

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



Marcos Pereira Marinho Aidar

ECOFISIOLOGIA DAS ESTRATÉGIAS DE UTILIZAÇÃO DE NITROGÊNIO EM ÁRVORES DA FLORESTA NEOTROPICAL

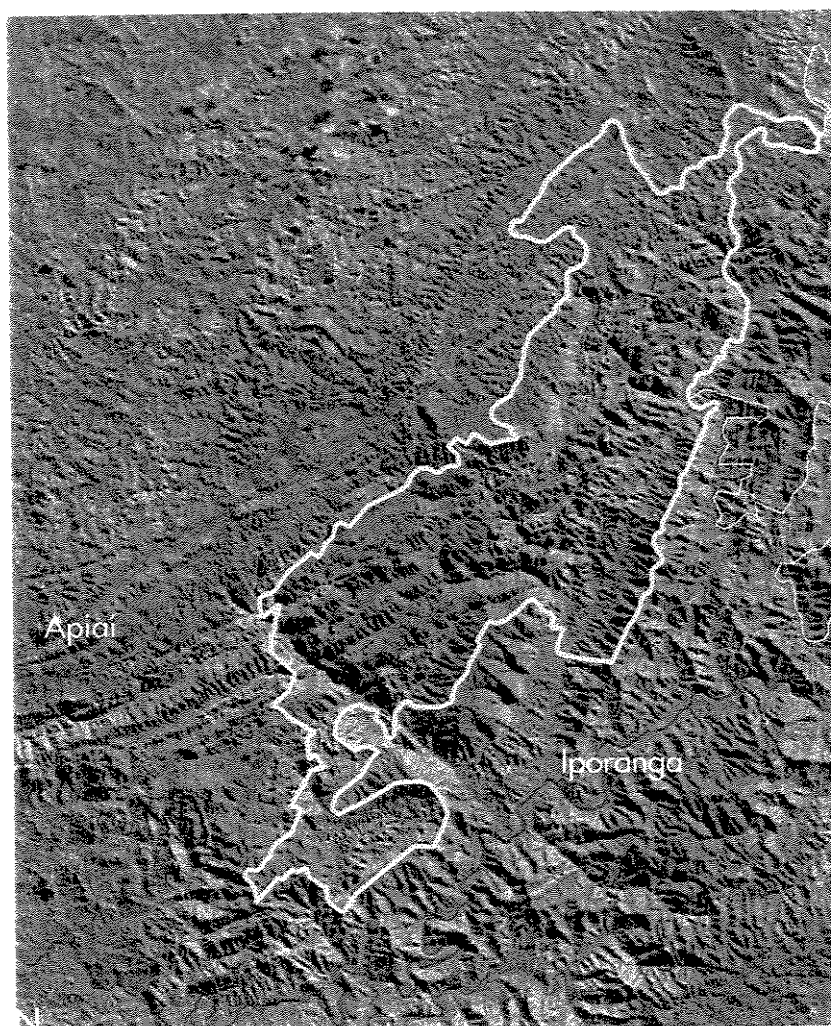


Imagem Landsat TM5 do Alto Vale do Ribeira e limite do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira - PETAR

Orientação:
Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly
Departamento de Botânica
UNICAMP

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

CAMPINAS - SP
2000



UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR

ECOFISIOLOGIA DAS ESTRATÉGIAS DE UTILIZAÇÃO
DE NITROGÊNIO EM ÁRVORES DA FLORESTA
NEOTROPICAL

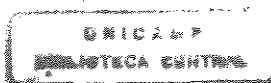
Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (or candidato a)
Marcos Pereira
Marinho Aidar
e aprovada pela Comissão Julgadora
0002/80145

Carlos Alfredo Joly
[Signature]
[Signature]
[Signature]

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
Para obtenção do Título de Doutor em Biologia
Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

0001 0002



UNIDADE	B.O.
N.º CHAMADA:	
	41212
V.	Ex.
TOMBO BC/	43384
PROC.	16-392/01
C	☐
D	☒
PREC.	R\$ 11,00
DATA	06/01/01
N.º CPD	

CM-00154285-9

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Ai21e **Aidar, Marcos Pereira Marinho**
 Ecofisiologia das estratégias de utilização de nitrogênio em
 árvores da floresta neotropical/Marcos Pereira Marinho Aidar. - -
 Campinas, SP[s.n.], 2000.
 136f: illus.

Orientador: Carlos Alfredo Joly
 Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
 Instituto de Biologia.

1. Mata Atlântica. 2. Nitrogênio. 3. Estratégia de regeneração.
 4. Solo calcário I. Joly, Carlos Alfredo. II. Universidade Estadual de
 Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Figura de Capa gentilmente cedida por Luiza Saito Junqueira Aguiar e Roney Perez dos Santos –
 CINP/SMA – Paisagem Paulista: Áreas Protegidas. Empresa da Artes. 1999

Campinas, 14 de agosto de 2000

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. CARLOS ALFREDO JOLY (Orientador)

Prof. Dr. GEORGE RANDALL STEWART

Profa. Dra. SUSANNE SCHMIDT

Prof. Dr. LADASLAV SODEK

Prof. Dr. RICARDO RIBEIRO RODRIGUES

Prof. Dr. IVANY FERRAZ MARQUES VÁLIO

Prof. Dr. GEORGE JOHN SHEPHERD

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

This work was supported partially by **CAPES**, which granted a fellowship to:

DEPARTMENT OF BOTANY, THE UNIVERSITY OF QUEENSLAND, AUSTRALIA

UNDER SUPERVISION OF:

PROFESSOR GEORGE R. STEWART

DR. SUSANNE SCHMIDT

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO DE PLANTAS

ANALYTIC SUPPORT BY:

Plant Metabolism Laboratory Manager – Mr. **GORDON MOSS**

ADMINISTRATIVE SUPPORT BY:

Dept. Manager – Ms **LINDA GUST**

Adm. Officer – Ms **LISHA ALLEN**

Outras Instituições que também colaboraram para a execução deste trabalho:

INSTITUTO DE BOTÂNICA/SEÇÃO DE FISIOLOGIA E BIOQUÍMICA DE PLANTAS

INSTITUTO FLORESTAL/PETAR

FAEP (Fundo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa)/UNICAMP

PROGRAMA BIOTA/FAPESP

FAPESP

Na Floresta do Alheamento

Fernando Pessoa s/d.

.... A alcova vaga é um vidro escuro através do qual, consciente dêle, vejo essa paisagem.... e essa paisagem conheço-a há muito..... Sinto em mim séculos de conhecer aquelas árvores, e aquelas flôres e aquelas vias em desvios e aquêles ser meu que ali vageia, antigo e ostensivo ao meu olhar, que o saber que estou nesta alcova veste de penumbras de ver...

Lá fora a antemanhã tão longínqua! a floresta tão aqui ante outros olhos meus!

E eu, que longe desta paisagem quase a esqueço, é ao tê-la que tenho saudades d'ela, e é ao percorrê-la que a choro e a ela aspiro...

As árvores! as flôres! o esconder-se copado dos caminhos!....

O movimento parado das árvores; o sossêgo inquieto das fontes; o hálito indefinido do ritmo íntimo das seivas; o entardecer lento das coisas, que parece vir-lhes de dentro e dar mãos de concordância espiritual ao entristecer longínquo, e próximo à alma do alto silêncio do céu; o cair da fôlhas, compassado e inútil, pingos de alheamento, em que a paisagem se nos torna tôda para os ouvidos e se entristece em nós como uma pátria recordada

E ei-la que, ao irmos falar nela, surge ante nós outra vez, a floresta muita, mas agora mais perturbada da nossa perturbação e mais triste da nossa tristeza. Foge diante dela, como um nevoeiro que se esfolha, a nossa idéia do mundo real, e eu possuo-me outra vez no meu sonho errante, que esta floresta misteriosa esquadra....

As flôres, as flôres que ali vivi! Flôres que a vista traduzia para os seus nomes, conhecendo-as, e cujo perfume a alma colhia, não nelas mas na melodia de seus nomes... Flôres cujos nomes eram repetidos em sequência, orquestras de perfumes sonoros. Árvores cuja volúpia verde punha sombra e frescor no como eram chamadas.... Frutos cujo nome era um cravar de dentes na alma da sua polpa... Sombras que eram relíquias de outroras felizes... Clareiras, clareiras claras, que eram sorrisos mais francos da paisagem que se boceja em próxima.... Ó horas mutlicolores! Instantes-flôres, minutos-árvores, ó tempo estagnado em espaço, tempo morto de espaço coberto de flôres, e do perfume de flôres, e do perfume de nomes de flôres!....

A manhã rompeu, como uma queda, do cimo pálido da Hora.... Acabaram de arder, meu amor, na lareira da nossa vida, as achas dos nossos sonhos.....

DEDICO ESTE TRABALHO ÀQUELES QUE AINDA VAGEIAM PELAS FLORESTAS....

....QUE NÃO MAIS EXISTEM....

MAURÍCIO, ANTHERO E ADIB....

É sempre é muito difícil expressar em palavras as coisas que nos vão no coração... mas não poderia deixar de tentar.... assim, vou ser breve pra não ser muito piegas... e para aqueles que participaram deste trabalho (citados ou não... estes que me desculpem!!!) ... **TUDO DE BOM....**

Carlos, espero continuar merecendo sua amizade, apoio e incentivo irrestritos...

Jan, sem a qual sequer os trabalhos de campo teriam sido possíveis... desculpe-me pela ausência continuada que este trabalho provocou...

Marilú, que sempre estive no "backstage" ... mesmo sem entender muito aonde as coisas iam chegar... "nadar" no mar de coral foi só um dos muitos extremos....

Marcos Buckeridge e Lilian Zaidan, que me apoiaram irrestritamente e viabilizaram a execução deste trabalho...

João "Belê"...nossas extensas discussões apenas começaram... vamo lá, garoto-calcário...

Schmitie, who showed me the best part of Lab work and friendship...

George, who made my dream come true...

Gordinho, Biggsy and Lisha, who introduced me to the best Australian Beer... the pool... and changed my mind about the *Eucalyptus*... in the Australia ...

Janete, sempre ajeitando tudo... te devo muitas.

Chicão, no apoio do ácido clorídrico...

Jean Paul, que assumiu comigo o risco sério de desvendar o calcário...

Zeco, Negão e Orlei.... sem os quais jamais chegaríamos ao topo das montanhas... e das árvores... com ou sem escada... com ou sem podão...

Todo o povo do Bairro da Serra, Iporanga, pela convivência e alegria...

Burgui (Roberto), que não ficou pra ver a coisa acabada... saudades...!

Tiné e Minhoto, que seguraram a onda nas minhas crises...

Luiza, Roney e Elaine, que precisei abandonar no caminho, mas que não abandono no coração...

Analú no esforço e no apoio técnico.

Ricardo Rodrigues, que é o maior culpado na constatação do jacaré...

Sodek, com o esmero da correção do "ingrês"...

Silvia Nogueira, pela infindável quantidade de dados sobre a Bacia do Rio Betari...

Paulé, pela nova dimensão do "antopos" e das pontas de flecha...

Tanuwong, who showed me the way to the photoinhibition...

Rosilene Carrenho e Sandra Trufem, Seção de Micologia IBt, pela pareceria e aprendizado sobre a importância das micorrizas nas florestas tropicais...

Márcia e Cláudio, da Seção de Sementes, IBt.

Dona Helena e Rondon no apoio da Casa de Vegetação... e a todo o povo da Seção de Fisiologia e Bioquímica na convivência do melhor ambiente científico...

ÍNDICE

ÍTEM	pág.
AGRADECIMENTOS	vi
ÍNDICE	vii
ÍNDICE DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xiii
LISTA DE ANEXOS	xviii
TABELA DE ABREVIações	xviii
RESUMO	xxi
ABSTRACT	xxiii
1. INTRODUÇÃO	1
– A MATA ATLÂNTICA	1
– A SUCESSÃO EM FLORESTA TROPICAL	4
– METABOLISMO DE NITROGÊNIO E SUCESSÃO FLORESTAL	8
2. OBJETIVOS	13
– OBJETIVOS GERAIS	13
– OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
3. DESENVOLVIMENTO E APRESENTAÇÃO DO TRABALHO	14
4. METODOLOGIA	16
– CARACTERIZAÇÃO REGIONAL DA ÁREA DE ESTUDO	16
– GEOLOGIA, GEOMORFOLOGIA E SOLOS	16
– O USO DO SOLO E DECLIVIDADES NA BACIA DO RIO BETARI	19
– CLIMA	23
– IDENTIFICAÇÃO DAS ÁREAS DE AMOSTRAGEM e LEVANTAMENTO FITOSSOCIOLÓGICO	23
5. BIBLIOGRAFIA	27
I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil	33
ABSTRACT	33
– Key words	33
RESUMO	34
INTRODUCTION	34
MATERIAL and METHODS	36
– Study Site	36

– Forest survey	37
– Soil and root symbiosis survey	38
RESULTS	38
DISCUSSION	42
BIBLIOGRAPHY	46
ANNEX 1 – Ranking of the phytossociological survey	49
 II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies	 53
ABSTRACT	53
– Key Words	53
RESUMO	53
INTRODUCTION	54
MATERIALS AND METHODS	55
RESULTS	56
DISCUSSION	63
BIBLIOGRAPHY	68
 III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics	 71
ABSTRACT	71
– Key Words	72
RESUMO	72
INTRODUCTION	72
MATERIALS AND METHODS	75
– Study site and plant species	75
– Soil N content and availability of soil ammonium and nitrate	76
– Leaf assays	76
– Maximum <i>in vivo</i> potential nitrate reductase activity (NRA; standard assay)	77
– Actual <i>in vivo</i> nitrate reductase assay (substrate-free assay)	77
– Induction nitrate reductase assay (inducible NRA)	77
– Methanol extracts of leaf material	77
– Leaf total nitrogen and isotopic analyses	77
– Xylem fluid collection and assays	77
– Statistical analysis	78
RESULTS	78
– Soil nitrogen content and availability	78

– Leaf Parameters	78
– Characterization of species and the regeneration strategy guilds	78
– Relationship between leaf N parameters and soil N availability	86
– Xylem Fluid parameters	87
– Characterization of species and the regeneration strategy guilds	87
– Relationship between xylem sap N and soil N availability	92
DISCUSSION	92
BIBLIOGRAPHY	98
DISCUSSÃO GERAL	105
– Espécies pioneiras	107
– Espécies secundárias iniciais leguminosas	108
– Espécies secundárias iniciais não leguminosas	109
– <i>Guapira opposita</i> - Espécie secundaria inicial	110
– Espécies secundárias tardias	110
BIBLIOGRAFIA	111

ÍNDICE DE TABELAS

INTRODUÇÃO

pág.

