do Laboratório de Ecologia Vegetal dos Ecossistemas Nordestinos (LEVEN) da UFRPE, ao ICMBio pela logística e a José Elvino do Nascimento e Taiguã Pereira pelo auxílio em campo.

Referências

- Altieri AH, Silliman BR, Bertness MD (2007) Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities. *American Naturalist* 169:195-206.
- Armas C, Ordiales R, Pugnaire FI (2004) Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology* 85:2682-2686.
- Badano EI, Molina-Montenegro MA, Quiroz C, Cavieres LA (2002) Efectos de la planta en cojín *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) sobre la riqueza y diversidad de especies en una comunidad alto-andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:757-765.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018-1020.
- Bertness MD, Crain CM, Silliman BR, Bazterrica MC, Reyna MV, Hildago F, Farina JK (2006) The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs* 76:439-460.
- Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160-1170.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis MJJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire FI, Saccone P, Schiffer K, Seifan M, Touzard B, Michalet R (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96:18-34.

- Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina
- Callaway RM (1998) Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.
- Callaway RM (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer.
- Callaway RM, Reinhart KO, Moore GW, Moore DJ, Pennings SC (2002) Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221-230.
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Castillo JP, Verdú M, Valiente-Banuet A (2010) Neighborhood phylodiversity affects plant performance. *Ecology* 91:3656-3663.
- Cavieres LA., Badano EI (2009) Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* 97:1181-1191.
- Cavieres LA, Arroyo MTK, Penaloza A, Molina-Montenegro M (2002) Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science* 13:547-554.
- Chu CJ, Maestre FT, XIAO S, Weiner J, Wang Y, Duang Z, Wang G (2008) Balance between facilitation and resource competition determines biomass–density relationships in plant populations. *Ecology Letters* 11:1189-1197.
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Xiao S, Wan Y, Li Q, Zhao L, Ren ZW, Wang G (2009) Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology* 97:1401-1407.
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Wang Y, Morris C, Xiao S, Yuan J, Du G, Wang G (2010) Effects of positive interactions, size symmetry of competition and abiotic stress on self-thinning in simulated plant populations. *Annals of Botany* 106:647-652.
- Cuesta B, Villar-Salvador P, Puértolas J, Rey-Benayas JM, Michalet R (2010) Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* 98:687-696.
- Cushman JH, Waller JC, Hoak DR (2010) Shrubs as ecosystem engineers in a coastal dune: influences on plant populations, communities and ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 21:821-831.
- Dantas TVD, Ribeiro AS (2008) Infestação da erva-de-passarinho (*Psittacanthus dichrous* Mart. ex. Schult (Loranthaceae) em *Kielmeyera rugosa* Choisy (Clusiaceae) no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe. *Biologia Geral e Experimental* 8:7-14.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

Dantas TVP, Ribeiro AS (2010a) Estrutura populacional de *Kielmeyera rugosa* Choisy (Clusiaceae) no Parque Nacional Serra de Itabaiana, Estado de Sergipe. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 32:141-146.

Dantas TVP, Ribeiro AS (2010b). Caracterização da vegetação do Parque Nacional Serra de Itabaiana, Sergipe – Brasil. *Biotemas* 23:9-18.

Dantas TVP, Nascimento-Junior JE, Ribeiro AS, Prata APN (2010) Florística e estrutura da vegetação arbustivo-arbórea das Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana/Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 33:575-588.

Duarte LDS, Dos-Santos MMG, Hartz SM, Pillar VD (2006) Role of nurse plants in Araucaria forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31:520-528

El-Bana MI, Li ZQ, Nijs I (2007) Role of host identity in effects of phytogenic mounds on plant assemblages and species richness on coastal arid dunes. *Journal of Vegetation Sciences* 18:635-644.

Filotas E, Grant M, Parrott L, Rikvold PA (2010) The effect of positive interactions on community structure in a multi-species metacommunity model along an environmental gradient. *Ecological Modelling* 221:885–894.

Franks SJ (2003) Competitive and facilitative interactions within and between two species of coastal dune perennials. *Canadian Journal of Botany* 81:330–337.

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

Holmgren M, Gómez-Aparicio L, Quero JL, Valladares F (2012) Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169:293-305.

Howard KSC, Eldridge DJ, Soliveres S (2012) Positive effects of shrubs on plant species diversity do not change along a gradient in grazing pressure in an arid shrubland. *Basic and Applied Ecology* 13:159-168.

Lie MH, Arup U, Grytnes JA, Ohlson M (2009) The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity Conservation* 18:3579–3596.

Maestre FT, Cortina J (2005) Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* 27:161–169.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

- Peguero G, Lanuza OR, Savé R, Espelta JM (2012) Allelopathic potential of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula* Benth.: inhibition of seedling establishment exceeds facilitation under tree canopies. *Plant Ecology* DOI 10.1007/s11258-011-0014-0.
- Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011) Positive plant interactions in the Iberian Southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments* 75:1310–1320.
- Pugnaire FI, Hasse P, Puidefabregas J (1996) Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Rodríguez-García E, Bravo F, Spies TA (2011) Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *Forest Ecology and Management* 262:244-251.
- Segoli M, Ungar D, Giladi I, Arnon A, Shachak M (2012) Untangling the positive and negative effects of shrubs on herbaceous vegetation in drylands. *Landscape Ecology* 27:899–910.
- Silvertown J, Charlesworth D (2001) *Introduction to plant population biology*. Oxford: Blackwell Publishing
- Soliveres S, Eldridge DJ, Maestre FT, Bowker MA, Tighe M, Escudero A (2011) Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematic* 13:247-258.
- Stanton ML (2003) Interacting guilds: moving beyond the pairwise perspective on mutualisms. *American Naturalist* 162:10-23.
- Tirado R, Pugnaire FI (2005) Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111:437-444.
- Tracol Y, Gutiérrez JR, Squeo FA (2011) Plant Area Index and microclimate underneath shrub species from a Chilean semiarid community. *Journal of Arid Environments* 75:1-6.
- Valiente-Banuet A, Verdú M (2008) Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96:489-494.
- Verdú M, Valiente-Banuet A (2008) The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* 172: 751-760.
- Verdú M, Jordano P, Valiente-Banuet A (2010) The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *Journal of Ecology* 98:1454-1461.
- Vieira DLM, Fonseca TA, Gomes JBV (2009) Árvores isoladas promovem a regeneração de restingas em Sergipe: Comparação entre espécies. *EMBRAPA Tabuleiros Costeiros, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*, 42: 1-18.

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

Wang Y, Bao W, Wu N (2011) Shrub island effects on a high-altitude forest cutover in the eastern tibetan plateau. *Annals of Forest Science* 68:1127-1141.

Xiao S, Michalet R, Wang G, Chen SY (2009) The interplay between species positive and negative interactions shapes the community biomass–species richness relationship. *Oikos* 118:1343-1348.

Tabela 1. Checklist das espécies encontradas nas moitas das quatro espécies focais amostradas e nas áreas abertas sem moitas, em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.

