

COMPETIÇÃO, FACILITAÇÃO OU TEORIA NEUTRA? UM ESTUDO DAS INTERAÇÕES E DE SUA IMPORTÂNCIA NA ESTRUTURA DE UMA COMUNIDADE VEGETAL EM REGENERAÇÃO

RODRIGO ASSIS DE CARVALHO

Departamento de Biologia, Faculdade Araguaia, Avenida T-10, nº 1047, Setor Bueno, Goiânia, Goiás, Brasil; e-mail: racbio@yahoo.com.br

MARCOS VINÍCIUS CARNEIRO VITAL

Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil; e-mail: mvcvital@hotmail.com

DIOGO ANDRADE COSTA

Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Mato Grosso, Tangará da Serra, Mato Grosso, Brasil; e-mail: diogoacosta@yahoo.com.br

LEO CAETANO FERNANDES DA SILVA

IBAMA/GO, Rua 229, nº 95, Setor Leste Universitário, Goiânia, Goiás, Brasil; e-mail: leo.silva@ibama.gov.br

LUDGERO CARDOSO GALLI VIEIRA

Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil; e-mail: ludbio@hotmail.com

ALLAN VALLE TOLEDO DA SILVEIRA

Departamento de Biologia, Faculdade Araguaia, Avenida T-10, nº 1047, Setor Bueno, Goiânia, Goiás, Brasil; e-mail: allanvts@ig.com.br

GUILHERME FERREIRA DE LIMA-FILHO

Departamento de Biologia, Faculdade Araguaia, Avenida T-10, nº 1047, Setor Bueno, Goiânia, Goiás, Brasil; e-mail: ecoufg@yahoo.com.br

RESUMO: Atualmente, a maioria dos ecólogos vem trabalhando apenas com base na importância das interações "negativas" para a comunidade, como predação e competição. Entretanto, a inclusão da facilitação nos atuais modelos ecológicos pode produzir resultados surpreendentes, tendo sido o objetivo deste trabalho investigar se algumas espécies vegetais desenvolvem ação facilitadora ou competitiva sobre outras. O estudo foi conduzido em uma área recentemente submetida à recuperação de sua mata ciliar. Sortearam-se 40 pontos nos quais havia sido feito o plantio de mudas com vista ao reflorestamento, ao redor dos quais foram avaliadas as espécies vegetais presentes e medido seu peso seco. Os resultados não demonstraram diferença entre os pontos em que as espécies replantadas vingaram e aqueles em que elas não vingaram, nem a presença de uma espécie indicadora na área. Embora não tenha sido possível distinguir o tipo de interação importante que está havendo nessa comunidade, deve-se apontar que sua estruturação pode ter ocorrido por influência de fatores estocásticos, como preconizado pela Teoria Neutra. Os dados obtidos podem indicar, ainda, que a comunidade em questão se encontra em estágios iniciais de sucessão, com maior presença de espécies r-selecionadas.

PALAVRAS-CHAVE: Competição, comunidades vegetais, facilitação, Teoria Neutra.

ABSTRACT: Nowadays, most ecologists have been working based only on "negative" interactions, such as predation and competition. However, recent studies suggest that facilitative interactions can be as important as the negative ones, and their inclusion in ecological models may produce surprising results. This study aimed at clarifying if some plant species can develop facilitative or competitive actions in relation to others and was carried out in an area recently used in a reforestation project to recover its gal-

lery forest. Forty points planted in the reforestation project were randomly chosen to evaluate the plant species present in the surrounding area and measure their dry weight. The results did not show any differences between the points where the reforestation was successful or unsuccessful or the presence of an indicator species. Although it was not possible to identify the most important type of interaction occurring in this community, it should be pointed out that its structure might have been influenced by stochastic factors, as suggested by the Neutral Theory. These results could also imply that this community is still on an early stage of succession, presenting a high proportion of r-selected species.

KEY WORDS: Competition; vegetal communities; facilitation; Neutral Theory.