Tabela 1 – Análise arquitetônica da floresta tropical: caracterização das eco-unidades florestais (Adaptado de Oldeman, 1987). 8

Tabela 2 – Evolução do Uso do Solo na Bacia do rio Betari entre 1962 e 1990 (Nogueira, 1997). 22

Tabela 3 – Distribuição das classes de declividade na Bacia do rio Betari, Iporanga/Apiáí. (Adaptado de Nogueira 1997) 23

I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil

Table 1 – Mycorrhiza occurrence in roots through successional phases and seasons. N – number of samples; values represent average with standard deviation in parenthesis; a.y – age in years after abandonment; for each parameter different letters indicate significance for ANOVA and post hoc or two-sample *t* test, $p < 0.05$; within column – A; within row – a. 43

Table 2 – Phytosociological survey made of Mata Atlantica over acidic soil nearby study site, showing the main species and families present in each successional stage after abandonment of the cropland; Species Relative Dominance – RD_{oi} (%) and Coverage Index (CI_i) (from Torezan, 1995).

Table 3 – Site soil characteristics and comparison with acid soil. Phase (a.y) – age in years; N - number of samples; values represent average with standard deviation in parenthesis; for each parameter different letters indicate significance for ANOVA and post hoc or two-sample *t* test, $p < 0.05$; within columns – A; within rows – a; pH – hydrogenionic potential; O.M. – organic matter; CEC – cation exchange capacity; V – base saturation; P – phosphorus; Ca – calcium; H+Al - exchangeable acidity. ¹ this study; ² from Torezan, 1999 44

II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies

Table 1 – Architectural analysis of rain forest: forest eco-units characterization (Adapted from Oldeman, 1987). 56

Table 2 – Characterization of sampled species successional statuses and phenology. Key: 59–60
RE – Regeneration Strategy: P – Pioneer; ES – Early Secondary; LS – Late Secondary.

III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics

Table 1 – Soil characteristics: Soil total N content (%) determined by standard chemical 79
analysis; N availability ($\mu\text{g N g resin}^{-1} \text{ d}^{-1}$) determined by resin bag technique. Successional
stages: PI – late pioneer (15 years in age after abandonment of crop field); PII – early
secondary (25 years); PIII – late secondary (+36 years); Seasons: dry – July; wet –
December. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are
indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a –
within row.

Table 2 – Average, and standard deviation in parenthesis, of Leaf *in vivo* maximum potential 81
NRA (pKat g FW^{-1}) according to regeneration strategies and seasons. Statistically significant
differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA,
LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row.

Table 3 – The Species and their regeneration strategies, showing the species key and the 82
average NRA assays for the different species across the seasons: maximum potential *in vivo*
NRA (standard); actual *in vivo* NRA (substrate-free); induction NRA (inducible). Standard
deviation is shown in parenthesis. For each species, statistically significant differences at the
 $p < 0.05$ level are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A –
within column; a – within row; n – number of samples; ns – not sampled.

Table 4 – Average Leaf NO_3^- content, Leaf %N and Leaf $\delta^{15}\text{N}$ across the successional stages 83
and seasons. Standard deviation in parenthesis; n – number of samples; bdl – below
detection limit; ns – not sampled; Species key as in table 2; RS - Regeneration strategies:
Psp – pioneer species; **ESsp** – early secondary species; **LSsp** – late secondary species;
Successional stages: PI – late pioneer (15 years in age); PII – early secondary (25 years);
PIII – late secondary (+36 years)

Table 5 – Average Leaf %N according to regeneration strategy guilds, successional stages 84
and seasons. Standard deviation in parenthesis. Statistically significant differences at the $p <$
0.05 level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t
test): A – within column; a – within row.

Table 6 - Average Leaf $\delta^{15}\text{N}$ across the regeneration strategy guilds, successional stages and seasons. Standard deviation in parenthesis. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row. 84

Table 7 – Xylem Sap characteristics of sampled species. Average of Xylem Sap total N ($\mu\text{mol N ml}^{-1}$) and Xylem Sap NO_3^- content (%); Average Main Xylem Sap N compounds (% of total N). Standard deviation in parenthesis; species key as in table 2; RS - Regeneration Strategies as in table 4; Stages as in table 1; n – number of samples. For each species statistically significant differences at the $p < 0.05$ level are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row. 88

Table 8 – Average xylem sap NO_3^- content for regeneration strategies across seasons. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row. n – number of samples. 89

Table 9 – Average xylem sap N content for regeneration strategies across seasons. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row; n – number of samples. 90

Table 10 – Regeneration strategy guilds and the leaf and xylem sap parameters distributed in classes. 98

DISCUSSÃO GERAL

Tabela 1 – Comparação qualitativa entre os principais parâmetros do metabolismo de N analisados e as estratégias de regeneração ao longo das estações. ANR – atividade da enzima de nitrato redutase; SX – seiva do xilema; ASN – asparagina; GLN – glutamina; ARG – arginina; NO_3^- – nitrato. 107

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO

- | | pág. |
|---|------|
| Figura 1 – Evolução da Cobertura Vegetal no Estado de São Paulo desde o descobrimento até 1973 (Adaptado de Vitor, 1975). | 2 |
| Figura 2 – Cobertura Vegetal do Estado de São Paulo em 1998. (SOS Mata Atlântica, 1998). | 2 |
| Figura 3 - Níveis de integração arquitetônica. A partir da célula/tecido: (a) órgão; (b) complexo de órgãos; (c) complexo ramificado (p.e. modelos de Rauh, Massart e Troll); (d) complexo reiterado; até os níveis coletivos (e) a (g). Note que o complexo de órgãos é um subsistema tanto da ecounidade (palmeiras e plântulas) como do complexo ramificado (tronco e ramos). Na ecounidade (e), p=árvores do presente e f=árvores do futuro. Na crono-unidade (f) uma fase em degradação se organiza sobre outra em degradação, relacionando os diferentes tipos de crono-unidades na unidade silvática (g). O sistema a cada nível aparece no sistema de nível superior como um símbolo específico. A linha pontilhada separa os sistemas individuais dos coletivos (Adaptado de Oldeman, 1983). | 7 |
| Figura 4 A – Sucessão florestal após abandono de campo cultivado dos índios Wayampi, rio Oiapoque, Guiana Francesa. Desenvolvimento do mosaico silvático, indicando a substituição das eco-unidades ao longo da evolução da sucessão. (Adaptado de Oldeman, 1990). | 9 |
| Figura 4 B – Sucessão florestal após abandono de campo cultivado dos índios Wayampi, rio Oiapoque, Guiana Francesa. Densidade relativa das espécies arbóreas durante o desenvolvimento representado na Figura 4A. Após cerca de 30 anos, os gêneros pioneiros típicos são substituídos por pioneiros tardios. Os termos de nomenclatura originais são equivalentes aos adotados neste trabalho: pioneira tardia similar à secundária inicial, e sucessora similar à secundária tardia. (Adaptado de Oldeman, 1990). | 10 |
| Figura 5 – Ciclo biológico do N, identificando as diferentes formas de N disponíveis, processos e principais componentes. | 12 |
| Figura 6 - Localização do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira e da área de estudo. | 17 |
| Figura 7 - Contexto geológico regional (Alto Vale do Rio Ribeira de Iguape) destacando-se | 20 |

as formações calcárias. Fonte : Karmann (1994).

Figura 8 – Contexto pedológico da Bacia do Rio Betari e a localização da área de estudo (seta branca). A inserção ao alto indica a ocorrência do substrato calcário na região e os limites do PETAR. (Adaptado de Nogueira, 1996).

Figura 9 - Localização dos Postos Meteorológicos e da Área de Estudo, e os balanços hídricos de cada posto, calculado segundo Thornthwaite et al. 1955. Fonte DAEE.

Figura 10 –Série histórica de fotografia aérea evidenciando a evolução da cobertura vegetal na área de estudo. A – areofoto de 1962 indicando a área florestada que permanece ao longo da série histórica sem sofrer corte (seta preta). B₁ e B₂ – aerofotos de 1973 destacam o corte raso da vegetação na área de estudo, indicando também o fragmento florestal não cortado (seta preta) e uma área cujo processo de regeneração levará a recomposição da floresta (seta pontilhada em B₂). C – aerofoto de 1997 indicando os estágios sucessionais estudados: seta vermelha – fase I; seta amarela – fase II; e seta preta – fase III. A seta pontilhada indica área de regeneração da floresta dominada por *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae), assim como na área da fase II, definindo em 25 anos a idade deste processo (em 1998). É possível perceber nestas áreas a predominância de tonalidade diferenciada, indicando a ocorrência do pau-jacaré.

I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil

Figure 1 – Study site localization and occurrence of calcareous soil. Aside from limestone, the main soil type inside the State Park and its immediate surrounding, is originated from silicic-argillaceous substrate (not shown).

Figure 2 – Stage characterization: A. Species Relative Dominance (RDoi %). B. Species Coverage Index (Cli %) C. Height Class Distribution (%): each class represented by upper limit value. Successional Phases dated in years after abandonment of cropland. **Species key:** All – *Allophyllus edulis*; Asp – *Aspidosperma ramiflorum*; Cas – *Casearia sylvestris*; Cgla – *Cecropia glaziovii*; Cpac – *Cecropia pachystachya*; Ecc – *Ecclinusa ramiflora*; End – *Endlicheria cf. paniculata*; Eut – *Euterpe edulis*; Gua – *Guapira opposita*; Hym – *Hymenaea courbaril*; Ing – *Inga marginata*; Myr – *Myrocarpus cf. frondosus*; Nem – *Nectandra membranacea*; Neo – *Nectandra oppositifolia*; Oco – *Ocotea catharinensis*; Pip – *Piptadenia gonoacantha*; Pir – *Piper sp1*; Rap – *Rapanea ferruginea*; Rau – *Rapanea umbellata*; Rol –

Rollinia cf. rugulosa; Sch – *Schizolobium parahyba*; Sya – *Syagrus romanzoffianum*; Sym – *Symplocos laxiflora*; Tet – *Tetorquideum rubrivenium*; Tib – *Tibouchina pulchra*, Ver – *Verbesina* sp.

Figure 3 – Light level in the floor of the successional phases: gap (cropland recently abandoned) – 100% total sun light (tsl); Phase I (P I – area with 15 years of abandonment) – 30.4% tsl; Phase II (P II – 25 years of abandonment) – 15.3% tsl; and Phase III (P III – more than 36 years of abandonment) – 2.5% tsl. Bars indicate standard error.

II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies

Figure 1 – 3D Transects showing the evolution of Eco-units through successional phases sampled: A – Pioneer Eco-unit, dominated by *Cecropia pachystachya* and *Cecropia glaziovii*; B – Early Secondary Eco-unit, dominated by *Piptadenia gonoacantha* and *Rapanea ferruginea*; C – Late Secondary Eco-units, dominated by *Aspidosperma ramiflorum*, *Ficus* sp and *Hymenea courbaril*. Also occurring a Early Secondary Eco-unit dominated by *Schizolobium parahyba*. Sample Phases indicates age and Relative Basal Area (% RBA) from dominant species: Phase I – 15 years; Phase II – 25 years; and Phase III – 36+ years.

Figure 2 – Successional statuses and distribution (BA – Basal Area $\text{m}^2 \text{h}^{-1}$) of selected species along succession (age in years).

Figure 3 – Species evolution in the succession over acidic soil nearby the study site. Species Key: Aeg – *Aegiphila sellowiana* (Verbenaceae; early secondary); Apa – *Aparisthimum cordatum* (Euphorbiaceae; late secondary); Cpac – *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae; pioneer); Fic – *Ficus gomeleira* (Moraceae; late secondary); Rap – *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae; early secondary); Sec – *Securinea guaraiuva* (Euphorbiaceae; late secondary); Slo – *Sloanea guianensis* (Eleocarpaceae; late secondary); Tib – *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae; early secondary). (Adapted from Torrezan, 1995).

Figure 4 – Schematic silvicultural mosaic development, showing the substitution of eco-units along succession after slash and burn agriculture at the study site. Note the evolution of eco-unit canopy closures and the substitution of the species along successional evolution.