Famílias	Espécies	<i>Allegoptera arenaria</i>	<i>Coccoloba laevis</i>	<i>Kielmeyera rugosa</i>	<i>Hancornia speciosa</i>	Áreas abertas
Amaranthaceae	<i>Gomphrena demissa</i> Mart.				X	X
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.				X	
Apocynaceae	<i>Hancornia speciosa</i> B.A. Gomes		X	X	X	
	<i>Ditassa crassifolia</i> Decne.		X			
	<i>Mandevilla moricandiana</i> (A. DC.) Woodson	X	X	X		
	<i>Mandevilla scabra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) K. Schum.		X			
	<i>Mandevilla tenuifolia</i> (J.C. Mikan) Woodson		X	X		
Araceae	<i>Anthurium affine</i> Schott	X	X			
	<i>Anthurium gracile</i> (Rudge) Schott		X			
Areaceae	<i>Allagoptera arenaria</i> (Gomes) Kuntze	X	X	X		
Asteraceae	<i>Acritopappus confertus</i> (Gardner) R.M. King & H. Rob.		X			X
	<i>Aspilia foliacea</i> Baker	X	X	X	X	X
	<i>Lepidaploa chalybaea</i> (Mart. ex DC.) H. Rob.	X	X		X	X
	Asteraceae sp1					X
Bignoniaceae	Bignoniaceae sp1	X		X		
Bonnetiaceae	<i>Bonnetia stricta</i> (Nees) Nees & Mart.			X		
Boraginaceae	<i>Cordia multispicata</i> Cham.	X	X	X		
Bromeliaceae	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	X	X	X	X	
	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	X	X			
	<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook.	X				
	<i>Tillandsia streptophylla</i> Scheidw ex C.Morren	X	X			
	<i>Hohenbergia catingae</i> Ule	X	X			
	<i>Aechmea aquilega</i> (Salisb.) Griseb.			X		
	<i>Aechmea mertensii</i> (G. Mey.) Schult. & Schult. f.	X		X	X	
	<i>Aechmea lingulata</i> (L.) Baker		X			
	<i>Vriesea procera</i> (Mart. ex Schult.f.) Wittm.	X	X			
Burseraceae	<i>Tetragastris ochchonii</i> (Rizzini) D.C. Daly	X	X	X		

Cactaceae	<i>Melocactus zehntneri</i> (Britton & Rose) Luetzelb.	x	x	x	x	X
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera rugosa</i> Choisy	x	x	x	x	
Clusiaceae	<i>Clusia nemorosa</i> G.F.M. Meyer					
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.		x			
Convolvulaceae	<i>Evolvulus thymiflorus</i> Choisy		x	x		X
Cyperaceae	<i>Bulbostylis sp.</i>					X
	<i>Lagenocarpus verticillatus</i> (Spreng.)	x	x	x		X
	<i>Rhynchospora tenuis</i> Willd. ex Link		x	x		
Dilleniaceae	<i>Davilla flexuosa</i> A. St.-Hil.	x	x	x	x	
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea ovata</i> Vell.	x	x	x		
Ericaceae	<i>Leucothoe revoluta</i> (Spreng.) DC.	x				
Euphorbiaceae	<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl) Griseb.	x	x	x	x	
	<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	x				
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus bifidus</i> (Schrad.) Kunth	x		x	x	
	<i>Syngonanthus nitens</i> (Bong.) Ruhland		x			
Fabaceae	<i>Bauhinia acuruana</i> Moric.		x			
	<i>Chamaecrista cytisoides</i> (DC. ex Collad.) H.S. Irwin & Barneby		x	x	x	
	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip	x	x	x	x	x
	<i>Chamaecrista ramosa</i> (Vogel) H.S. Irwin & Barneby		x			
	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene				x	
	<i>Diptychandra epunctata</i> Tul.	x	x	x	x	
Gentianaceae	<i>Chelonanthus purpurascens</i> (Aubl.) Struwe & V.A. Albert			x		
Gleicheniaceae	<i>Gleichenella pectinata</i> (Willd.) Ching	x	x			
Humiriaceae	<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	x	x			
Krameriaceae	<i>Krameria grandiflora</i> A. St.-Hil.			x		X
Lamiaceae	<i>Hyptis fruticosa</i> Salzm. ex Benth.	x	x			
LAURACEAE	<i>Cassytha filiformis</i> L.		x	x		
Loranthaceae	<i>Psittacanthus bicalyculatus</i> Mart.			x		
Lytraceae	<i>Cuphea flava</i> Spreng.	x	x	x	x	x
Malpighiaceae	<i>Byrsonima sericea</i> DC.		x			
	<i>Stigmaphyllon paralias</i> A.	x	x	x		

	Juss.					
	<i>Byrsonima coccolobifolia</i>		X			
	Kunth					
Myrtaceae	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	X	X			
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	X	X			
	<i>Myrcia lundiana</i> Kiaersk.		X	X		
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	X			X	
	<i>Guapira pernambucensis</i> (Casar.) Lundell	X	X			X
Ochnaceae	<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	X	X	X		X
Orchidaceae	<i>Encyclia patens</i> Hook.	X	X	X		
	<i>Encyclia dichroma</i> (Lindl.) Schltr.	X	X	X		X
	<i>Sobralia liliastrum</i> Lindl.	X	X	X		X
	<i>Cyrtopodium glutiniferum</i> Raddi	X	X			X
Poaceae	<i>Axonopus aureus</i> P. Beauv.	X			X	X
	<i>Gymnopogon</i> sp.					X
	<i>Paspalum arenarium</i> Schrad.				X	
	<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	X	X	X	X	X
	Poaceae sp1					X
Polygalaceae	<i>Polygala trichosperma</i> L.	X	X	X	X	X
Polygonaceae	<i>Coccoloba laevis</i> Casar.	X	X	X		
	<i>Coccoloba rosea</i> Meisn.	X	X	X	X	X
Rubiaceae	<i>Guettarda platypoda</i> DC.	X	X	X	X	
	<i>Diodella teres</i> (Walter) Small	X	X	X	X	X
	<i>Spermacoce verticillata</i> L.	X	X			
	<i>Perama hirsuta</i> Aubl.	X				
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	X	X	X		
Sapindaceae	<i>Serjania salzmanniana</i> Schltr.	X				
Sapotaceae	<i>Manilkara salzmannii</i> (A. DC.) H.J. Lam		X			
Santalaceae	<i>Phoradendron chrysocladon</i> A. Gray		X			
Verbenaceae	<i>Lantana lucida</i> Schauer	X	X	X		X
	<i>Lantana fucata</i> Lindl.	X	X	X		X
Velloziaceae	<i>Vellozia dasypus</i> Seub.	X	X	X	X	X

Tabela 2. Número de espécies (S), índice de diversidade de Shannon-Wiener médio (H' ; decits), número de indivíduos (N) e densidade média (ind.m^{-2}) da área aberta e das moitas de diferentes classes de tamanhos (m^2) e espécies focais formadoras, em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.

Moitas	Tamanho	S	H'	N	ind.m^{-2}
<i>A. arenaria</i>	<1	15	0,62bc	77	13,75ab
	1-7	27	0,96ab	293	11,5b
	>7	50	0,99ab	679	9,15b
<i>C. laevis</i>	<1	18	0,65bc	141	25,17a
	1-7	37	0,89ab	329	15,19a
	>7	56	0,89ab	1020	9,27b
<i>K. rugosa</i>	<1	19	0,52c	75	13,39a
	1-7	25	0,76b	207	16,43a
	>7	45	1,08a	532	9,39b
<i>H. speciosa</i>	<1	10	0,49c	94	16,78a
	1-7	14	0,65b	292	18,47a
	>7	27	0,82b	595	7,92b
Área aberta	1	20	0,96ab	796	14,74a

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem pelo Teste Student-Newman-Keuls ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 3. Número de espécies facilitadas, neutras e inibidas, classificadas a partir do Índice Relativo de Interação, pelas moitas de diferentes tamanhos (m²) e espécies focais formadoras em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Para as espécies facilitadas, o valor entre parêntese indica o número de espécies exclusivas das moitas e para as espécies inibidas o valor entre parêntese indica o número de espécies exclusivas das áreas abertas.