INTRODUÇÃO

As interações entre as populações de uma comunidade têm sido uma ferramenta fundamental para entender a sua dinâmica (Putman, 1994). Até o presente momento, a visão de um mundo natural dominado por conflitos e privações tem dominado a ecologia, sendo defendida por idéias influentes, como o modelo de competição interespecífica de Lotka e Volterra, o princípio da exclusão competitiva de Gause e os trabalhos sobre nicho de Hutchinson (1957). Nesse contexto, a maioria dos ecólogos tem trabalhado apenas com a importância das interações “negativas” para a estruturação das comunidades.

Entretanto, estudos demonstram que a influência das interações positivas sobre a população, como a facilitação, bem como sobre a comunidade, é tão importante quanto outros fatores, tendo efeito muito forte sobre o desenvolvimento individual, o crescimento e a distribuição das populações, a diversidade e a composição de espécies e a dinâmica da comunidade (Bruno et al., 2003). De acordo com Callaway & Walker (1997), mecanismos de facilitação e competição não atuam isoladamente uns dos outros, mas devem agir em conjunto dentro de uma comunidade produzindo efeitos líquidos complexos e variáveis.

Bertness & Callaway (1994) sugerem um modelo no qual os efeitos da facilitação seriam maiores em ambientes com elevado estresse abiótico. A maioria dos trabalhos que defende essa idéia provém da corrente da ecologia vegetal (Shouse, 2003), demonstrando que espécies vegetais podem ter fortes efeitos positivos - diretos ou indiretos - sobre outras (Bertness

& Callaway, 1994; Choler et al., 2001; Goldberg et al., 1999). Choler et al. (2001) demonstraram que, em gradientes de altitude, os efeitos da competição entre espécies de plantas vizinhas eram maiores em áreas protegidas e de baixas altitudes, nas quais a produtividade é maior e o estresse abiótico é, provavelmente, menor; em contrapartida, os efeitos facilitadores entre as espécies vizinhas seriam maiores em áreas de grande altitude (fora do ótimo de distribuição das espécies), em que, possivelmente, o estresse abiótico é maior.

A facilitação ainda não tem recebido muita atenção dos ecólogos (Callaway, 1995), mas sua inclusão nos modelos da ecologia moderna pode produzir resultados surpreendentes (Bruno et al., 2003). Assim, este trabalho teve como objetivo investigar se a presença de algumas espécies vegetais (aqui chamadas de espécies-alvo) pode propiciar o desenvolvimento de ação facilitadora ou competitiva em relação a outras espécies, tornando-se uma força importante no processo de estruturação das comunidades.

Especificamente, esperava-se que:

a) A riqueza de espécies e a biomassa da comunidade estudada fossem afetadas positivamente pela presença de espécies-alvo cujo efeito total das interações com outras espécies pudesse ser mais facilitador que competitivo;

b) As espécies-alvo pudessem ter efeitos específicos, facilitador ou competitivo, sobre cada uma das espécies presentes na comunidade, independentemente dos efeitos totais sobre a comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi conduzido em uma área localizada em Goiânia, Goiás, Brasil, à margem do Rio Meia Ponte, a montante da ponte Goiânia II (16°38'32,4" S, 49°15'19,2" W). Há alguns anos essa área vinha sofrendo a retirada da vegetação ciliar e, atualmente, está praticamente desprovida de sua cobertura arbórea original, sendo um grande alvo para plantas herbáceas e arbustivas oportunistas.