III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics

Figure 1 – Leaf *in vivo* maximum potential (average and standard deviation) Nitrate 80
Reductase Activity (standard NRA) of sampled species across regeneration strategies,
seasons and successional stages. Number of samples as in Table 4. Successional stages: PI
– late pioneer (15 years in age); PII – early secondary (25 years); PIII – late secondary (+36
years). Species Key: Asp – *Aspidosperma ramiflorum*; Cam – *Campomanesia guaviroba*;
Cgla – *Cecropia glaziovii*; Cpac – *Cecropia pachystachya*; Chr – *Chrysophyllum inornatum*;
Gua – *Guapira opposita*; Ing – *Inga marginata*; Nec – *Nectandra megapotamica*; Myr –
Myrcia cf. rostrata; Oco – *Ocotea catharinensis*; Pip – *Piptadenia gonoacantha*; Rap –
Rapanea ferruginea; Rou – *Roupala brasiliensis*; Sch – *Schizolobium parahyba*; Tet –
Tetorquideum rubrivenium; Tib – *Tibouchina pulchra*; Tre – *Trema micrantha*.

Figure 2 – Frequency distribution of leaf $\delta^{15}\text{N}$ and leaf N content in the tree species sampled, 85
subdivided by regeneration strategy guilds (key as in table 4) in Atlantic Forest Succession
over calcareous soil: a – individual leaf $\delta^{15}\text{N}$ during the dry season; b – individual leaf %N
during the dry season; c – individual leaf $\delta^{15}\text{N}$ during the wet season; d – individual leaf %N
during the wet season.

Figure 3 – Leaf $\delta^{15}\text{N}$ averages for the regeneration strategy guilds along successional 86
evolution. Values are average for each group during both seasons. The curve represents the
averages for all species occurring in the different successional phases.

Figure 4 – Correlation between average Leaf N content (%N) and Soil N availability ($\mu\text{g N}$ 87
 $\text{g}^{-1}\text{resin d}^{-1}$) calculated for the species occurring at each successional stage across seasons.

Figure 5 – Average Xylem sap N composition (% total N) across the regeneration strategy 91
guilds and seasons.

Figure 6 – Schematic draw of the main N-compounds transported by the different 97
regeneration strategy guilds. Psp – pioneer species; ESsp Leg – early secondary
leguminosae species; ESsp non Leg. - early secondary non-leguminosae species; LSsp –
late secondary species; Guapira – *Guapira opposita* (ESsp).

DISCUSSÃO

Figura 1 – Esquema do transporte de compostos nitrogenados nas espécies arbóreas das 111

diferentes guildas de regeneração da floresta tropical. Pion – espécies pioneiras; SI Leg – espécies secundárias iniciais leguminosas; SI ã Leg – espécies secundárias iniciais não leguminosas; ST – espécies secundárias tardias; Guapira – *Guapira opposita* (ESsp); NO₃⁻ – nitrato; ASN – asparagina; ARG – arginina; GLN – glutamina.

LISTA DE ANEXOS

ANEXOS

I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil

ANNEX 1 – Ranking of the phytossociological survey

pág

49

TABELA DE ABREVIACÕES

ABn	– Área Basal Total; Total Basal Area
ABi	– Área Basal da Espécie; Species Basal Area
ALA-N	– alanine; alanina
All	– <i>Allophyllus edulis</i>
ARG-N	– arginine; arginina
Asp	– <i>Aspidosperma ramiflorum</i>
ASP-N	– asparagine; asparagina
ASP-N	– aspartic acid; ácido aspártico
BAi	– Área Basal da espécie; Species Basal Area
Ca	– cálcio; calcium
Cas	– <i>Casearia sylvestris</i>
CEC	– capacidade de troca de cátions; cation exchange capacity
Cgla	– <i>Cecropia glaziovii</i>
Cli	– Índice de Cobertura da espécie; Species Coverage Index
Cpac	– <i>Cecropia pachystachya</i>
DC	– espécie decídua; deciduous species
DJE-N	– djenkolic acid; ácido dejenkólico
Ecc	– <i>Ecclinusa ramiflora</i>
EG	– espécie sempre verde; evergreen species
End	– <i>Endlicheria cf. paniculata</i>
ESsp	– Espécie Secundária Inical; Early Secondary Species
Eut	– <i>Euterpe edulis</i>
GLN-N	– glutamine; glutamina
GLU-N	– glutamic acid; ácido glutâmico
Gua	– <i>Guapira opposita</i>
H + Al	– acidez trocável; exchangeable acidity
H ₂ O ₂	– peróxido de hidrogênio; hydrogen peroxide
HCl	– ácido clorídrico; chloridric acid
HPLC	– high performance liquid chromatography; cromatografia líquida de alta performance
Hym	– <i>Hymenaea courbaril</i>
Ing	– <i>Inga marginata</i>
IUFRO	– International union of forest research organization
KOH	– Hidróxido de potássio; potassium hydroxide
LSsp	– Espécie Secundária Tardia; Late Secondary Species

LYS-N – lysine; lisina
 Myr – *Myrocarpus cf. frondosus*
 N – Nitrogênio; Nitrogen
 N₂ – Nitrogênio atmosférico; gás Nitrogênio; atmospheric Nitrogen; gaseous Nitrogen
 N₂O – óxido nítrico; nitric oxide
 Nem – *Nectandra membranacea*
 Neo – *Nectandra oppositifolia*
 NH₄⁺ – amônia; ammonium
 Ni – número de indivíduos da espécie; species number of individuals
 Nn – número total de indivíduos; total number of individuals
 NO₂⁻ – nitrito; nitrite
 NO₃⁻ – nitrato; nitrate
 NO_x – óxidos de nitrogênio; nitrogen oxides
 NRA;ARN – Nitrate reductase activity; Atividade de nitrato reductase
 Oco – *Ocotea catharinensis*
 ODF – Floresta Ombrófila Densa; Ombrophylous Dense Forest
 OM – matéria orgânica; organic matter
 OMF – Floresta Ombrófila Mista; Ombrophylous Mixed Forest; Floresta da Araucária
 P – fósforo; phosphorus
 PETAR – Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira; High Ribeira State Park
 pH – potencial hidrogeniônico; hydrogenionic potential
 PI – fase I - 15 anos de sucessão; phase I – 15 years in age
 PII – fase II - 25 anos de sucessão; phase II – 25 years in age
 PIII – fase III - >36 anos de sucessão; phase III – > 36 years in age
 Pip – *Piptadenia gonoacantha*
 Pir – *Piper sp1*
 Psp – Espécie Pioneira; Pioneer Species
 Rap – *Rapanea ferruginea*
 Rau – *Rapanea umbellata*
 RBA – Área Basal relativa; Relative Basal Area
 RDi – Densidade Relativa da espécie; Species Relative Density
 RDoi – Dominância Relativa da espécie; Species Relative Dominance
 RE – Estratégia de Regeneração; Regeneration Strategy
 Rol – *Rollinia cf. rugulosa*
 Sch – *Schizolobium parahyba*

SD – espécie semi-decídua; semi-deciduous species

SER-N – serine; serina

SF – Floresta Sazonal; Seasonal Forest

Sya – *Syagrus romanzoffianum*

Sym – *Symplocos laxiflora*

Tet – *Tetorquideum rubrivenium*

Tib – *Tibouchina pulchra*

UR-N – ureides; ureídeos

V – saturação de bases; base saturaton

Ver – *Verbesina* sp.

RESUMO

O estudo levantou o padrão da sucessão florestal após abandono de campo cultivado em agricultura de subsistência sobre solos calcários na Mata Atlântica Brasileira. Este é um dos biomas mais ameaçados do mundo, que apresenta apenas 8 % de remanescentes. A área de estudo está localizada sobre solo calcário no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, sudeste do Brasil. Os resultados mostram padrão de sucessão dominado por Leguminosae, especialmente *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae). Esta espécie substitui na área de estudo, a espécie arbórea dominante em início de sucessão sobre solos ácidos: *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae), sendo esta a situação mais comum neste bioma. Também foi caracterizado um padrão decrescente na ocorrência de micorriza ao longo da evolução do processo sucessão estudado.

Baseado na análise da estrutura da floresta foi possível caracterizar as fases de crescimento arquitetônico da sucessão na área de estudos e identificar três conjuntos de espécies que definem as diferentes eco-unidades através do desenvolvimento do mosaico silvigenético. *Cecropia pachystachya* e *C. glaziovii* (Cecropiaceae) formam a eco-unidade pioneira. *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae) e *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae) formam a eco-unidade secundária inicial; *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae), *Ficus* sp (Moraceae) e *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) formam as eco-unidades secundárias tardias. A definição das estratégias de regeneração das espécies arbóreas selecionadas apresenta uma sobreposição na sua distribuição ao longo da sucessão, sugerindo um gradiente de ocupação e ciclo de vida.

Foram avaliados os padrões de utilização de N das comunidades successionais em estudo, procurando caracterizar as estratégias envolvidas na aquisição, transporte e assimilação de N. Um padrão diagnóstico foi observado dentre as classes de estratégia de regeneração. As Espécies pioneiras apresentaram altas atividade de nitrato reductase foliar (ANR) e conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema ($\text{NO}_3^- \text{SX}$), moderados conteúdos de N foliar (Nf) e compostos nitrogenados de baixo peso molecular na seiva do xilema (cNSX), transportando neste último principalmente asparagina (ASP-N) e NO_3^- . As espécies leguminosas secundárias iniciais apresentaram alto Nf, moderadas ANR e conteúdo de $\text{NO}_3^- \text{SX}$, transportando principalmente ASP-N, ácido djenkólico (DJE-N), ureídeos (UR-N) ou lisina (LYS-N). Espécies secundárias iniciais não leguminosas apresentaram nível intermediário de cNSX, compostos principalmente por glutamina (GLN-N) e arginina (ARG-N), baixos conteúdos de Nf e $\text{NO}_3^- \text{SX}$, e baixa ANR. As espécies secundárias tardias apresentaram baixo conteúdo de Nf e ANR, alta concentração de cNSX, transportando principalmente ASP-N e ARG-N. *Guapira opposita* (espécie secundária inicial; Nyctaginaceae) apresentou alto conteúdo de Nf, moderada ANR, transportando principalmente NO_3^- na seiva do xilema, sugerindo que este último pode ter função na regulação osmótica nos tecidos dessa espécie. Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar nas espécies estudadas variou entre -0.64 em *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae) e 4.15 em

Chrysophyllum inornatum (Sapotaceae). Levando em consideração as estratégias de regeneração e o conjunto de espécies que ocorrem em cada uma das fases de sucessão estudadas, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ apresentaram tendência de elevação ao longo da evolução sucessional.

Estes resultados são muito importantes para um melhor conhecimento da biodiversidade da floresta neo-tropical e caracteriza um banco genético único neste bioma altamente ameaçado. São também decisivos no suporte de ações de reabilitação de áreas degradadas e um instrumento potencial para manejo auto-sustentado da floresta neotropical, tanto dentro dos limites da unidade de conservação, quanto em suas áreas de entorno. Ainda, os resultados indicam que a caracterização ecofisiológica do metabolismo de N configura uma ferramenta adicional para a classificação das espécies arbóreas tropicais nas diferentes estratégias de regeneração.

ABSTRACT

The pattern of forest succession after abandonment of slash-and-burn agriculture over calcareous soils in Brazilian Atlantic Forest was assessed. This is one of the world's most threatened Biome, with only 8% remaining. The study site is located over calcareous soil inside High Ribeira Turisitic State Park (PETAR), southeast Brazil. The results show a new successional pattern dominated by species of Leguminosae, especially *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae). This species displace in the study site, the most usual dominant tree species occurring in early succession over acidic soil: *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae), which is the most common situation in this Biome. Mycorrhiza colonization decreased through the succession in dry season.

Based on the analysis of the forest structure it was possible to characterize the architectonic growth phases of succession in the study area and identify three sets of species that build the different eco-units throughout silvatic mosaic development. *Cecropia pachystachya* and *C. glaziovii* (Cecropiaceae) constitute the Pioneer Eco-unit. *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae) and *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae) constitute the Early Secondary Eco-unit and *Schizolobium parahyba* (Leguminosae), *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) and *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) constitute the Late Secondary Eco-units. The definition of the regeneration strategies of the selected tree species showed an overlapping distribution along succession, suggesting a gap-size gradient.

The patterns of N utilization were assessed to characterize the plant strategies involved in N acquisition, transport and assimilation. A diagnostic pattern was observed within regeneration strategy guilds. Pioneer species had both high leaf nitrate reductase activity (NRA) and xylem sap nitrate content (XSNO_3^-), moderate leaf nitrogen (Nf) and xylem sap low molecular nitrogenous compounds (XSNC), transporting mainly asparagine (ASP-N) and NO_3^- . Early secondary leguminous species had high Nf content but moderate NRA, xylem sap contained moderate amounts of NO_3^- but consisted mainly of ASN-N, djenkolic acid (DJE-N), ureides (UR-N) or lysine (LYS-N). Early secondary non-leguminous species had an intermediate amount of XSNC where mainly glutamine (GLN-N) and arginine (ARG-N) were transported, low Nf content, leaf NRA and XSNO_3^- . Late secondary species had low Nf and leaf NRA, contained high amount of XSNC mainly ASP-N and ARG-N were transported. *Guapira opposita* (Nyctaginaceae), an early secondary species that had high Nf content, moderate NRA but which transported mainly NO_3^- in the xylem sap suggesting that NO_3^- may have a function in osmotic relations in this species. Leaf $\delta^{15}\text{N}$ average values for the species ranged from -0.64 in *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae) to 4.15 in *Chrysophyllum inornatum* (Sapotaceae). These values showed a tendency to increase along successional evolution when considering both the regeneration strategy guilds and the species occurring in the different successional phases.