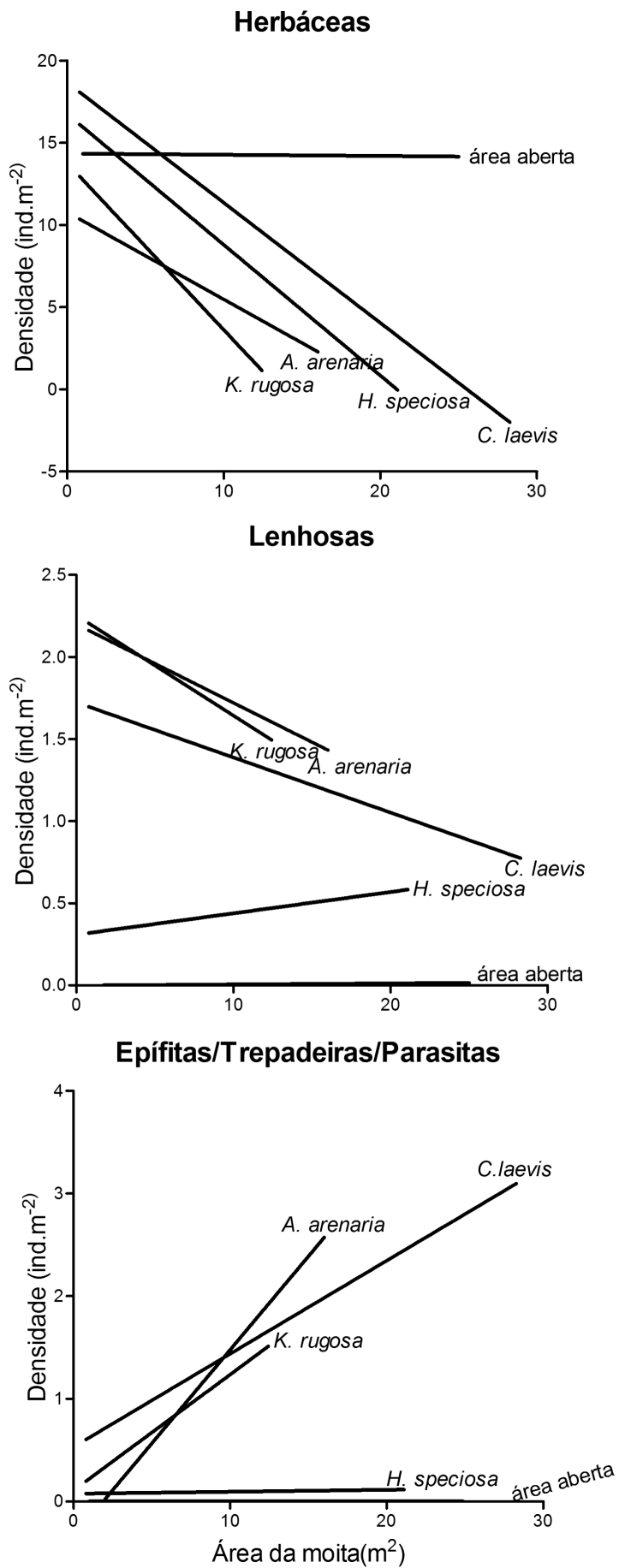
Espécies focais	Moitas < 1 m ²			moitas 1-7 m ²			moitas > 7 m ²		
	Facilitadas	Neutras	Inibidas	Facilitadas	Neutras	Inibidas	Facilitadas	Neutras	Inibidas
<i>A. arenaria</i>	7(6)	4	12(10)	23(20)	1	14(9)	42(40)	2	14(7)
<i>C. laevis</i>	15(11)	5	9(9)	32(28)	2	12(10)	46(46)	4	14(7)
<i>K. rugosa</i>	11(9)	4	12(9)	18(16)	5	11(8)	34(32)	2	14(7)
<i>H. speciosa</i>	6(4)	5	11(10)	6(5)	7	10(8)	18(16)	4	12(7)

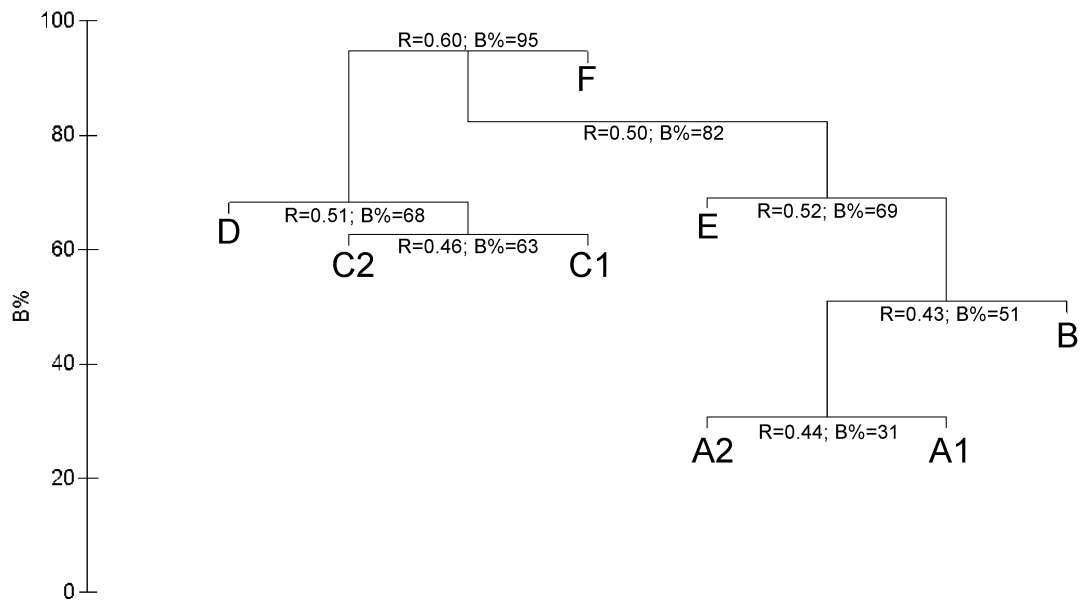
Figura 1. Densidade de espécies herbáceas, lenhosas e habitantes de copas (epífitas/parasitas/trepadeiras) em relação aos tamanhos da área aberta e das moitas de *A. arenaria*, *C. laevis*, *K. rugosa* e *H. speciosa* em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil.