Durante dois anos, a área foi submetida a um processo de recomposição de sua mata ciliar, no qual foram plantadas, em covas de aproximadamente 0,50 m de diâmetro, as seguintes espécies: *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Anacardiaceae), *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl., *Tabebuia roseoalba* (Ridl.) Sandwith, *Tabebuia serratifolia* (Vahl) G. Nicholson (Bignoniaceae), *Chorisia speciosa* A. St-Hil. (Bombacaceae), *Anadenanthera peregrina* (L.) Speg., *Enterolobium contortisiliquum* Donn. Sm., *Hymenaea courbaril* L., *Inga cylindrica* (Vell.) Mart., *Inga uruguensis* Hook. & Arn. (Leguminosae) e *Myrsine guianensis* (Aubl.) Kuntz. (Myrsinaceae). No fim do pe-

ríodo, havia covas em que a espécie plantada sobreviveu e outras nas quais não sobreviveu. Os dois tipos de covas foram utilizados para a condução do experimento aqui descrito.

A aproximadamente 15 m do rio Meia Ponte e a 30 m da ponte Goiânia II foi delimitado um quadrado de 50 m x 50 m dentro do qual foram sorteados 40 pontos. Em 20 desses pontos, a cova mais próxima em que a espécie plantada não sobreviveu foi escolhida, enquanto nos demais, a cova mais próxima em que a espécie plantada sobreviveu foi escolhida (Figura 1). Após a escolha das covas, um quadrado de 0,50 m x 0,50 m foi colocado sobre cada uma delas para delimitar a área de coleta, da qual se retirou toda a vegetação herbácea acima do solo, inclusive as gramíneas. As plantas assim coletadas foram, em seguida, colocadas em sacos plásticos e levadas ao laboratório, ocasião em que as gramíneas foram separadas das demais plantas, as quais foram, então, identificadas utilizando-se a obra de Lorenzi (2000) (Tabela 1). Após a separação e a identificação, a vegetação de cada cova foi levada para a estufa à temperatura de 80°C por 24 horas, sendo posteriormente pesada.

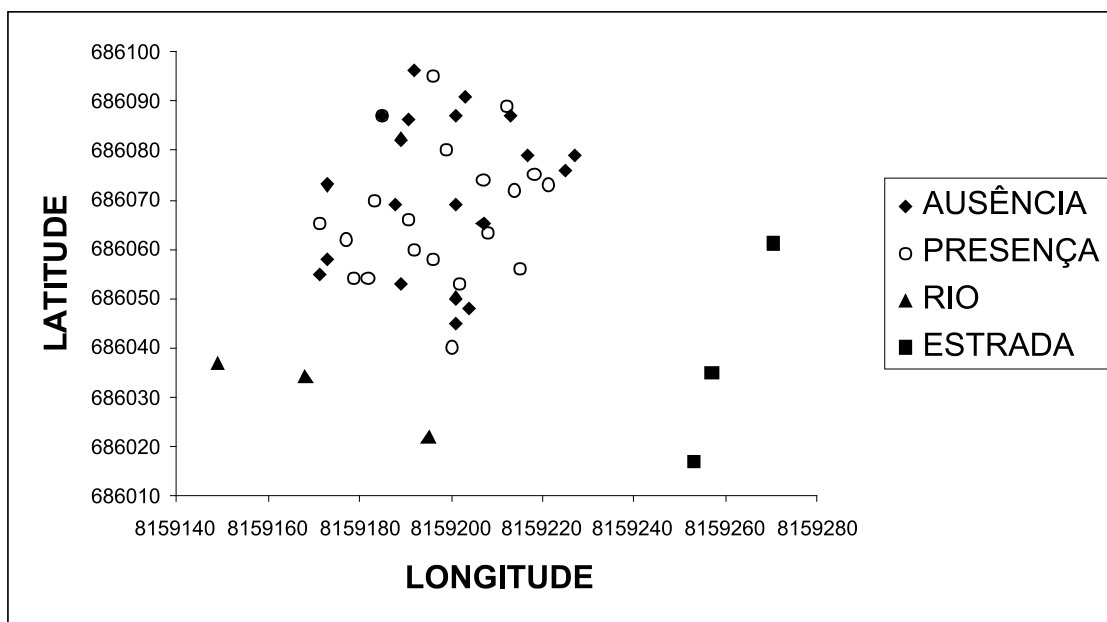


Figura 1 – Delineamento dos 40 pontos sorteados (coordenadas em UTM). Os termos presença e ausência referem-se às covas em que as espécies plantadas durante o processo de recuperação da área sobreviveram e não sobreviveram, respectivamente.