These results are very important for better understanding of Neotropical forest biodiversity and characterize a unique genetic bank in this high-endangered Biome. They are also decisive to support

actions regarding rehabilitation of degraded lands and a potential tool for Neotropical forest sustainable management, both inside and around the conservation unit. In addition, the results indicate that the primary N metabolism characteristics can be used as an additional ecophysiological tool for help in the classification of tropical forest tree species into ecological or regeneration guilds.

1. INTRODUÇÃO

A MATA ATLÂNTICA

A primeira classificação da vegetação atlântica brasileira foi realizada por Löefgren (1898), adaptando o sistema de classificação de von Martius (1924; Joly et al. 1999). A Mata Atlântica é o Bioma brasileiro que apresenta a maior amplitude de distribuição geográfica considerando a divisão fitogeográfica proposta por Martius (1824) e o mapa da vegetação brasileira (Veloso et al. 1991).

O Domínio Mata Atlântica inclui um complexo de ecossistemas composto pelas seguintes formações: Florestas Ombrófilas Densa, Aberta e Mista (Floresta de Araucária); Florestas Sazonais Decídua e Semi-decídua; Mangues e Restingas (Câmara 1991; IBGE 1992; Joly et al. 1999). Apresenta índice de endemismo de 54% para árvores, 38% para não árvores e 77% para espécies de epífitas. A Mata Atlântica é a floresta mais rica em Orchidaceae e é considerada o centro de diversidade para a América do Sul (Brieger 1969). Mori et al. (1983) sugerem que Myrtaceae é a família mais importante, e Siqueria (1994) indicou que Lauraceae é a família com a distribuição mais ampla. A lista de espécies para a Ilha do Cardoso, SE São Paulo, indicou 986 espécies em 134 famílias, sendo 118 Orchidaceae, 72 Myrtaceae, 63 Leguminosae, 57 Gramineae, 50 Rubiaceae, 43 Compositae e 41 Bromeliaceae (Barros et al. 1991).

A Mata Atlântica é considerada um dos três ecossistemas mais ameaçados do planeta, tendo no passado coberto mais de um milhão de quilômetros de quadrados, estendendo-se desde o Recife até Florianópolis, e para o oeste até o Rio Grande. Hoje a floresta está reduzida a menos que 8% da cobertura original (SOS Mata Atlântica 1998). Este Bioma é reconhecido pela comunidade científica internacional como um ecossistema megadiverso, tendo sido declarado pela Organização não governamental "Conservation Internacional" como um dos "hot spots" em termos de conservação da biodiversidade (Myers 1988; Myers et al. 2000). As principais ameaças que atingem este Bioma vêm do desenvolvimento urbano no litoral, agricultura, gado, mineração e produção de madeira e carvão.

O Estado de São Paulo apresentava mais de 82% de sua área coberto por floresta (figura 1). Hoje restam apenas 7% de sua distribuição original (SOS Mata Atlântica 1998; Figura 2), que ocupam principalmente a região montanhosa próxima do litoral (84% das florestas remanescentes em 8% da área do estado).

Oliveira Filho et al. (1999) sugerem que a evolução e especiação na Mata Atlântica sofreu grande influência das variáveis geo-climáticas, particularmente sazonalidade na precipitação e temperatura. Também a altitude (e as temperaturas associadas) teria influenciado a composição de espécies das diversas fisionomias florestais que compõem o Domínio Atlântico.

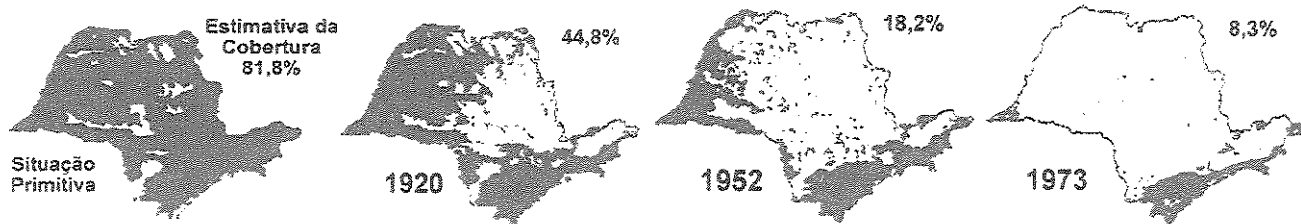


Figura 1 – Evolução da Cobertura Vegetal no Estado de São Paulo desde o descobrimento até 1973 (Adaptado de Vitor, 1975).

Atlas da Evolução da Mata Atlântica Carta Síntese do Estado de São Paulo

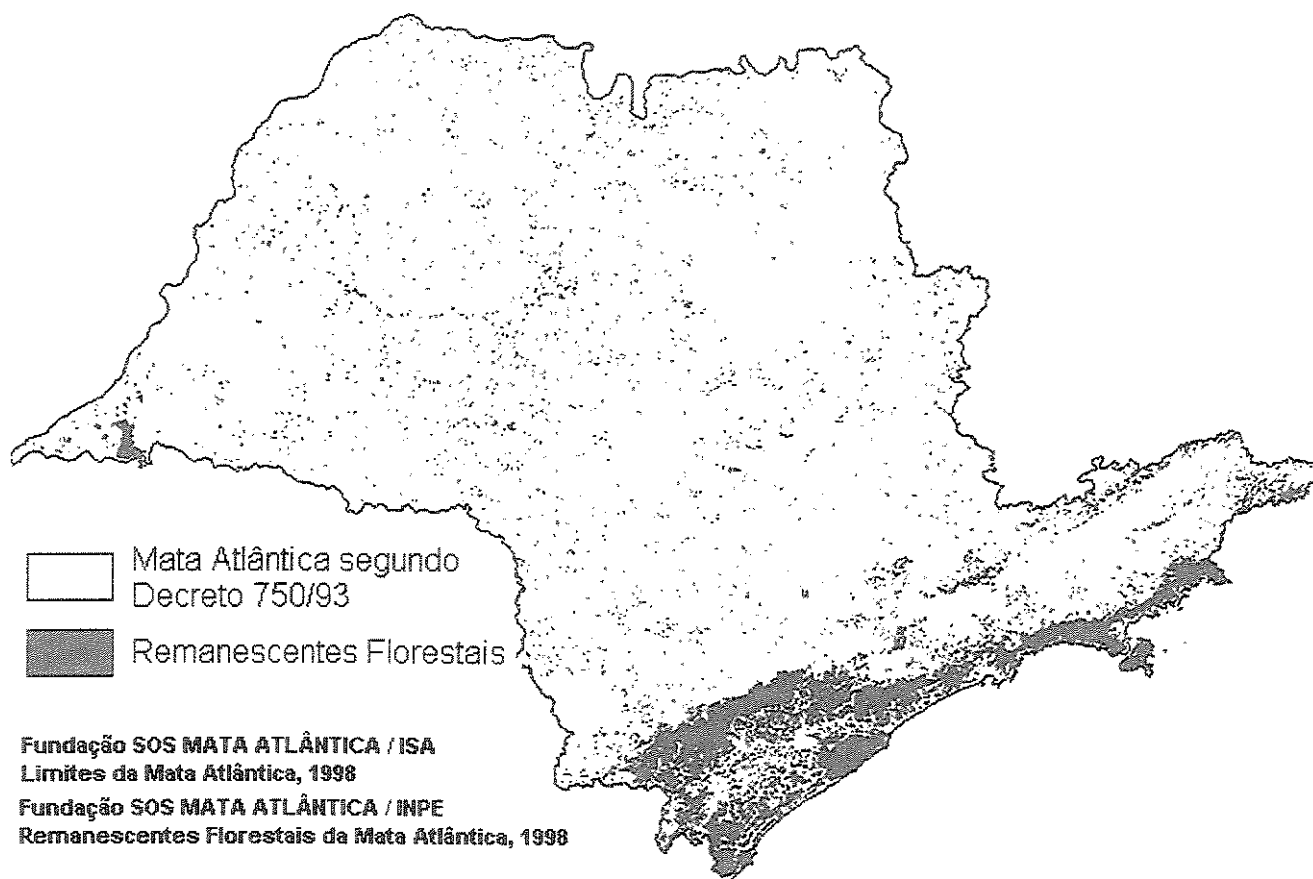


Figura 2 – Cobertura Vegetal do Estado de São Paulo em 1998. (SOS Mata Atlântica, 1998).

Esta diferenciação florística é fortemente evidenciada entre as florestas do nordeste e sudeste do Brasil (Siqueira 1994; Oliveria Filho et al. 1999), que também apresentam diferenças no padrão de transição entre as florestas úmidas do litoral e florestas sazonais mais interiorizadas, associadas às diferentes temperaturas médias regionais.

Considerando-se a amplitude latitudinal da área de ocorrência da Mata Atlântica, é evidente que existam variações na composição florística e estruturas ao longo de sua distribuição, embora inexistem trabalhos que avaliem este aspecto de forma mais profunda (Mantovani et al. 1999).

Gentry (1988) sugere que a composição e diversidade de plantas lenhosas nas florestas neotropicais são condicionadas principalmente pelos seguintes gradientes geográfico-ambientais: latitude; precipitação; fertilidade do solo; altitude; e intercontinental (florestas neotropicais, florestas africanas ou florestas asiáticas). O autor conclui que a riqueza de espécies nas comunidades vegetais neotropicais aumenta com a fertilidade do solo e precipitação quando fatores biogeográficos tal como latitude e altitude, são similares. Mesmo considerando que o efeito dos nutrientes do solo sobre a diversidade- α (espécies) possa ser relativamente menor, estes sem dúvida desempenham importante papel na diversidade global amazônica através do efeito sobre a diversidade- β (habitats). Como exemplo o autor cita o norte da Amazônia, que é constituída por um mosaico de habitats com diferentes conjuntos de espécies ocorrendo em comunidades adjacentes sobre diferentes substratos.

Solos e topografia são relacionados intimamente, pois a posição topográfica de uma determinada área, afeta a profundidade, desenvolvimento, textura e estrutura do solo e subsolo, que por sua vez determina a composição, desenvolvimento e produtividade da floresta (Spurr et al. 1980). A classificação da floresta baseada na sua elevação relativa é frequentemente um critério dos mais úteis e significativos de classificação.

O sistema oficial da classificação da vegetação brasileira subdivide os tipos vegetacionais em formações ordenadas segundo hierarquia topográfica que refletem fisionomias diferentes de acordo com as faixas altimétricas variáveis de acordo com a latitude. Assim, para o sudeste do Brasil, a Floresta Ombrófila Densa pode ser subdividida quanto a sua posição topográfica em: formação aluvial – sem variação topográfica nos terraços aluviais; das terras baixas – entre 5 e 50 m de altitude; submontana – entre 50 e 500 m; montana – entre 500 e 1500 m; e alto-montana – acima de 1500 m de altitude (Veloso et al. 1991; IBGE, 1992).

Gandolfi (2000) analisando os principais aspectos relacionados à incidência de luz na floresta tropical, resalta que são muitos os fatores que determinam o regime luminoso predominante nos diferentes ambientes que compõem o ecossistema: latitude, altitude, declividade, face de exposição do relevo, macro e microclima, estruturação do dossel, subdossel e subosque; dinâmica de clareira, perturbação natural e antrópica, estresse ambiental.

Dentre os fatores ambientais que influenciam o crescimento dos vegetais em floresta tropical, a disponibilidade de luz é o recurso que mais frequentemente limita o crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies, desempenhando um duplo papel, quer como fonte de energia para a fotossíntese, quer como informação da situação ambiental predominante (qualidade, intensidade, distribuição temporal e direcional) (Gandolfi, 2000). Assim, a utilização fotossintética da luz é o principal componente nas respostas regenerativas das espécies florestais dentro do contexto maior da dinâmica e sucessão florestal (Chazdon et al. 1996),

Os pesquisas realizadas na Mata Atlântica paulista entre 1945 e 1970 enfatizaram principalmente o aspecto florístico (Shepherd 1998). Gandolfi (2000) analisando a evolução histórica das linhas de pesquisa florestais desenvolvidas no Estado de São Paulo, ressalta que apenas a partir de 1986 foram iniciados os trabalhos de caracterização sucessional das florestas paulistas com o trabalho de Castellani (1986). Ainda, indica que os trabalhos relacionados à regeneração florestal foram iniciados em 1992 por Aidar (1992) e Costa et al. (1992).

Assim, apesar das diferenças em metodologia e histórico de uso do solo entre os locais dos estudos que abordam a dinâmica sucessional da Mata Atlântica, temos um conjunto de dados que permite alguma generalização sobre a sucessão na Floresta Atlântica Ombrófila Densa: riqueza crescente de árvores e arbustos no dossel e subosque; aumento da complexidade estrutural e do porte das espécies arbóreas; domínio decrescente das espécies intolerantes à sombra; importância decrescente da família Melastomataceae, especialmente do gênero *Tibouchina*, e substituição de espécies anemocóricas por zoocóricas.