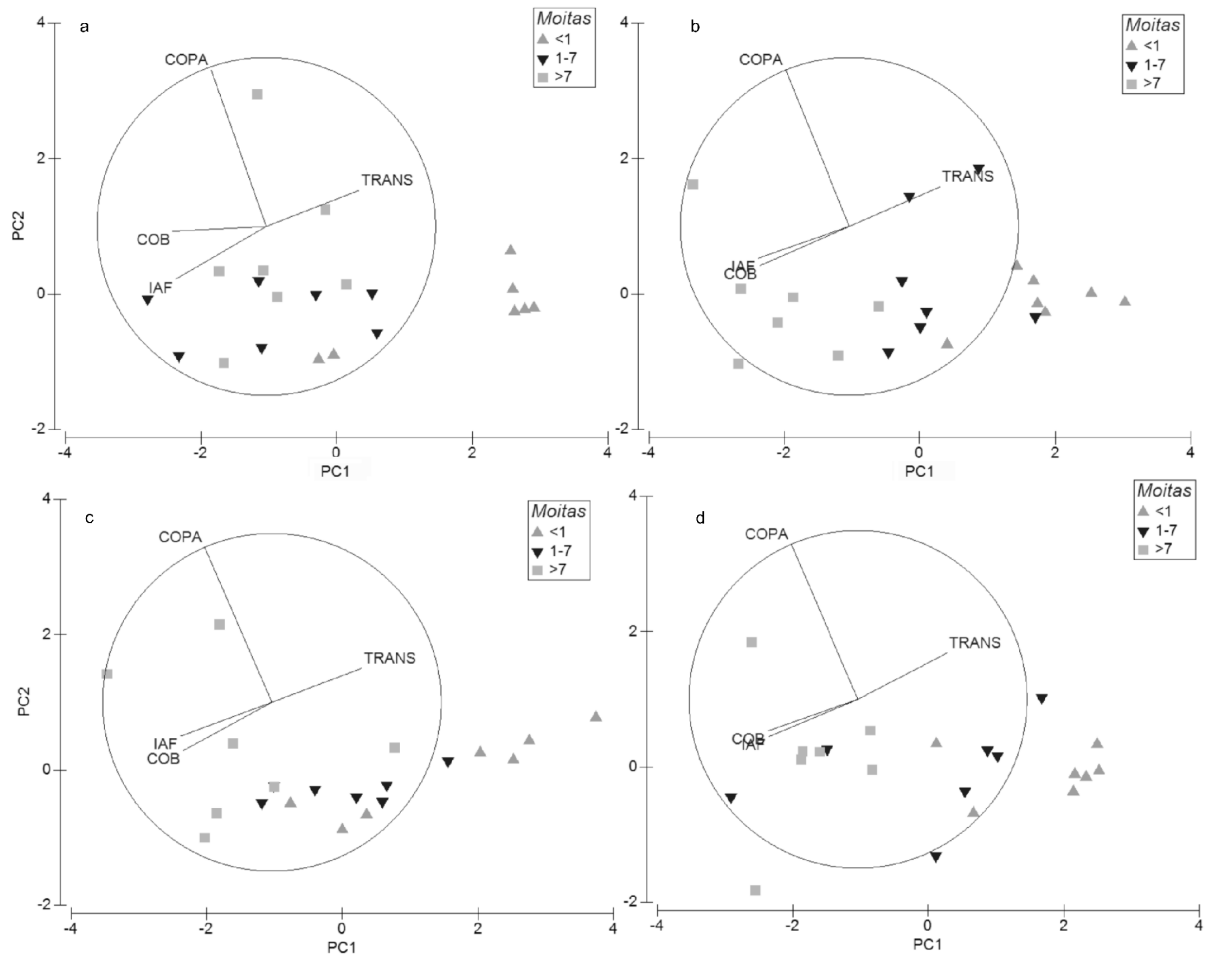
Figura 2. Árvore de ligação da composição das moitas de diferentes tamanhos e espécies focais formadoras, formando grupos com base na similaridade de Bray-Curtis em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Cada subdivisão foi confirmada por análises aleatorizadas do perfil de similaridade em 999 simulações e nível de significância de 0,05.

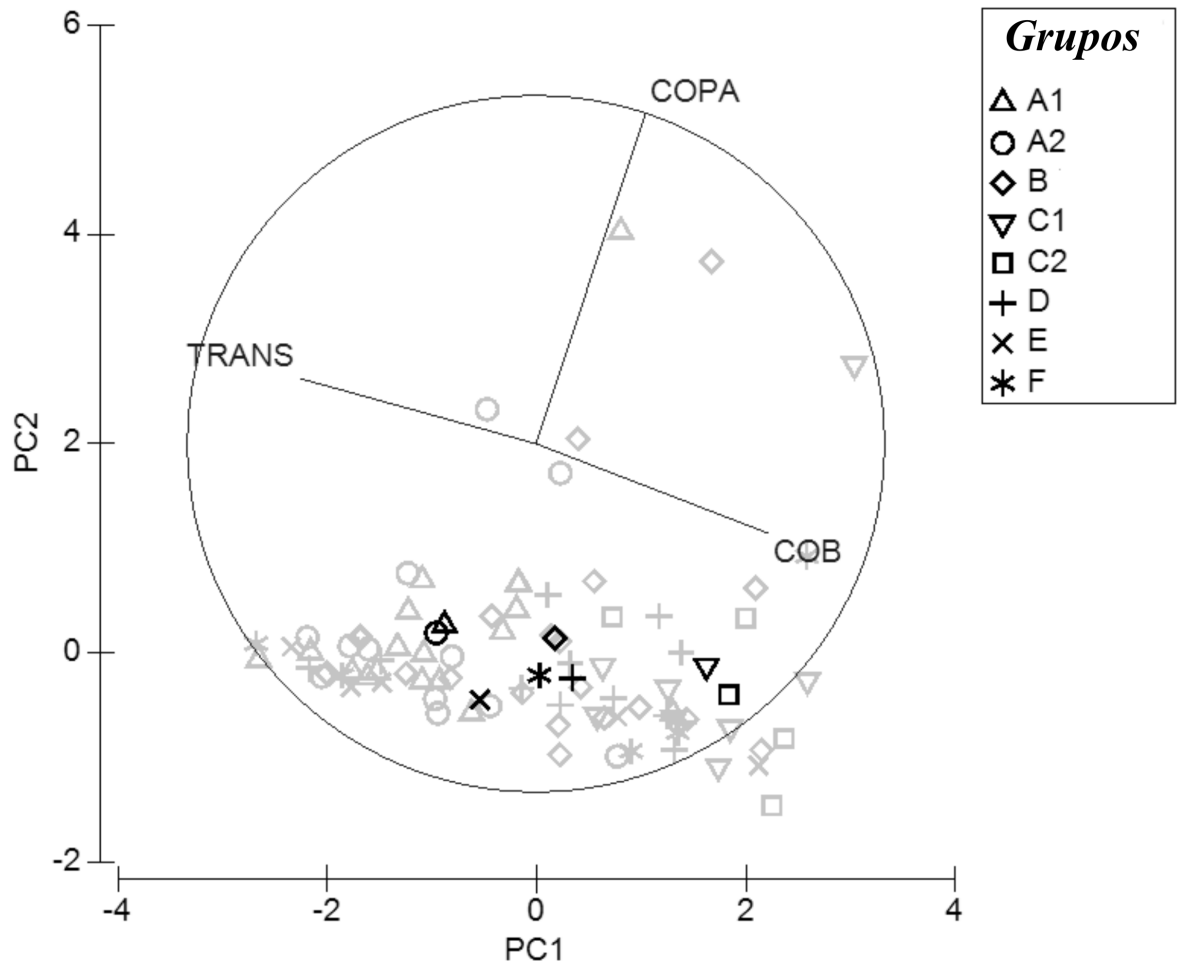
Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) entre as variáveis de abertura de copa: projeção de copa (COPA), cobertura vegetal (COB) e Transmitância (TRANS) em relação ao tamanho das moitas (m²) das diferentes espécies focais em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. “a” moitas de *Allegoptera arenaria*; “b” moitas de *Coccoloba laevis*; “c” moitas de *Kielmeyera rugosa*; “d” moitas de *Hancornia speciosa*.

Figura 4. Análise de componentes principais (PCA) entre as variáveis de abertura de copa: projeção de copa (COPA), cobertura vegetal (COB) e Transmitância (TRANS) e os grupos de similaridade em uma vegetação tropical sobre solos oligotróficos em Itabaiana, Sergipe, Brasil. Símbolos em preto indicam posicionamento central médio dos grupos de similaridade.









4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos apresentados nesta tese confirmam a importância de pesquisas sobre a sucessão e as interações entre as espécies para o entendimento da organização das comunidades de plantas e o efeito de fatores antropicos, como o fogo, no processo de colonização e substituição de espécies em vegetações tropicais em áreas arenosas e oligotróficas.

Ficou evidente que o fogo nas Areias Brancas do Parque Nacional Serra de Itabaiana altera as condições nutricionais do solo e causa a mortalidade de grande parte da comunidade vegetal, dificultando as recomposições da riqueza de espécies e da abundância das populações. O processo sucessional pós-fogo ocorre pela germinação de sementes do banco ou de áreas do entorno, em uma dinâmica de aumento contínuo de densidade e variação na ordem de importância das espécies na comunidade.