Tabela 1 – Lista das espécies associadas.

Espécie	Família
<i>Alternanthera tenella</i> Colla	Amaranthaceae
<i>Chamaesyce hyssopifolia</i> (L.) Small	Euphorbiaceae
<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	Leguminosae
<i>Chamaecrista</i> sp.	Leguminosae
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	Leguminosae
<i>Desmodium canum</i> (G. F. Gmel.) Schinz & Thell.	Leguminosae
<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC.	Asteraceae
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Asteraceae
<i>Solanum aculeatissimum</i> Jacq.	Solanaceae
<i>Sida santaremnensis</i> H. Monteiro	Malvaceae
<i>Sida tora</i> L.	Malvaceae
<i>Sida urens</i> L.	Malvaceae
<i>Vernonia brasiliiana</i> (L.) Druce	Asteraceae

Os dados foram utilizados para a realização de testes t para a comparação da riqueza (excluindo-se as gramíneas, que não foram identificadas) e da biomassa total entre as covas nas quais as mudas do reflorestamento sobreviveram e aquelas em que não sobreviveram.

Esperava-se encontrar maior riqueza média (utilizou-se a média do número de espécies e não um estimador de riqueza, uma vez que todos os indivíduos ao redor das covas foram identificados) em covas com mudas sobreviventes caso o “saldo” total das interações das espécies plantadas com as demais fosse facilitador. Desse modo, se a presença das espécies usadas no reflorestamento influenciasse mais espécies positivamente (via facilitação) que negativamente (via competição), esperava-se encontrar maior variedade de espécies ao seu redor, acreditando-se que o oposto ocorreria caso as interações competitivas afetassem mais espécies que as facilitadoras.

O mesmo raciocínio pode ser aplicado para a biomassa total. Mesmo que não exista um efeito sobre o número de espécies, a presença das espécies-alvo pode afetar positiva ou negativamente o desenvolvimento de indivíduos das espécies da comunidade, gerando um efeito sobre a biomassa.

Além disso, foi realizada uma análise de espécie indicadora (Dufrêne & Legendre, 1997) para verificar se alguma espécie estaria

relacionada a um dos dois tipos de cova, apontando interação entre as mudas e as plantas herbáceas. Dessa forma, independentemente dos efeitos das mudas sobre a comunidade como um todo, haveria a possibilidade de detectar efeitos de facilitação e/ou de competição sobre as espécies.

RESULTADOS

Nas Figuras 2 e 3 são mostradas as médias e os desvios-padrão da riqueza e da biomassa, respectivamente, nos dois tipos de covas, com ausência ou presença das espécies plantadas no reflorestamento. Os testes t realizados não indicaram diferenças significativas entre essas variáveis nas diferentes covas ($t = -0,40$, $gl = 38$, $p = 0,69$ e $t = -0,22$, $gl = 38$, $p = 0,83$ para riqueza e biomassa total, respectivamente).

A análise de espécie indicadora também não apresentou resultado significativo, apontando que nenhuma das espécies de plantas herbáceas ocorreu preferencialmente em covas com plantas ou sem plantas.