A SUCESSÃO EM FLORESTA TROPICAL

A floresta tropical é um mosaico estrutural e florístico heterogêneo como consequência da regeneração natural que ocorre em fragmentos que diferem em idade, tamanho e composição de espécies (Watt 1947; Richards 1952; Whitmore 1984; Brokaw 1985a,b; Swaine et al. 1988; Strauss-Debenedetti et al. 1996).

A dinâmica de clareira é a base fundamental para o estudo do ciclo de crescimento da floresta (Whitmore 1991), sendo a clareira o início do ciclo de regeneração. A perturbação criada pela clareira altera as condições ambientais, iniciando a fase de construção caracterizada pela colonização e crescimento de espécies que seguem um “continuum” de respostas ecofisiológicas que induz a cicatrização (Brokaw 1985a). A fase final é a fase madura onde uma nova clareira pode reiniciar o ciclo de crescimento (Whitmore 1984).

Nas últimas décadas tem havido muitas tentativas para se agrupar as espécies arbóreas da floresta tropical em grupos ecológicos relacionados às suas estratégias de regeneração, na tentativa de refinar a dicotomia “pioneira – clímax” (Swaine et al, 1988). Whitmore (1996) sugere que esta

dicotomia é necessária mas não é uma descrição completa da variedade autoecológica apresentada pelas espécies arbóreas na floresta tropical. O autor sugere ainda, que o estado atual do conhecimento ecológico evidencia que as espécies arbóreas apresentam distribuições com amplas sobreposições ao longo do gradiente formado pelos tamanhos de clareira.

Oldeman (1983; 1986; 1987; 1989; 1990) sugere que a dinâmica florestal pode ser analisada do ponto de vista arquitetônico, onde o crescimento é considerado como uma sucessão de fases de desenvolvimento arquitetônico que podem ser determinadas através de método quantitativos, como um transecto. O diagnóstico arquitetônico de um sistema a determinado nível é feito pelo diagnóstico do "estado arquitetônico" seus sistemas em níveis inferiores (Figura 3). As árvores formam o esqueleto da floresta, cujo diagnóstico arquitetônico depende de arquitetura das árvores que a compõem. Oldeman (1983; 1989) propôs o termo eco-unidade (unidade de regeneração; Figura 3e) para caracterizar o bloco arquitetônico básico na arquitetura de floresta - " toda superfície sobre a qual a certo momento foi iniciado o desenvolvimento de vegetação, cuja arquitetura, funcionamento ecofisiológico e composição de espécies é definido por um conjunto de árvores até o fim ".

De acordo com Oldeman (1990), a substituição das espécies arbóreas e das eco-unidades pode ser entendida como um subprocesso da sucessão, com o tamanho das eco-unidades se tornando progressivamente menor, até finalmente atingir a menor eco-unidade, denominada "Chablis", isto é, clareira-de-uma-árvore na floresta tropical madura.

As eco-unidades florestais podem ser divididas de acordo com o tamanho, sendo que o padrão arquitetônico de cada uma é dependente da sua origem e da arquitetura de suas árvores. Espécies arbóreas pioneiras constroem eco-unidade grandes, enquanto as pequenas são construídas por espécies arbóreas tolerantes à sombra e de crescimento lento. As características básicas das espécies arbóreas que constroem os fragmentos florestais pioneiros, secundários e clímax são baseadas na classificação dos estágios sucessionais apresentada por Budowski (1965). Assim, espécies com posições sucessionais diferentes constroem eco-unidade diferentes, que por sua vez compõem o mosaico sucessional da floresta (Oldeman, 1983; Figura 3g).

Articulando-se as classificações propostas por Gandolfi (1991; 1995; 2000) quanto à tipificação das estratégias de regeneração, e a de Oldeman (1983; 1987; 1989) quanto à análise do desenvolvimento do mosaico florestal (ambas baseadas em Budowski, 1965) é possível a distinção de três tipos de estratégias de regeneração ou guildas (descritas a seguir) e a composição de uma abordagem para a análise da sucessão florestal através de levantamento fisionômico e caracterização das estratégias de regeneração das espécies (tabela 1):

- espécie pioneira – especializada em ocupação de clareiras grandes, demandando luz para germinação e crescimento, intolerante à sombra;

- espécie secundária inicial – especializada em ocupação de clareiras médias, apresentando potencial de germinação à sombra, mas demanda aumento de luminosidade para o desenvolvimento e para atingir o dossel;
- espécie secundária tardia – especializada em clareiras pequenas e ocupação de subosque, não necessariamente demandando incremento luminoso para germinação e desenvolvimento, podendo ficar no subosque ou alcançar o dossel.

A característica essencial da agricultura de subsistência (“roça”) é que uma área de floresta é cortada, queimada e usada para crescer culturas (feijão, milho, mandioca, etc.) durante alguns anos, sem arar a terra. Enquanto o local está sendo cultivado deve ser capinado para prevenir crescimento de vegetação secundária, afetando os mecanismos locais de regeneração. Em áreas abandonadas, o principal meio para o restabelecimento das espécies lenhosas é através da dispersão de semente. Devido às aberturas de áreas florestadas serem normalmente pequenas (menos de 1 ha), as distâncias para a dispersão de semente são pequenas. Durante a fase de recuperação, a funcionabilidade do ecossistema não parece ser alterada severamente, e deste modo, as “roças” depois do abandono são semelhantes em comportamento à clareiras grandes (Uhl 1987; Uhl et al. 1990). Estes autores sugerem que a pesquisa sobre a sucessão florestal após o abandono das “roças” podem propiciar modelos para projetos de uso ecologicamente sustentáveis.

Lescure (1986; in Oldeman, 1990) apresenta um estudo da sucessão florestal após abandono de campo cultivado no Alto rio Oiapoque, Guiana Francesa, onde as eco-unidades se sobrepõem ao longo do tempo (Figura 4a), indicando que a substituição é realizada através do crescimento de uma nova (e menor) eco-unidade em baixo do dossel da anterior, dirigindo a substituição das espécies que as compõem (Figura 4b).

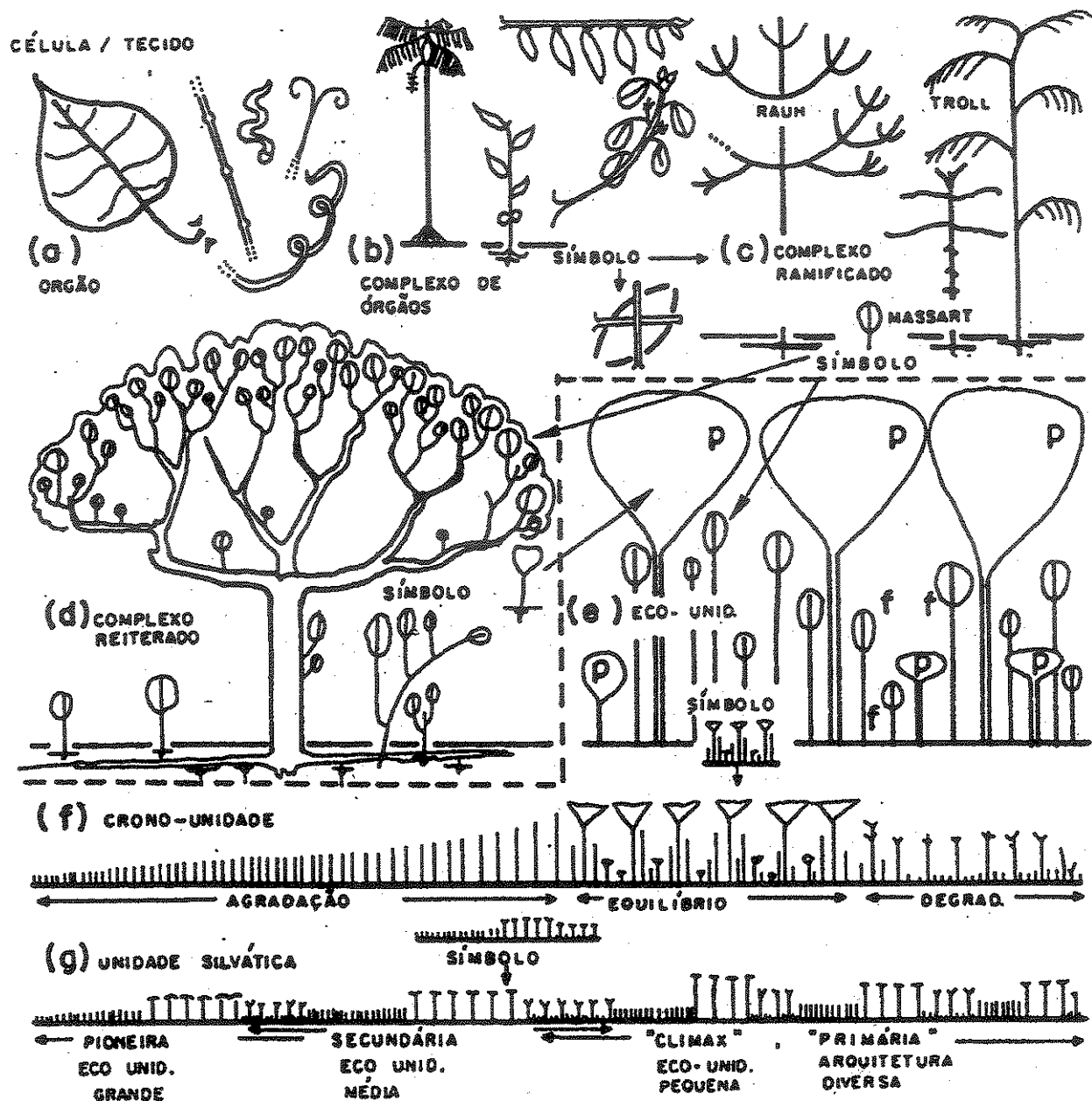


Figura 3 - Níveis de integração arquitetônica. A partir da célula/tecido, (a) órgão; (b) complexo de órgãos; (c) complexo ramificado (p.e. modelos de Rauh, Massart e Troll); (d) complexo reiterado; até os níveis coletivos (e) a (g). Note que o complexo de órgãos é um subsistema tanto da ecounidade (palmeiras e plântulas) como do complexo ramificado (tronco e ramos). Na ecounidade (e), p=árvores do presente e f=árvores do futuro. Na crono-unidade (f) uma fase em agradação se organiza sobre outra em degradação, relacionando os diferentes tipos de crono-unidades na unidade silvática (g). O sistema a cada nível aparece no sistema de nível superior como um símbolo específico. A linha pontilhada separa os sistemas individuais dos coletivos (Adaptado de Oldeman, 1983).

parâmetros	ECO-UNIDADES		
	pioneira	secundária inicial	secundária tardia
estratégia de regeneração	espécies pioneiras	espécies secundárias iniciais	espécies secundárias tardias
tamanho da clareira	clareira grande	clareira intermediária	clareira pequena
arquitetura	pouco diversificada	diversificada	muito diversificada
composição espécies	pobre	intermediária	rica
ciclo de vida	curto	médio e longo	longo e muito longo
frequência	muito frequente	frequente	pouco frequente

Tabela 1 – Análise arquitetônica da floresta tropical: caracterização das eco-unidades florestais (Adaptado de Oldeman, 1987).

METABOLISMO DE NITROGENIO E SUCESSÃO FLORESTAL

O ciclo de nitrogênio é a conversão de nitrogênio (N) entre as diferentes formas dentro da biosfera. O ar é constituído de cerca de 80% de gás nitrogênio (N_2), e junto com sedimentos e minerais rochosos, é uma das principais fontes deste composto na terra. Todos os organismos necessitam de alguma forma de N para produzir amino-ácidos e proteínas, ácidos nucleicos, e no caso de bactérias, a parede celular. Portanto, o acesso a um adequado suprimento de nitrogênio em alguma de suas formas é um pré-requisito para todas as formas de vida. O N é o quarto elemento mais comum entre os seres vivos, após o carbono, hidrogênio e oxigênio, e apresenta muitos estados de oxidação diferentes (-3 em NH_4 até +6 em NO_3), cujas transformações são realizadas por microorganismos. Estes são os principais responsáveis por grande parte da ciclagem de nitrogênio na biosfera (Figura 5), sendo que apenas bactérias e algas azuis são capazes de fixar nitrogênio atmosférico em formas acessíveis para os outros organismos. Os principais processos envolvidos no ciclo de N são denitrificação (conversão do nitrogênio fixado em material biológico para N gasoso – N_2 , ou óxido nítrico – N_2O), nitrificação (conversão dos íons amônia – NH_4^+ em nitrato – NO_3^- e nitrito NO_2^-), e fixação de N (conversão de N gasoso em íons amônia ou formas fixadas de N).

O nitrogênio está disponível para plantas superiores terrestres em diferentes formas, que incluem N mineral (NO_3^- e NH_4^+), óxidos de nitrogênio (NO_x) e NH_4^+ voláteis, N_2 molecular (fixação simbiótica) e N orgânico (aminoácidos e peptídeos). O NO_3^- é considerado a principal fonte de N mineral assimilado pelas raízes das plantas superiores, mas há evidências de que NH_4^+ pode ser predominante em algumas situações (Stewart et al. 1993; Stewart 1991). Recentemente, foi demonstrado que N orgânico é uma fonte importante para comunidades de plantas em uma grande amplitude climática e edáfica (Schmidt et al. 1999, 1997; Näsholm et al. 1998; Raab et al. 1996; Chapin 1995; Kielland 1994).