O aumento da densidade de indivíduos com o tempo de sucessão é contrário ao que acontece em outros tipos de vegetação florestal tropical, onde a densidade diminui com a sucessão, por efeito da competição e do maior porte dos indivíduos. Esta característica das Areias Brancas foi explicada pela tendência que em ambientes estressantes, como áreas oligotróficas ou com déficit hídrico, as plantas se associem em aglomerados (moitas) e possivelmente interajam positivamente entre si, em relações de facilitação.

Entretanto as interações de facilitação não foram evidenciadas no estudo de distribuição espacial das espécies arbustivo-arbóreas das Areias Brancas. As espécies dominantes e não-dominantes ocorrem em agregações intraespecíficas de pequena escala, que ocorrem provavelmente por efeito da dispersão limitada das sementes, ou de forma aleatória. Os resultados obtidos no estudo da distribuição das espécies arbustivo-arbóreas sugerem haver alterações nas relações de competição esperadas para as áreas arenosas oligotróficas, de forma que espécies dominantes apresentam pequena competição entre si, por conta de diferenças na ocupação de nichos radiculares ou na associação com espécies de micorrizas, que auxiliam na obtenção dos poucos nutrientes disponíveis.

Já os estudos sobre as associações entre espécies pioneiras e as demais espécies da comunidade diagnosticaram interações de facilitação generalistas e as definiu como um importante processo de colonização e sucessão nas Areias Brancas. As interações de facilitação são parcialmente dependentes das espécies envolvidas e da capacidade da planta pioneira em alterar as condições micro-climáticas pelo efeito do sombreamento. Neste estudo ficou evidente a ocorrência de facilitações em cascata, em que espécies facilitadas atuam como facilitadoras de uma terceira espécie no mesmo sistema. Estas facilitações em cascata

Dantas, T.V.P. Sucessão vegetacional sobre solo oligotrófico na floresta atlântica nordestina

são pouco descritas na literatura, atribuindo às vegetações tropicais sobre solos arenosos oligotróficos um papel de destaque nos estudos sobre interações de facilitação.

Nos estudos apresentados nesta tese, as metodologias adotadas se mostraram bastante eficientes e coerentes com as análises que se queria alcançar. Fato interessante foi que os estudos não foram realizados de forma muito dispendiosa ou massivamente exaustivos na coleta dos dados, mas os resultados obtidos foram bastante atuais e contribuem de forma substancial para o entendimento não só da vegetação foco do estudo, mas também com o entendimento geral sobre os temas abordados.

5. ANEXOS

5.1 – Normas para a publicação na revista *Forest Ecology and Management*

Forest Ecology and Management publishes scientific articles that link forest ecology with forest management, and that apply biological, ecological and social knowledge to the management and conservation of man-made and natural forests. The scope of the journal includes all forest ecosystems of the world.

A refereeing process ensures the quality and international interest of the manuscripts accepted for publication. The journal aims to encourage communication between scientists in disparate fields who share a common interest in ecology and forest management, and to bridge the gap between research workers and forest managers in the field to the benefit of both.

Authors should demonstrate a clear link with forest ecology and management. For example, papers dealing with remote sensing are acceptable if this link is demonstrated, but not acceptable if the main thrust is technological and methodological. Similarly, papers dealing with molecular biology and genetics may be more appropriate in specialized journals, depending on their emphasis. The journal does not accept articles dealing with agro-forestry. The journal does not recognize 'short communications' as a separate category.

The editors encourage submission of papers that will have the strongest interest and value to the Journal's international readership. Some key features of papers with strong interest include:

1. Clear connections between the ecology and management of forests;
2. Novel ideas or approaches to important challenges in forest ecology and management;
3. Studies that address a population of interest beyond the scale of single research sites ([see the editorial](#)). Three key points in the design of forest experiments, *Forest Ecology and Management* 255 (2008) 2022-2023);
4. Review Articles on timely, important topics. Authors are encouraged to contact one of the editors to discuss the potential suitability of a review manuscript.

We now receive many more submissions than we can publish. Many papers are rejected because they do not fit within the aims and scope detailed above. Some examples include:

1. Papers in which the primary focus is, for example, entomology or pathology or soil science or remote sensing, but where the links to, and implications for, forest management are not clear and have not been strongly developed;
2. Model-based investigations that do not include a substantial field-based validation component;
3. Local or regional studies of diversity aimed at the development of conservation policies;
4. The effects of forestry practices that do not include a strong ecological component (for example, the effects of weed control or fertilizer application on yield);
5. Social or economic or policy studies (please consider our sister journal, 'Forest Policy and Economics').

Types of paper

1. Regular papers. Original research papers should report the results of original research. The material should not have been previously published elsewhere, except in a preliminary form.
2. Review articles. Review articles are welcome but should be topical and not just an overview of the literature. Before submission please contact one of the Chief Editors.
3. Papers for Special Issues. *Forest Ecology and Management* publishes Special Issues from time to time. If your paper has been invited by a Guest Editor as a contribution to a Special Issue, please mark it as such on the title page.

Use of wordprocessing software

It is important that the file be saved in the native format of the wordprocessor used. The text should be in single-column format, and 1.5 line-spacing and line-numbering should be used throughout. Keep

the layout of the text as simple as possible. Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the wordprocessor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. Do not embed "graphically designed" equations or tables, but prepare these using the wordprocessor's facility. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). Do not import the figures into the text file but, instead, indicate their approximate locations directly in the electronic text and on the manuscript. See also the section on Electronic illustrations.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the "spell-check" and "grammar-check" functions of your wordprocessor.

Article structure

Subdivision

Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections should be numbered 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not just refer to "the text". Any subsection may be given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

Material and methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Results

Results should be clear and concise.

Discussion

This should explore the significance of the results of the work, not repeat them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid extensive citations and discussion of published literature.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on. Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

Essential title page information

- **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.
- **Author names and affiliations.** Where the family name may be ambiguous (e.g., a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail address of each author.
- **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. **Ensure that phone numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address. Contact details must be kept up to date by the corresponding author.**
- **Present/permanent address.** If an author has moved since the work described in the article was

done, or was visiting at the time, a 'Present address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that author's name. The address at which the author actually did the work must be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals are used for such footnotes.

Abstract

A concise and factual abstract is required (not longer than 400 words). The abstract should state briefly the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An abstract is often presented separately from the article, so it must be able to stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential, then cite the author(s) and year(s). Also, non-standard or uncommon abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their first mention in the abstract itself

Graphical abstract

A Graphical abstract is optional and should summarize the contents of the article in a concise, pictorial form designed to capture the attention of a wide readership online. Authors must provide images that clearly represent the work described in the article. Graphical abstracts should be submitted as a separate file in the online submission system. Image size: Please provide an image with a minimum of 531 × 1328 pixels (h × w) or proportionally more. The image should be readable at a size of 5 × 13 cm using a regular screen resolution of 96 dpi. Preferred file types: TIFF, EPS, PDF or MS Office files. See <http://www.elsevier.com/graphicalabstracts> for examples.

Authors can make use of Elsevier's Illustration and Enhancement service to ensure the best presentation of their images also in accordance with all technical requirements: [Illustration Service](#).

Highlights

Highlights are mandatory for this journal. They consist of a short collection of bullet points that convey the core findings of the article and should be submitted in a separate file in the online submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5 bullet points (maximum 85 characters, including spaces, per bullet point). See <http://www.elsevier.com/highlights> for examples.

Keywords

Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, using American spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, 'and', 'of'). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be placed on the first page of the article. Such abbreviations that are unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Units

SI (Système International d'unités) should be used for all units except where common usage dictates otherwise. Examples of non-SI that may be more appropriate (depending on context) in many ecological and forestry measurements are ha rather than m², year rather than second. Use Mg ha⁻¹, not tonnes ha⁻¹, and use &mgr;g g⁻¹, not ppm (or for volume, &mgr;L L⁻¹ or equivalent). Tree diameter will generally be in cm (an approved SI unit) rather than m. Units should be in the following style: kg ha⁻¹ year⁻¹, kg m⁻³. Non-SI units should be spelled in full (e.g. year). Do not insert 'non-units' within compound units: for example, write 300 kg ha⁻¹ of nitrogen (or N), not 300 kg N ha⁻¹.