DISCUSSÃO

A partir dos resultados obtidos nos testes t não foi possível detectar se a facilitação ou a competição das espécies-alvo (mudas) sobre as espécies associadas (herbáceas) foi um fator

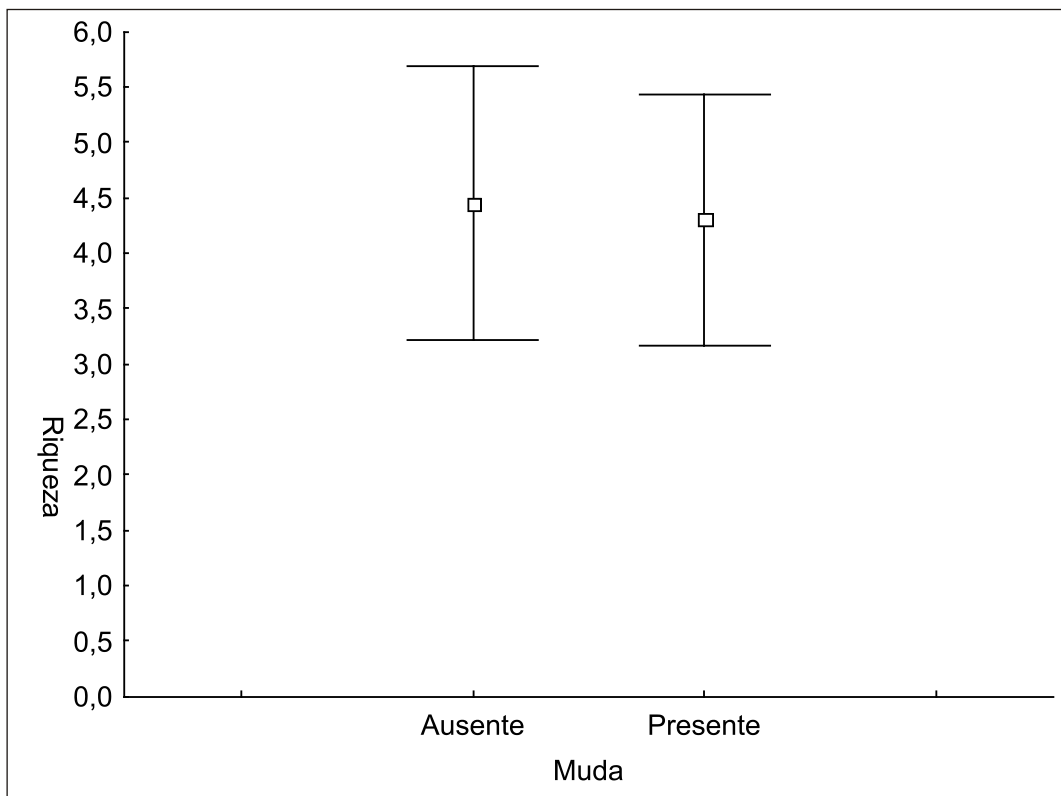


Figura 2 – Média e desvio-padrão da riqueza (excluídas as gramíneas) de plantas nas covas com ausência ou presença das espécies plantadas no reflorestamento.