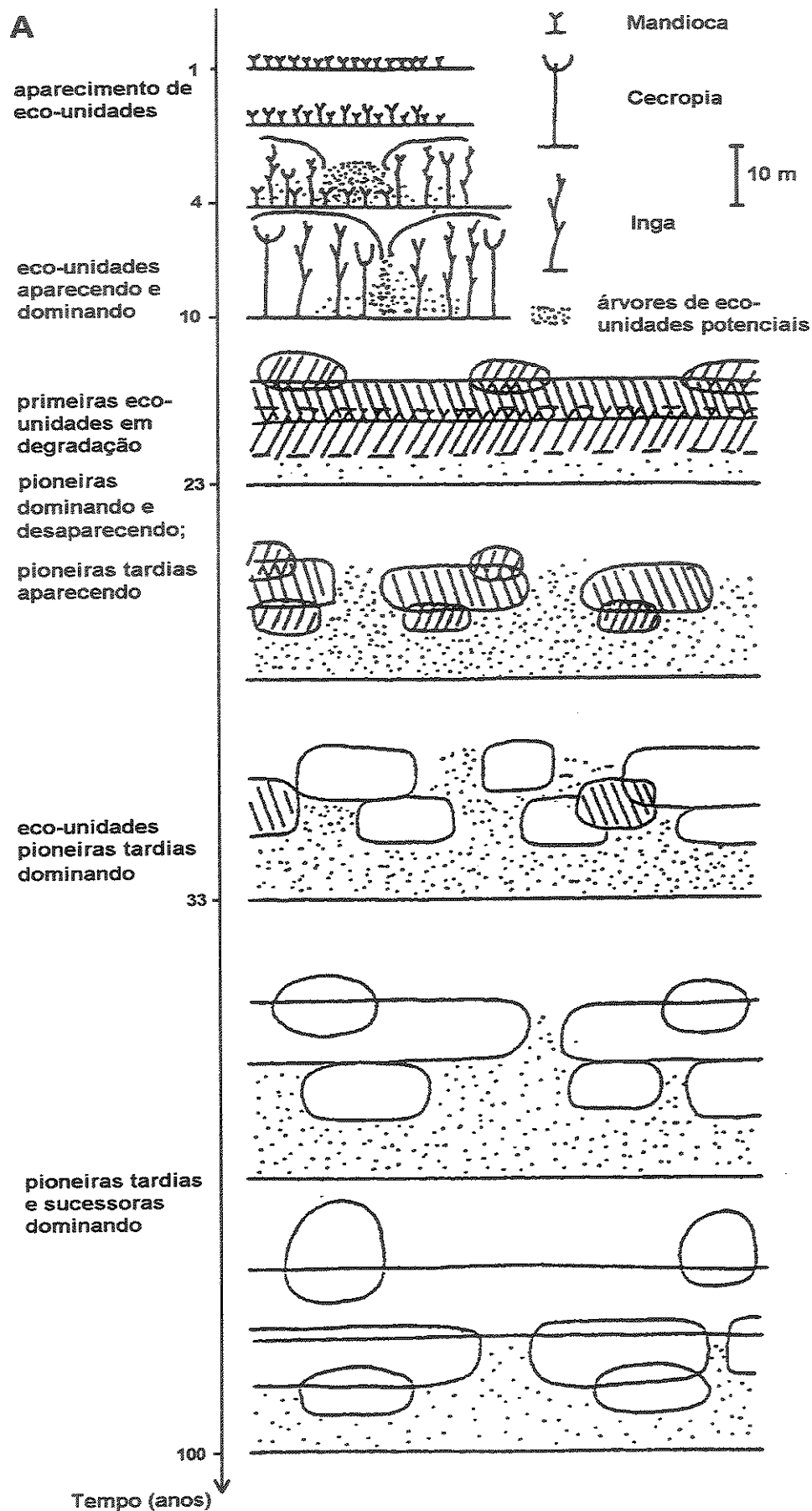


Figura 4 A – Sucessão florestal após abandono de campo cultivado dos índios Wayampi, rio Oiapoque, Guiana Francesa. Desenvolvimento do mosaico silvático, indicando a substituição das eco-unidades ao longo da evolução da sucessão. (Adaptado de Oldeman, 1990).

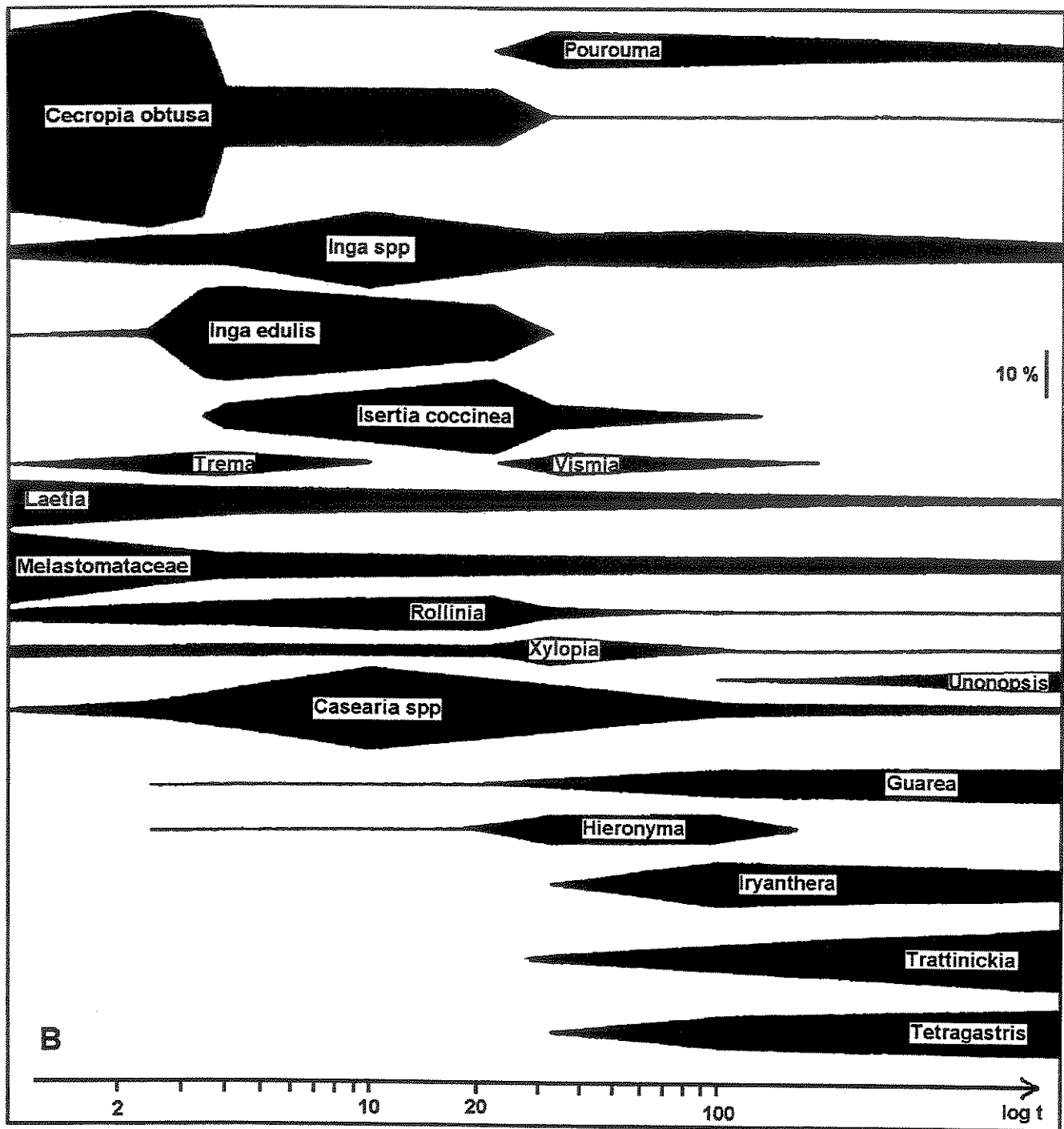


Figura 4 B – Sucessão florestal após abandono de campo cultivado dos índios Wayampi, rio Oiapoque, Guiana Francesa. Densidade relativa das espécies arbóreas durante o desenvolvimento representado na figura 4A. Após cerca de 30 anos, os gêneros pioneiros típicos são substituídos por pioneiros tardios. Os termos de nomenclatura originais são equivalentes aos adotados neste trabalho: pioneira tardia similar à secundária inicial, e sucessora similar à secundária tardia. (Adaptado de Oldeman, 1990).

Marschner (1995) indica que NO_3^- e NH_4^+ correspondem a aproximadamente 80% do total de íons assimilados pelas raízes das plantas terrestres, e que a forma assimilada tem forte impacto inverso no processo de assimilação de outros cátions e ânions e também na regulação do pH celular e da rizosfera. Uma abordagem básica sobre preferências na assimilação refere-se aos custos relativos das diferentes formas, e Pate (1983) sugere que o valor para assimilação de N segue a seguinte sequência: fixação N_2 > NO_3^- >> NH_4^+ . Segundo Marschner (1995) as plantas crescem melhor com composição mista de NO_3^- e NH_4^+ , com as proporções ótimas dependentes das concentrações totais fornecidas.

O potencial que as associações simbióticas com micorrizas apresentam em relação à nutrição de fósforo pelo hospedeiro é bem estabelecido, mas a sua significância quanto à nutrição de N, incluindo N orgânico, não é clara (Turnbull et al. 1995). Raven et al. (1978), Smith et al (1990) e Chalot et al. (1991) hipotizaram que NH_4^+ é assimilado principalmente no fungo em glutamina, que então é transferida à raiz de planta.

O ciclo e a disponibilidade de nitrogênio em solos de floresta foram extensivamente revisados (Atiwill et al. 1993). Estes autores concluem que a nitrificação não é inibida em muitos solos ácidos, e que mais de 25% da matéria orgânica pode ser mineralizada em florestas tropicais ao ano. Anderson et al. (1991) sugerem que o solo da floresta tropical contém pelo menos 50%, podendo chegar a até 80%, do nitrogênio e fósforo do sistema, e que sua quantidade no solo é relativamente grande quando comparada com a ciclagem anual. A ciclagem de N entre plantas e solo sugere que este é raramente um fator limitante da produção em floresta tropical, exceto em condições especiais, e que o fósforo pode ser limitante como consequência da pequena quantidade em circulação.

Martinelli et al. (1999) indica que N é mais disponível em florestas tropicais do que na maioria das florestas temperadas, podendo inclusive encontrar-se em excesso. Os autores sugerem, como consequência, que a floresta tropical deve apresentar ciclagem de N mais aberta e mais enriquecida em ^{15}N .

Anderson et al. (1991) sugerem que nitrificação é aumentada após o corte da floresta, mas que esta pode decrescer a níveis basais em um período de 6 meses se o crescimento da vegetação secundária não for impedido. A nitrificação e a lixiviação de nitrato aumentam dramaticamente após queima, mas estas perdas podem chegar a só 15% do total, dependendo do tipo de solo. Stewart et al. (1993) indicam que o aumento da taxa de nitrificação pode durar até 4 - 5 anos após o episódio de fogo, para então declinar, com uma crescente disponibilidade de NH_4^+ .

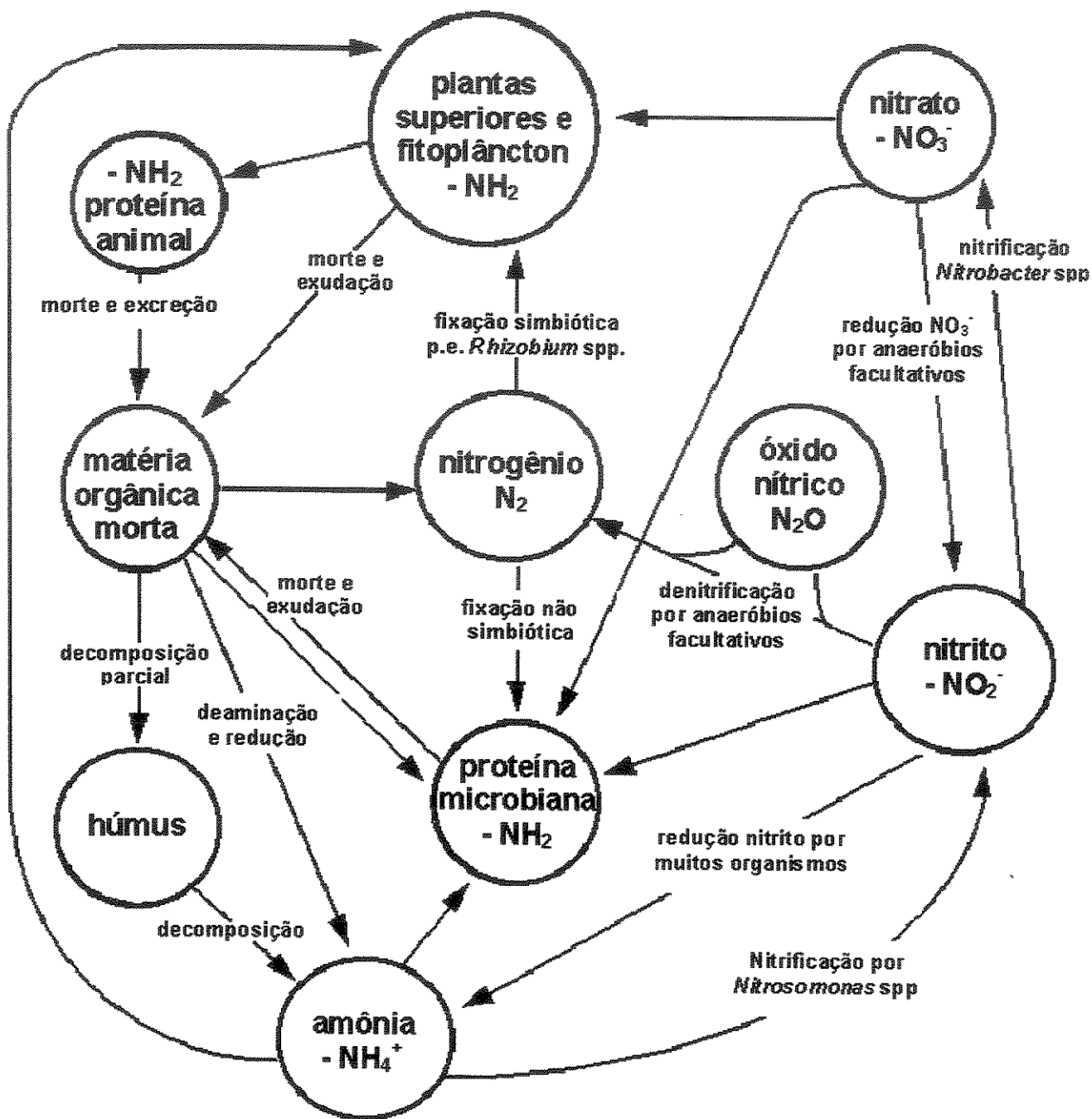


Figura 5 – Ciclo biológico do N, identificando as diferentes formas de N disponíveis, processos e principais componentes.