Math formulae

Present simple formulae in the line of normal text where possible and use the solidus (/) instead of a horizontal line for small fractional terms, e.g., X/Y. In principle, variables are to be presented in italics. Powers of e are often more conveniently denoted by exp. Number consecutively any equations that have to be displayed separately from the text (if referred to explicitly in the text).

Footnotes

Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout the article, using superscript Arabic numbers. Many wordprocessors build footnotes into the text, and this feature may be used. Should this not be the case, indicate the position of footnotes in the text and present the footnotes themselves separately at the end of the article. Do not include footnotes in the Reference list.

Table footnotes

Indicate each footnote in a table with a superscript lowercase letter.

Artwork

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Embed the used fonts if the application provides that option.
- Aim to use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Times New Roman, Symbol, or use fonts that look similar.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Provide captions to illustrations separately.
- Size the illustrations close to the desired dimensions of the printed version.
- Submit each illustration as a separate file.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions>

You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

If your electronic artwork is created in a Microsoft Office application (Word, PowerPoint, Excel) then please supply 'as is' in the native document format.

Regardless of the application used other than Microsoft Office, when your electronic artwork is finalized, please 'Save as' or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):

EPS (or PDF): Vector drawings, embed all used fonts.

TIFF (or JPEG): Color or grayscale photographs (halftones), keep to a minimum of 300 dpi.

TIFF (or JPEG): Bitmapped (pure black & white pixels) line drawings, keep to a minimum of 1000 dpi.

TIFF (or JPEG): Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale), keep to a minimum of 500 dpi.

Please do not:

- Supply files that are optimized for screen use (e.g., GIF, BMP, PICT, WPG); these typically have a low number of pixels and limited set of colors;
- Supply files that are too low in resolution;
- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Color artwork

Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF, EPS or MS Office files) and with the correct resolution. If, together with your accepted article, you submit usable color figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in color on the Web (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your preference for color: in print or on the Web only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications which can arise by converting color figures to 'gray scale' (for the printed version should you not opt for color in print) please submit in addition usable black and white versions of all the color illustrations.

Figure Captions

Number figures consecutively in accordance with their appearance in the text. Ensure that each figure has a caption. Supply captions separately, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (**not** on the figure itself) and a description of the figure. Keep text in the figures themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript lowercase letters. Avoid vertical rules. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article.

References

Citation in text

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

Web references

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a different heading if desired, or can be included in the reference list.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

This journal has standard templates available in key reference management packages EndNote (<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>) and Reference Manager (<http://refman.com/support/rm-styles.asp>). Using plug-ins to wordprocessing packages, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article and the list of references and citations to these will be formatted according to the journal style which is described below.

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. *Single author:* the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. *Two authors:* both authors' names and the year of publication;
3. *Three or more authors:* first author's name followed by 'et al.' and the year of publication.

Citations may be made directly (or parenthetically). Groups of references should be listed first alphabetically, then chronologically.

Examples: 'as demonstrated (Allan, 2000a, 2000b, 1999; Allan and Jones, 1999). Kramer et al. (2010) have recently shown ...'

List: References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters 'a', 'b', 'c', etc., placed after the year of publication.

Examples:

Reference to a journal publication:

Van der Geer, J., Hanraads, J.A.J., Lupton, R.A., 2010. The art of writing a scientific article. *J. Sci. Commun.* 163, 51–59.

Reference to a book:

Strunk Jr., W., White, E.B., 2000. *The Elements of Style*, fourth ed. Longman, New York.

Reference to a chapter in an edited book:

Mettam, G.R., Adams, L.B., 2009. How to prepare an electronic version of your article, in: Jones, B.S., Smith, R.Z. (Eds.), *Introduction to the Electronic Age*. E-Publishing Inc., New York, pp. 281–304.

Journal abbreviations source

Journal names should be abbreviated according to

Index Medicus journal abbreviations: <http://www.nlm.nih.gov/tsd/serials/lji.html>;

List of title word abbreviations: <http://www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php>;

CAS (Chemical Abstracts Service): <http://www.cas.org/content/references/corejournals>.

Video data

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include links to these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so that they directly relate to the video file's content. In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the files in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 50 MB. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>. Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Supplementary data

Elsevier accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please provide the data in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our artwork instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Submission checklist

The following list will be useful during the final checking of an article prior to sending it to the journal for review. Please consult this Guide for Authors for further details of any item.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address
- Phone numbers

All necessary files have been uploaded, and contain:

- Keywords
- All figure captions
- All tables (including title, description, footnotes)

Further considerations

- Manuscript has been 'spell-checked' and 'grammar-checked'
- References are in the correct format for this journal
- All references mentioned in the Reference list are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Web)
- Color figures are clearly marked as being intended for color reproduction on the Web (free of charge) and in print, or to be reproduced in color on the Web (free of charge) and in black-and-white in print
- If only color on the Web is required, black-and-white versions of the figures are also supplied for printing purposes

For any further information please visit our customer support site at <http://support.elsevier.com>.

5.2 – Normas para a publicação na revista *Plant Ecology*

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Title Page

The title page should include:

- The name(s) of the author(s)
- A concise and informative title
- The affiliation(s) and address(es) of the author(s)
- The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Additional remark Abstract

Text

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

- Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.
- Use italics for emphasis.
- Use the automatic page numbering function to number the pages.
- Do not use field functions.
- Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.
- Use the table function, not spreadsheets, to make tables.
- Use the equation editor or MathType for equations.
- Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).
- Word template (zip, 154 kB)
Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.
- LaTeX macro package (zip, 182 kB)

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

Additional remark Text

Text – double spaced, and line numbered using continuous line numbers throughout

Figures – one per page at end of manuscript, with a separate List of Captions prior to the figures

Tables – one per page at end of manuscript (before Figures), captions included above each table

- Appl Physiol 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8
Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:
Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. N Engl J Med 341:325–329
- Article by DOI
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. J Mol Med. doi:10.1007/s001090000086

- Book
South J, Blass B (2001) The future of modern genomics. Blackwell, London
- Book chapter
Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) The rise of modern genomics, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257
- Online document
Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007
- Dissertation
Trent JW (1975) Experimental acute renal failure. Dissertation, University of California
Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see
- www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php
For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.
- [EndNote style \(zip, 3 kB\)](#)

Tables

- All tables are to be numbered using Arabic numerals.
- Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.
- For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.
- Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.
- Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

Line Art

- Definition: Black and white graphic with no shading.
- Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.
- All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.
- Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

- Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.
- If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.
- Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art

- Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.
- Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

- Color art is free of charge for online publication.
- If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black

and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

- If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.
- Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

- To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).
- Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).
- Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.
- Avoid effects such as shading, outline letters, etc.
- Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

- All figures are to be numbered using Arabic numerals.
- Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.
- Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).
- If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

- Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.
- Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.
- No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.
- Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.
- Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

- When preparing your figures, size figures to fit in the column width.
- For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.
- For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

5.3 – Normas para a publicação na revista *Oecologia*

Oecologia Author Instructions – General, Page 1

***Oecologia* Author Instructions – General**

Instructions for authors at Springer.com do not include all formatting expectations for *Oecologia* submissions. *Oecologia*'s Editors-in-Chief have combined all of Springer's instructions along with their additional detailed expectations into two user-friendly files; "*Oecologia* Author Instructions – General" and "*Oecologia* Author Instructions – Figures". Please prepare submissions to *Oecologia* according to the instructions in these two files. Submissions that do not follow these guidelines may be returned to authors or their review may be delayed.