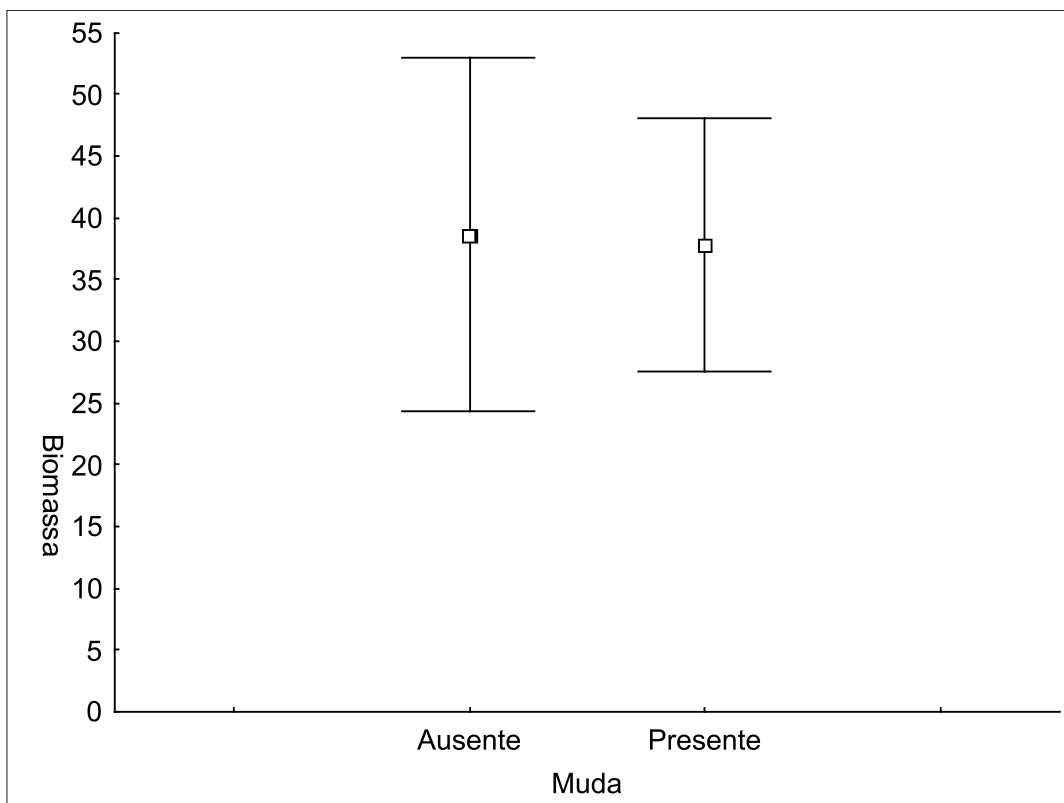


Figura 3 – Média e desvio-padrão da biomassa de plantas nas covas com ausência ou presença das espécies plantadas no reflorestamento.

determinante sobre a estruturação da comunidade. A ausência desses efeitos pode ter duas explicações distintas.

Primeiramente, é possível que o efeito sobre espécies que estivessem sofrendo competição possa mascarar o efeito da facilitação sobre as outras, ou seja, a diminuição da biomassa das primeiras compensaria o aumento da biomassa das demais. Da mesma forma, a presença ou a ausência de espécies específicas como decorrência dessas interações poderia criar a equivalência da riqueza média entre as diferentes covas.

A segunda possível explicação para a ausência de diferenças entre as covas é que simplesmente não existem efeitos importantes das interações entre as espécies-alvo e as demais, isto é, mesmo que existam interações, elas não geram efeitos suficientes para afetar a riqueza ou a biomassa das espécies da comunidade.

Para distinguir entre essas duas possibilidades, tentou-se, então, por intermédio da análise de espécie indicadora, avaliar os possíveis efeitos específicos, embora tenham sido levados em consideração apenas os dados de presença ou ausência das espécies nas covas. Novamente não foi detectado nenhum resultado, ou seja, a presença das espécies-alvo aparentemente não afetou a presença ou a ausência das demais espécies da comunidade, indicando que as interações não geraram efeitos importantes.

Se a presença e a ausência das espécies não foram afetadas pelas interações, quer tenham sido estas positivas ou negativas, então, o que poderia explicar a estrutura dessa comunidade de plantas? Uma possibilidade é que essa seja uma comunidade estruturada por fatores estocásticos e, portanto, fornece suporte para a Teoria Neutra de Hubbell (2001). Essa possibilidade é reforçada se a ausência de efeitos de interações entre as espécies estudadas for interpretada como evidência da equivalência entre indivíduos dessas espécies, gerando, assim, um padrão de abundância relativa das espécies que pode ser explicado pelo acaso (Alonso et al., 2006). Esse tipo de estruturação pode ser comum em comunidades vegetais com alta riqueza de espécies. Wiegand et al. (2007) detectaram apenas efeitos muito fracos,

e restritos a pequenas escalas espaciais, das interações entre espécies de árvores.