Um assunto que tem provocado crescente preocupação e debate nos últimos anos é a ameaça do aquecimento global através do efeito estufa, provocado pelas emissões atmosféricas descontroladas de gases originados das atividades econômicas humanas. Estas alterações climáticas trarão sérias consequências para todos os ecossistemas, além de grande impacto sobre o estilo de vida contemporâneo. Os principais gases que provocam o efeito estufa são vapor d'água, dióxido de carbono, ozona, metano, óxido nítrico e clorofluorcarbono. Muitos autores indicam que as atividades humanas já dobraram a taxa de entrada do N nos ecossistemas terrestres, e que esta continua a crescer, causando sérios impactos em escala global (Vitousek et al. 1997; Nilsson et al. 1995), tais como: efeito estufa crescente; perdas de nutriente do solo, como potássio; acidificação do solo, rios e lagos; aumento da quantidade de carbono armazenada dentro de ecossistemas terrestres; e perdas de biodiversidade, especialmente plantas adaptadas a solos distróficos.

Vitousek et al. (1997) aponta que florestas e áreas úmidas variam significativamente em relação às suas capacidades de retenção de N, e que o estado atual do conhecimento na área é ainda muito restrito. O problema principal é que nossa compreensão dos possíveis efeitos das alterações climáticas globais sobre a estabilidade e funcionamento dos ecossistemas florestais é ainda muito incompleto. Particularmente, é necessário mais informação sobre a relação entre o suprimento de N, associações microbianas, mecanismos fisiológicos e ecológicos que regulam o crescimento da planta, e a composição de espécies das comunidades vegetais (Nordin 1998). Este último autor enfatiza ainda, que o armazenamento de N em espécies perenes, e a capacidade de assimilação e transporte de N na planta são características fundamentais para um melhor entendimento dos processos de utilização de N em plantas.

2. OBJETIVOS

OBJETIVOS GERAIS

Considerando-se o estágio atual de conhecimento sobre o processo de sucessão nas Florestas Neotropicais e a importância do aprofundamento no conhecimento sobre as classes ecológicas e preferências ecofisiológicas das espécies arbóreas presentes neste ambiente, o presente trabalho teve como objetivo principal a caracterização das preferências quanto ao uso de nitrogênio pelas espécies arbóreas predominantes ao longo da sucessão florestal que ocorre sobre solo calcário após abandono de campo cultivado no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, São Paulo.

Para tanto, procurou-se determinar a estrutura e dinâmica da sucessão florestal em uma cronosequência de desenvolvimento após abandono de campo cultivado, e estabelecer uma relação

entre a distribuição das espécies arbóreas em categorias sucessionais e suas respectivas preferências quanto a assimilação e transporte de compostos nitrogenados.

Considerando-se que este trabalho caracteriza-se pela busca de informação ecofisiológica em relação ao metabolismo primário apresentado pelas espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Densa do Alto Vale do Ribeira, espera-se que ele possa fornecer subsídios para um aprofundamento da discussão sobre a classificação sucessional das espécies arbóreas Neotropicais.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- * caracterização fisionômica, fitossociológica e sucessional de três áreas dispostas em uma cronosequência após abandono de campo cultivado em uma Floresta Ombrófila Densa Montana.
- * caracterizar a evolução da sucessão através da análise estrutural e arquitetônica dos fragmentos florestais em estudo.
- * classificar as espécies ocorrentes nas três áreas em categorias sucessionais.
- * avaliar o comportamento ecofisiológico em relação ao metabolismo primário de nitrogênio nas espécies arbóreas selecionadas ao longo do ciclo de desenvolvimento florestal.
- * definir as principais estratégias na assimilação e transporte de nitrogênio ao longo do ciclo sazonal em relação às classes sucessionais das espécies arbóreas neotropicais.

3. DESENVOLVIMENTO E APRESENTAÇÃO DO TRABALHO

Espera-se que este trabalho venha contribuir para o aprofundamento da discussão e no aprimoramento da caracterização das estratégias de regeneração apresentadas pelas espécies arbóreas tropicais ao longo do processo de sucessão secundária. Ainda, espera-se contribuir para: um melhor conhecimento da Biodiversidade das Florestas Neotropicais, especialmente da Mata Atlântica do sudeste do Brasil; o desenvolvimento de ações para a conservação da Mata Atlântica da região de estudo, subsidiando diretrizes para um programa de gerenciamento ambiental regional, incluindo a Unidade de Conservação e seu entorno; o desenvolvimento de um modelo de recuperação de áreas deflorestadas e/ou degradadas em situações similares; e finalmente, no aprofundamento do conhecimento quanto às estratégias da utilização de nitrogênio nas florestas neotropicais, tendo como preocupação os cenários das alterações climáticas globais.

Para a consecução dos objetivos citados acima, foi realizado um levantamento fitossociológico em três áreas com diferentes idades (15, 25 e mais de 36 anos) após abandono de agricultura de sobrevivência ("roça"), visando a caracterização da estrutura e composição das comunidades vegetais. A crono-sequência assim definida, foi avaliada quanto à dinâmica da estruturação arquitetônica, através da evolução da composição e estruturação das eco-unidades (ou unidades de regeneração) ao longo do processo sucessional. As espécies arbóreas dominantes ao longo deste processo, e que portanto estruturam as eco-unidades, foram caracterizadas segundo suas estratégias de regeneração, e estudadas sob o ponto de vista das estratégias de utilização do nitrogênio.

A apresentação do trabalho foi realizada em três tópicos ou capítulos articulados, cada um estruturado para publicação independente. Assim, a primeira parte trata do levantamento fitossociológico em si, abordando nas três áreas selecionadas, a estruturação das comunidades em sucessão e a caracterização do substrato calcário. Foi realizada uma breve comparação com o padrão geral de sucessão encontrado em Floresta Ombrófila Densa, normalmente ocorrendo sobre solos ácidos, com o objetivo de evidenciar a sua diferenciação. Ainda, foi realizado uma avaliação genérica sobre a importância da ocorrência de infecção por micorrizas ao longo do processo de sucessão e estações do ano.

O segundo capítulo trata da análise da evolução arquitetônica da sucessão da Mata Atlântica que ocorre sobre os solos calcários do Alto Vale do Ribeira e da caracterização das estratégias de regeneração das espécies mais importantes na estruturação das eco-unidades (unidades de regeneração) que compõem o mosaico sucessional em estudo. Ainda, é proposto um modelo esquemático do padrão da sucessão florestal na área de estudo.

O terceiro tópico trata das estratégias de utilização do nitrogênio apresentadas pelas espécies arbóreas que estruturam a evolução da sucessão florestal na área de estudo. Os dados coletados abordam a disponibilidade de nitrogênio no solo ao longo das estações do ano, redução foliar de nitrato através da avaliação da atividade da enzima nitrato redutase, o transporte de compostos nitrogenados de baixo peso molecular na seiva do xilema e as principais características foliares quanto à composição de nitrogênio (conteúdo de nitrato foliar, nitrogênio total e composição isotópica). A análise foi realizada abordando-se as espécies individualmente e agrupadas segundo suas estratégias de regeneração como o objetivo de verificar uma possível relação entre as estratégias de regeneração e a utilização de nitrogênio.

4. METODOLOGIA

CARACTERIZAÇÃO REGIONAL DA ÁREA DE ESTUDO

O Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) (latitude 24°20' e 24°37'S; longitude 48°24' e 48°43'O) abrange uma área de 35.712 ha nos municípios de Iporanga e Apiaí, localizados na bacia hidrográfica do rio Ribeira de Iguape, região sul-sudeste do Estado de São Paulo (Figura 6). O núcleo Santana, sede do Parque, dista 368 km da capital (DRPE/IF, 1992). O PETAR é drenado principalmente pelos rios Betari e Iporanga, e ribeirão Pescaria. Os dois primeiros são afluentes do rio Ribeira de Iguape, e o último do rio dos Pilões, afluente do Ribeira.

Além das drenagens superficiais, há a ocorrência de drenagens subterrâneas características dos relevos cársticos. Estas não apresentam hierarquia por efeito dos fenômenos de perdas e ressurgências, onde o traçado subterrâneo é totalmente independente dos rios de superfície, sendo muitas vezes impossível evidenciar seus caminhamentos (Lepsch et al. 1990).

O PETAR conjuntamente com Parques Estaduais Jacupiranga, Carlos Botelho e Intervales, e a Estação Ecológica Xitué totalizam cerca de 270.000 ha de floresta praticamente contínua, configurando um dos maiores corredores de Mata Atlântica remanescente bem preservada. Esta região sofreu ainda pouca alteração antrópica, devido principalmente à grande dificuldade de ocupação frente às condições físico-climáticas que ali predominam: solos oligotróficos, relevo montanhoso dissecado, vales entalhados, declividades acentuadas e alta probabilidade de movimentos de massa, e clima hiperúmido que favorece o ataque de pragas.

GEOLOGIA, GEOMORFOLOGIA E SOLOS

O Vale do Ribeira é constituído essencialmente por rochas Proterozóicas e Arqueanas, com graus metamórficos variáveis. Do ponto de vista tectônico/estrutural é extremamente complexa, devido à superposição de eventos orogenéticos distensivos e compressivos (Campanhã 1991).

O PETAR pode ser caracterizado pelo predomínio dos complexos indiferenciados do grupo Açungui originados em eventos do Pré-cambriano Superior entre 570 e 1.000 milhões de anos. São constituídos basicamente por metasedimentos silítico-argilosos, anfibolitos, meta e epidiabásios, calcários epimetamórficos e quartzitos. O Grupo Açungui tem a forma de uma faixa alongada que se estende do Paraná ao Rio de Janeiro e Espírito Santo. O conjunto metapelítico composto por filitos, rochas carbonáticas e quartzíticas conferem ao relevo, solos e cobertura vegetal, condições distintas ainda pouco estudadas (Karmann, 1994; Chavéz 1996).

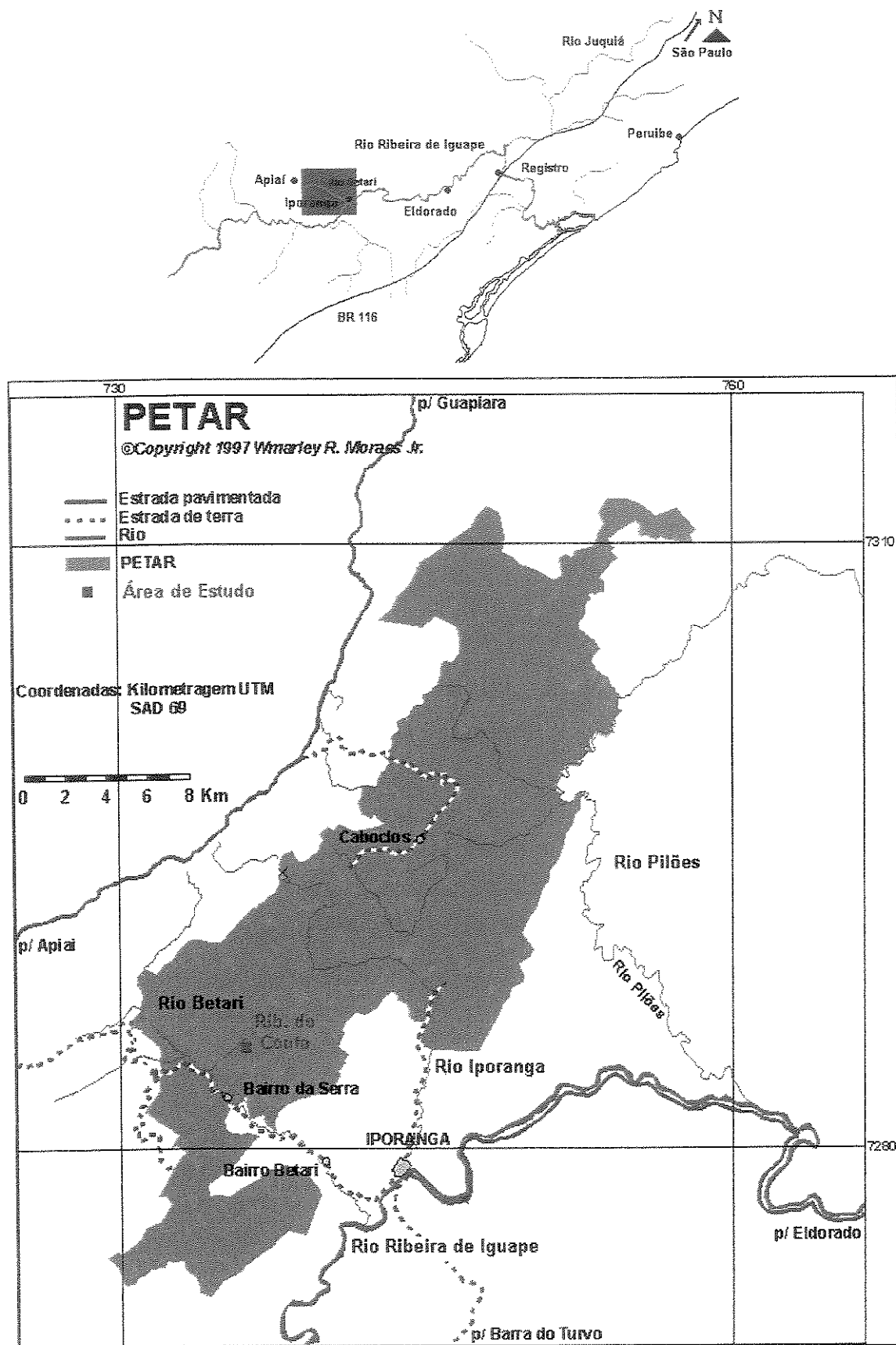


Figura 6 - Localização do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira e da área de estudo.