Aims and scope

Legal and ethical requirements

Manuscript submission and preparation

Manuscript contents

After acceptance

Aims and scope

Oecologia publishes innovative ecological research of general interest to a broad international audience. We publish several types of manuscripts in many areas of ecology:

Categories:

Concepts, Reviews and Synthesis

Views and Comments

Methods

Physiological ecology – Original research

Behavioral ecology – Original research

Population ecology – Original research

Plant-animal interactions – Original research

Community ecology – Original research

Ecosystem ecology – Original research

Global change ecology – Original research

Conservation ecology – Original research

Special Topic

In general, studies that are purely descriptive, mathematical, documentary, and/or natural history will not be considered.

In the *Concepts, Reviews and Syntheses* section, we seek papers on emerging issues in ecology, especially those that cross multiple boundaries in ecology, provide synthesis of important bodies of work or delve into new combinations of theory and observations with the potential to create new paradigms or challenge existing paradigms. These papers are usually invited, but we welcome unsolicited contributions. In the *Views and Comments* section we seek short papers with the intent to provide contrary and/or broader perspectives on papers recently published in *Oecologia*. Alternatively, pairs of short papers which present opposing views on a topic of high interest in the ecological research community will be published in this section, with the intent to stimulate open debate. In both cases, the papers must be relatively short (up to 5 printed pages in

Oecologia Author Instructions – General, Page 2

the case of opposing view pairs of papers, or up to 3 printed pages in the case of comments on previously-published work), and to contain not only an opinion or criticism on methods or statistics, but also relevant data or original analyses that support the opposing view or comment. Manuscripts or letters intended for the Views and Comments section will be reviewed by one of the Editors-in-Chief and a Handling Editor in the field appropriate to the submission. *Special Topics* are a collection of integrated papers on a critical topic of broad interest. Proposals for Special Topics should be submitted to one of the Editors-in-Chief. *Methods* are papers that outline new approaches that address standing questions in the discipline. *Original Research* papers are published by subject; they provide the core of our journal and represent original investigations that offer new insights into ecological systems.

Legal and ethical requirements

Submission of a manuscript implies that the work described has not been published before (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or thesis); that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all coauthors,

if any, as well as by the responsible authorities - tacitly or explicitly - at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Declaration of authorship. Authorship means holding responsibility for a written piece of text or artwork. In science, it implies personal involvement in the design, conduct and reporting of new research. An author must have participated in the research, understand the data and the text, and be able to present the contents to others. Principles of authorship are sometimes neglected, leading to questionable assignment of authorship and diminution of the credit for those who deserve authorship.

Providing funds, supervising or hosting researchers, belonging to a research consortium, attending a meeting or a workshop, offering access to samples, organisms or sites, providing technical assistance or preparation of diagrams and tables deserve appropriate acknowledgement, but do not commonly entitle one to authorship. Exceptions are contributions that involve highly technical skills (methodology) or intellectual input (e.g. statistical expertise) that was key to the final product.

All *Oecologia* submissions are required to include a declaration of authorship, including submissions with a single author. The declaration must include an explanation of the contribution or activity of each author to the final product. Submit the declaration of authorship as a footnote on the manuscript title page, using capital initials of authors. When two or more authors share the same initials spell out the last (or middle) name of each to distinguish them. Please follow the format of the following examples:

Author Contributions: AJT and SSW conceived and designed the experiments. AJT and CR performed the experiments. AJT, CR, FKB analyzed the data. AJT, CR, SSW wrote the manuscript; other authors provided editorial advice.

Oecologia Author Instructions – General, Page 3

Author Contributions: JM originally formulated the idea, BLZ developed methodology, PDT conducted fieldwork,

BLZ generated sequencing data and molecular analyses, TT and BLZ collaborated in imaging analysis, ISS

developed the mathematical models, BLZ and ISS performed statistical analyses, and BLZ and ISS wrote the manuscript.

For manuscripts with a single author, please use the following statement:

Author Contributions: SGJ conceived, designed, and executed this study and wrote the manuscript. No other person is entitled to authorship.”

In addition,

Plagiarism will not be tolerated. All text should represent contributions of the authors unless material is quoted and attributed to its original source. Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers.

All animal experiments must have been conducted in conformity with the “Guiding principles in the care and use of animals” approved by the Council of the American Physiological Society. Evidence of the adherence to these principles should be apparent

All human studies must have been performed in accordance with the ethical standards of the 1964 Declaration of Helsinki and reviewed by the appropriate ethics committee. The text should clearly state that all persons gave their informed consent prior to their inclusion in the study. Details that might disclose the identity of the subjects should be omitted.

Authors must include a declaration that experiments comply with the current laws of the country in which the experiments were performed

Authors must indicate whether or not they have a financial relationship with the

organization that sponsored the research. If no conflict exists, authors should state: The authors declare that they have no conflict of interest.

The Editors-in-Chief reserve the right to reject manuscripts that do not comply with the abovementioned

requirements. The author(s) will be held responsible for false statements or for failure to fulfill the above-mentioned requirements.

Manuscript submission

Authors must submit their articles to "Oecologia" online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing, review and publication time. After passing a pre-review assessment for journal eligibility by an Editor-in-Chief and a Handling Editor, submitted manuscripts are subject to peer review and copy editing. Please log directly onto the link below *Oecologia* Author Instructions – General, Page 4

and upload your manuscript following the on-screen instructions. For the review process, the manuscript may be submitted as one single file (PDF, Microsoft Word or Rich Text Format with embedded illustrations, tables, etc.). If the manuscript is accepted, original files (not pdf or html) of the final version of the manuscript must be uploaded for production. Online appendices (Electronic Supplementary Material, ESM) must be submitted in a separate file. There is a total file size limit of 60 MB for a manuscript submission, including ESM. If ESM (e.g., video) exceeds this size, please contact the appropriate Editor-in-Chief directly. Submit Online Manuscript preparation

The length of articles should not exceed 10 printed pages (equivalent to approximately 35 submitted pages) including all references, tables, figures, and figure legends. Views and Comments submissions must be limited to 3 to 5 printed pages. One printed page corresponds to approximately 3 submitted pages, 850 words text, or 3 illustrations with their legends, or 55 references. There will be a charge of 100 €, plus 19% VAT, for each page exceeding this limit. Editors typically return manuscripts prior to review that are likely to exceed the page limit.

Manuscripts must be written in English and double-spaced throughout (including references) with at least 2.5 cm (1 inch) margins. Please write in the active voice using the past tense only for methods and results sections.

Page numbers are optional but should not be included on tables and figures. Pages in Electronic Supplementary Material (ESM) should be numbered separately.

Line numbers are required and should run consecutively throughout the text, from the abstract through the figure legends. Do not number lines in tables, figures or ESM.

Use a normal, plain font (e.g. Times New Roman) for text. Genus and species names should be in italics. The common names of organisms should not be capitalized

Abbreviations should only be used for terms repeated at least 3 times. Abbreviations should be defined at first mention in the abstract and again in the main body of the text and used consistently thereafter.

Format dates as day-month-year with months abbreviated: e.g., 01-Jan-2008

Use the equation editor of a word processing program or MathType for equations. (Note: If you use Word 2007, do not create equations with the default equation editor but use the Microsoft equation editor or MathType instead.) Symbols for parameters should be *italicized*.

Report values in equations, tables, figures and statistics with the number of digits that matches the precision of the data.

Oecologia Author Instructions – General, Page 5

Please always use Unicode (<http://www.unicode.org>) font for non-Roman characters. Use internationally accepted signs and symbols following the Standard International System of Units (SI, <http://physics.nist.gov/cuu/Units/units.html>) throughout the manuscript (in the text, tables and figures). Avoid complex units wherever possible (e.g use “no. m⁻²” instead of “no. per 16 m²”). Units should use exponent notation and avoid multiplication and division symbols (e.g., “*”, “/”, “x”): i.e., “no. m⁻²” and not “no./m²”).