Por outro lado, é importante ter em mente que a comunidade estudada neste trabalho está em estágio inicial de sucessão ecológica, podendo-se assumir que sua estrutura ainda deva sofrer grandes modificações ao longo do tempo. Partindo da perspectiva da Teoria de Seleção *r* e *K* (Pianka, 1970), sabe-se que normalmente há, no decorrer de um processo de sucessão, uma mudança de predomínio de espécies *r*-selecionadas nos estágios iniciais para o de espécies *K*-selecionadas em estágios mais avançados (Begon et al., 2006). Essa também é uma mudança do tipo de interações que se espera entre as espécies: espécies *r*-selecionadas tendem a ser controladas por processos independentes da densidade, predominando nos estágios iniciais de sucessão em decorrência de sua capacidade pioneira (grande capacidade de dispersão, desenvolvimento rápido, etc.); por outro lado, espécies *K*-selecionadas tendem a ser controladas pela disponibilidade de recursos e de sua capacidade competitiva para se manter em um ambiente. Dessa forma, os resultados encontrados neste trabalho podem indicar não um padrão geral da estrutura dessa comunidade, mas sim as características esperadas de uma comunidade vegetal em estágio inicial de sucessão ecológica.

É interessante notar que essa última explicação não exclui a interpretação gerada pela Teoria Neutra. Pelo contrário, indica a possibilidade de que a estrutura de uma comunidade possa ser afetada tanto por processos estocásticos quanto pelas interações entre as espécies, mas de forma que a importância relativa destes diferentes mecanismos possa mudar ao longo do tempo.

Por fim, a distância das covas ao rio poderia ser interpretada como um gradiente ambiental, que possivelmente estaria afetando as interações entre as espécies, como ocorreu com o gradiente de altitude descrito por Choler et al. (2001). Entretanto, o gradiente de distância pode atuar de diferentes maneiras sobre a riqueza e a biomassa de cada espécie, como demonstrado por Silveira et al. (2003), em experimento realizado em uma área próxima à estudada no presente trabalho. Isso indica que, para melhor detecção dos efeitos de facilitação

e competição das mudas plantadas sobre as plantas herbáceas, seria necessário analisar a biomassa de cada espécie associada.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Professor Heleno Dias Ferreira pela identificação das espécies de plantas coletadas durante a realização do trabalho e aos professores Divino Brandão e Luís Maurício Bini pelas sugestões e correções do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Alonso, D., R. S. Etienne & A. J. McKane.** 2006. The merits of neutral theory. *Trends Ecol. Evol.* 21: 451-457.
- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper.** 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed., Blackwell Publishing, Malden, 738 pp.
- Bertness, M. D. & R. M. Callaway.** 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9: 187-191.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz & M. D. Bertness.** 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18: 119-125.
- Callaway, R. M.** 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306-349.
- Callaway, R. M. & L. R. Walker.** 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecol.* 78: 1958-1965.
- Choler, P., R. Michalet & R. M. Callaway.** 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecol.* 82: 3295-3308.
- Dufrêne, M. & P. Legendre.** 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67: 345-366.
- Goldberg, D. E., T. Rajaniemi, J. Gurevitch & A. Stewart-Oaten.** 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecol.* 80: 1118-1131.
- Hubbell, S. P.** 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. 1st ed., Princeton University Press, Princeton, 375 pp.
- Hutchinson, G. E.** 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Lorenzi, H.** 2000. *Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*. 3. ed., Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, 640 pp.
- Pianka, E. R.** 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Putman, R. J.** 1994. *Community ecology*. 1st ed., Chapman & Hall, London, 173 pp.
- Shouse, B.** 2003. Conflict over cooperation. *Sci.* 299: 644-646.
- Silveira, R. L., D. Brandão & D. A. Costa.** 2003. Estrutura da comunidade de plantas invasoras da área de floresta ciliar do rio Meia Ponte, em Goiânia. *Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil*, 2: 139-140.
- Wiegand, T., C. V. S. Gunatilleke, I. A. U. N. Gunatilleke & A. Huth.** 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. *PNAS*, 104: 19029-19033.

Recebido em 11.III.2007

Aceito em 29.V.2008