Footnotes should not be used, except on the title page or in Tables.

For indents, use tab stops or other commands, not the space bar.

Manuscript contents (in order)

Title page The title should be concise and informative and less than 200 characters.

Short titles (< 15 words) are best and are more often cited. The concept, problem or hypothesis to be tested should be clear from the title. The use of full taxonomic names in the title is discouraged; no taxonomic authorities should appear in titles. On the title page, include name(s) of author(s), the affiliation(s) of the author(s), and the e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author. A declaration of authorship is required to be included as a footnote on the title page.

□ **Abstract** The abstract should start with theory -based objectives or hypotheses, end with explicit conclusions, and should not exceed 250 words in length. Refrain from giving detailed methods; in most cases the technique becomes obvious by the way results are reported. Avoid writing “is discussed” or “needs further research”, and instead end with a conclusive statement of how the work has furthered our ecological understanding. The abstract should not contain any undefined abbreviations or literature references.

□ **Key words** Five key words should be supplied, indicating the scope of the paper and not repeating terms already used in the title. Each keyword should not contain more than two compound words, preferably only one.

□ **Introduction**

□ **Materials and methods** Some submissions, such as reviews, may depart from the typical format of Methods-Results-Discussion.

□ **Results** Avoid “Results are shown in Figure 3”. Instead, say for example, “Biodiversity declined with the addition of nitrogen (Fig. 3).” Be specific: e.g., “positively correlated” instead of “correlated”. Refer to magnitudes of effects (e.g. give effect sizes and confidence intervals) rather than just *P*-values.

□ **Discussion**

Oecologia Author Instructions – General, Page 6

□ **Acknowledgements** Please keep this section as short as possible. Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full. Compliance with ethical standards may be stated in the cover letter rather than the acknowledgements section.

□ **References** Literature citations in the text should be ordered chronologically and indicate the author's surname with the year of publication in parentheses, e.g. Carlin (1992); Brooks and Carlin (1992). If there are more than two authors, only the first author should be named, followed by "et al." For example, “Carlin (1992), Brooks and Carlin (2004, 2005), Jones et al. (2007) demonstrated...” OR “... well studied (Carlin 1992; Brooks and Carlin 2004, 2005; Jones et al. 2007)”. References at the end of the paper should be listed in alphabetical order by the first author's name. If there is more than one work by the same author or team of authors in the same year, a, b, etc. is added to the year both in the text and in the list of references. References should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Alphabetize the list of references by the last names of the first author of each work. If available, the Digital Object Identifier (DOI) of the cited literature should be added at the end of each reference. Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations (www.issn.org/2-22661-LTWAonline.php). Reference examples:

Journal papers: name(s) and initial(s) of all authors; year; full title; journal title abbreviated in accordance with international practice; volume number; first and last page numbers

Savidge WB, Blair NE (2004) Patterns of intramolecular carbon isotopic heterogeneity within amino acids of autotrophs and heterotrophs. *Oecologia* 139:178-189 doi: 10.1007/s00442-004-1500-z

Chapter in a book: name(s) and initial(s) of all authors; year; title of article; editor(s); title of book; edition; volume number; publisher; place of publication; page numbers
Hobson KA (2003) Making migratory connections with stable isotopes. In: Berthold P, Gwinner E, Sonnenschein E (eds) *Avian migration*. Springer, Berlin, pp 379-391

Book: name and initial(s) of all authors; year; title; edition; publisher; place of publication

Körner C (2003) *Alpine plant life*, 2nd edn. Springer, Berlin

Theses: name and initial(s) of author; year; type (e.g., “Master thesis” or “PhD dissertation”); department; institution; place of publication.

Oecologia Author Instructions – General, Page 7

Wilson JA (2004) *Habitat quality, competition and recruitment processes in two marine gobies*. PhD dissertation, Department of Zoology, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.

□ **Tables** Each table should be submitted on a separate page, with the title (heading) above the table. Tables should be understandable without reference to the manuscript text.

Restrict your use of tables to essential material. All tables must be cited in the manuscript text and numbered consecutively with Arabic numerals. Provide dimensions or units for all numbers. Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table heading. Tables will be printed with horizontal separation lines only (one below the table’s header, one below the column headers, and one at the end of the table); no vertical lines will be printed. Use tab stops to align columns and center numbers around decimals when appropriate. Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). The number of decimals presented should be sensible and match the precision of the data. Acceptable file formats for tables include Microsoft Word (.doc), Rich Text Format (.rtf) and Excel (.xls).

□ **Figure legends** All figure legends (captions) should be assembled onto a separate page(s) preceding the figures. Each caption should be brief but sufficient to explain the figure without reference to the text. All figures must be cited in the manuscript text and numbered consecutively with Arabic numerals. Please click here for journal-specific instructions and examples.

□ **Figures** Each figure should appear on a separate page, with its figure number but without the figure legend. Figure preparation is critical. Please click here for journal-specific instructions and examples.

□ **Electronic Supplemental Material (ESM)** ESM are on-line appendices and may consist of information that is more convenient in electronic form (e.g. sequences, spectral data); large quantities of original data that relate to the manuscript (e.g. maps, additional tables and illustrations); and any information that cannot be printed (animations, video clips, sound recordings). Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability. Figures embedded within the ESM text are fine. If spreadsheets are to be interactive, they should be submitted as .xls files (Microsoft Excel), otherwise submit as PDF. Always use MPEG-1 (.mpg) format for audio, video and animation. It is possible to submit multiple files in a .zip or .gz file. Name the ESM files consecutively, e.g. “ESM3.mpg”. ESM must be numbered and referred to as “Online Resource”. The manuscript text must make specific mention of the ESM material as a citation, similar to that of figures and tables, e.g., “. . . as shown in the animation (Online Resource 3)”. ESM is not subject to copyediting and will be published as received from the author. Authors should format the ESM material exactly as they want it to appear; manuscript title, authors, and contact information for the corresponding authors should be included. Do not include line numbers. ESM will be available in color at no additional charge. Reference to ESM will be included in the printed version.

Oecologia Author Instructions – General, Page 8

After acceptance

□ **Proofs of accepted manuscripts** The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures.

Authors of manuscripts accepted for publication are informed by e-mail that a temporary URL has been created from which they can obtain their proofs. Proofreading is the responsibility of the author. Authors should make their proof corrections (formal corrections only) on a printout of the pdf file supplied, checking that the text is complete and that all figures and tables are included. Substantial changes in content (e.g. new results, corrected values, title and authorship) are not allowed without the approval of the responsible editor. In such a case please contact the Editorial Office that handled the review before returning the proofs to the publisher. After online publication, corrections

can only be made in exceptional cases and in the form of an Erratum which will be hyperlinked to the paper. ESM will not be included in proofs (because ESM is not copy edited and will be made available exactly as it was provided by the authors).

□ **Copyright Transfer Statement** If a manuscript is accepted after review the "Copyright Transfer Statement" must be signed and returned to the publisher prior to publication. Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws. See Springer's "Instructions for Authors" for more information.

□ **Online First** Accepted papers will be published online about one week after receipt of the corrected proofs. Papers published online can be cited by their DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

□ **Reprints** Twentyfive reprints (offprints) of each contribution are supplied free of charge. If you wish to order additional offprints you must return the order form which is provided with the proofs and return it together with the corrected proofs.

□ **Springer Open Choice** In addition to our traditional publication process, Springer also provides an alternative open-access publishing option: *Springer Open Choice*. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular article, and in addition is made freely available through Springer's online platform SpringerLink. To publish via Springer Open Choice, complete the relevant order form and provide the required payment information. Payment must be received in full before free access publication. Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author Springer Open Choice

<http://www.springer.com/journal/442>