O rio Betari corta perpendicularmente lentes alternadas destas rochas, que correspondem a um conjunto litoestratigráfico formado por mármore dolomíticos e calcíticos, sobretudo em regiões de falhamentos, que ocupa uma área entre Apiaí, Guapiara e Pilar do Sul (IPT, 1981a). A Figura 7 apresenta a contextualização geológica regional da área estudada.

Do ponto de vista geomorfológico, segundo o mapa do Estado de São Paulo (IPT 1981b), a área de estudo situa-se na Província Costeira, zona da Serrania Costeira, subzona Serrania do Ribeira. O Parque se encontra quase totalmente em uma área de relevo montanhoso, em geral profundamente dissecado, com planaltos em relevos residuais cársticos e áreas de relevo ondulado sobre granitos intrusivos.

Segundo o novo mapa geomorfológico do Estado de São Paulo (Roos et al 1997), a área de estudo localiza-se na Unidade Morfoestrutural do Cinturão Orogênico do Atlântico, na Unidade Morfoescultural do Planalto do Ribeira, onde predominam morros altos com topos aguçados (700 a 900 m), declividades entre 20 a 30 %, classe de entalhamento dos vales de grau médio (40 a 80 m) e classe de dimensão interfluvial pequena (250 a 750 m). Ainda segundo os autores, a área de estudo encontra-se sob alto nível de fragilidade potencial (formas muito dissecadas; vales entalhados associados a vales pouco entalhados; alta densidade de drenagem), caracterizadas como áreas sujeitas a processos erosivos agressivos, com probabilidade de ocorrência de movimentos de massa e erosão linear com voçorocas. É interessante ressaltar que este compartimento é bastante similar nos seus principais aspectos geomorfológicos, apesar da sua maior interiorização (cerca de 100 km em linha reta perpendicular a linha de costa), à Unidade Morfoescultural denominada Escarpa/Serra do Mar e Morros litorâneos onde predominam escarpas e cristas com declividades muitas vezes maiores que 30%, e níveis de fragilidade que variam de alto a muito alto.

A Carta Geotécnica do Estado de São Paulo, Folha Itararé, indica que a área de estudo apresenta alta suscetibilidade a escorregamentos associada a alta suscetibilidade a afundamentos de terreno por processos cársticos.

Os grandes grupos de solos no Brasil são os latossolos e os podzólicos. O substrato litológico (que explica a diferenciação em cores por processos físicos e químicos), os grandes compartimentos do relevo (que representa a posição que o solo ocupa na paisagem), o clima, altimetria e declividade, diferenciam os subgrupos, evidenciando uma hierarquia entre os fatores de formação.

Para a região do Vale do Ribeira existem poucos trabalhos sobre reconhecimento de solos com detalhes, sendo os mais relevantes os levantamentos esc. 1:100.000 folhas topográficas de Registro, Juquiá, Pariquera-Açu, Iguape. Para o restante da região, existe apenas o trabalho de Lepch et al (1988) referente ao Levantamento de reconhecimento com Detalhes da Região do Ribeira de Iguape na escala 1:250.000 (não publicado).

Na bacia do rio Betari, o substrato geológico parece ser um dos fatores que mais influenciam os tipos de solos. A carta pedológica da bacia do rio Betari adaptada de Lepch et al. (1988), indica

que a tipologia do solo corresponde diretamente ao substrato geológico, sobretudo quando se considera os mármores diversos e mármores calcíticos (Formação Bairro da Serra, Formação Perau e Formação Mina de Fumas) e Filitos (Formação Betari Membro Superior). De modo geral, podem ser encontrados na área de pesquisa principalmente os Cambissolos Álicos associados a solo Litólicos Ácidos e Cambissolos Eutróficos associados a Brunizém Avermelhado e solo Litólico Eutrófico (figura 8).

Nas formações calcárias, há ocorrência de um enorme número de cavernas, fazendo da região a maior província espeleológica do País. Elas são componentes subterrâneos do relevo cárstico, isto é, onde a paisagem se caracteriza pelas grandes extensões de rocha calcária onde a drenagem predominante é subterrânea, com vales fechados e grandes depressões do terreno (drenagens segmentadas, insurgentes e subterrâneas).

A evolução do relevo cárstico significa geralmente o desenvolvimento de processos físicos (erosão) e químicos (corrosão), que tendem a arrasar toda a massa de rochas solúveis. PESSOA et al. (1988) e CHÁVEZ (1986) destacam que a ação desigual dos agentes erosivos nas lentes de calcário e de filito provocou nestes últimos uma fisiografia particular, resultando em vertentes extremamente inclinadas e retilíneas com vales em forma de 'V'. Na bacia do rio Betari, os compartimentos cársticos correspondem a 93.3 km², cerca de 43% da área total da bacia (Área total da Bacia = 217.03 Km²). Em relação à área do Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (35.712 ha), o substrato calcário representa cerca de 42% da área total (Nogueira 1997).

O USO DO SOLO E DECLIVIDADES NA BACIA DO RIO BETARI

As informações sobre a presença de populações humanas pré-coloniais na região do Alto Ribeira indicam a ocorrência de muitos sítios arqueológicos de diferentes sistemas de assentamentos e cronologias: sítios concheiros, ou sambaquis fluviais, principalmente na região de Itaoca cujas datações mais antigas remontam cerca de 10.000 anos antes do presente (Barreto, 1988); sítios líticos a céu aberto e em grutas e abrigos, indicando vestígios de uma tradição de caçadores-coletores presentes na região durante o período compreendido entre as ocupações associadas aos sítios concheiros e aos ceramistas; e sítios cerâmicos, datados em cerca de 2.000 anos antes do presente (De Blasis, 1988; Robrahn, 1988). Estes grupos humanos, em graus variáveis, sempre dependeram da pesca, caça e coleta generalizada, o que resultou na sistemática exploração dos recursos ambientais. Isto indica que as florestas da região do Alto Ribeira tem sofrido distúrbios desde então, ainda que de forma esparsa e com regimes de perturbações muito variáveis, tanto em termos de frequência quanto intensidade.

Bacia do rio Betari - Pedologia

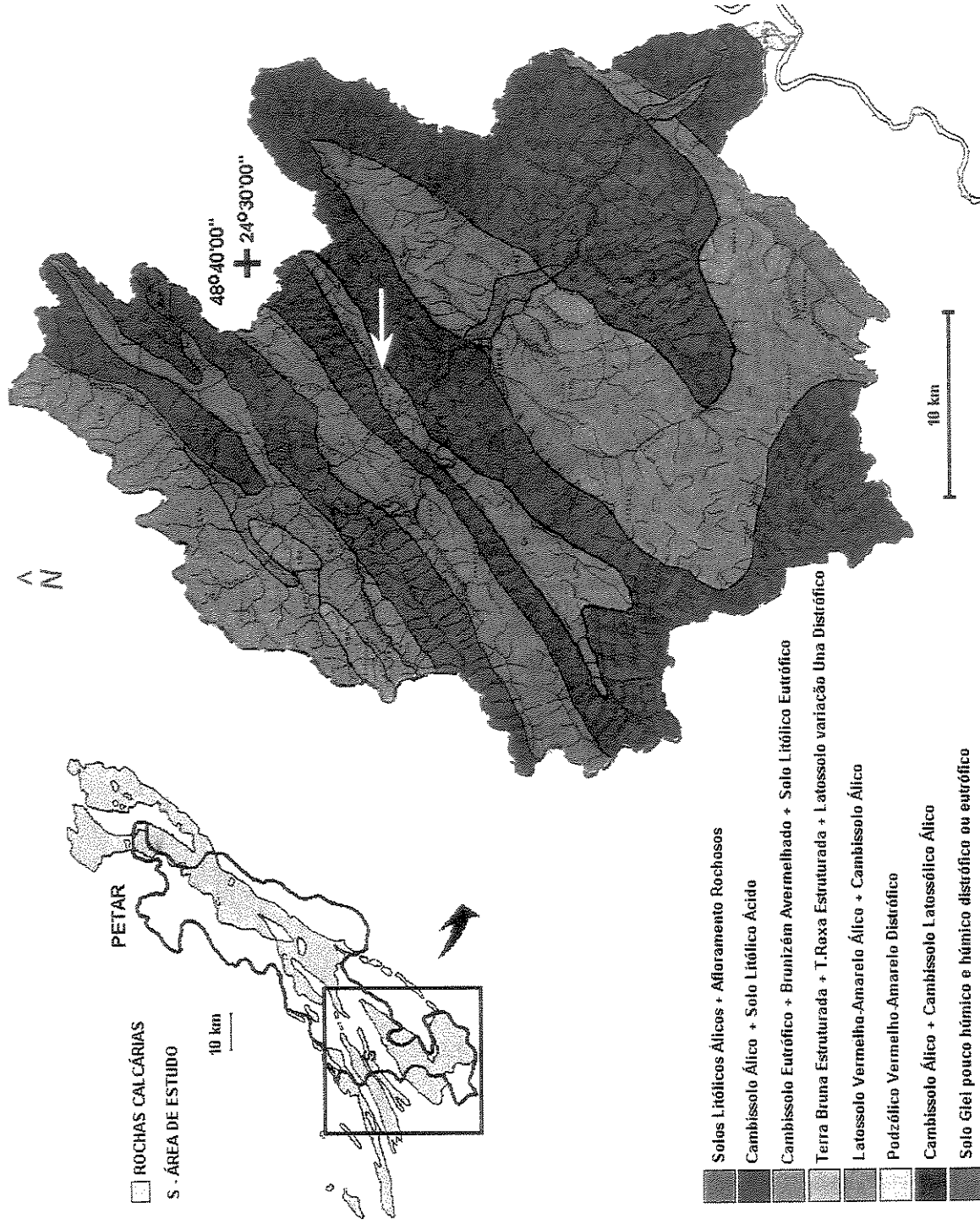


Figura 8 – Contexto pedológico da Bacia do Rio Betari e a localização da área de estudo (seta branca). A inserção ao alto indica a ocorrência do substrato calcário na região e os limites do PETAR. (Adaptado de Nogueira, 1996).

Os primeiros pontos de povoamento da época colonial, no Alto Ribeira organizaram-se no início do século XVIII, com o surgimento das "Bandeiras" e desbravadores a procura de ouro. Com a descoberta deste, estabeleceram-se os primeiros povoados e arraiais. Com o desaparecimento do garimpo houve a evasão de uma parte da população, dando-se a fixação de outra através da agricultura de subsistência. Na década de 1920 foram instaladas algumas minerações de chumbo (Furnas, Lageado, etc.), impulsionando a economia local. Por volta de 1960, como resultado de pressão legal e ambiental, a mineração na região entrou em decadência, como exemplificado pela falência da Mineração Furnas, que teve seu auge na exploração de chumbo, ouro e prata nos anos 1955/56. Em 1958 foi criado o PETAR, que entretanto passa apenas a ser efetivamente implantado como Unidade de Conservação após 1980.

Nogueira (1997) analisando o histórico do uso do solo na Bacia do rio Betari entre os períodos de 1962 e 1990 através da utilização de fotografias aéreas e imagens orbitais LANDSAT TM5 (tabela 2), chega às seguintes conclusões: a bacia apresenta área antrópica historicamente consolidada a partir de 1981, sugerindo que a implantação efetiva da Unidade de Conservação conteve o avanço da substituição de áreas florestadas; o período de maior substituição da floresta ocorreu antes de 1960, provavelmente decorrente da atividade mineradora, uso de lenha e carvoaria.

CATEGORIAS	% Cobertura do solo da Bacia (km ²)			
	1962	1973	1981	1990
Mata Íntegra (Estágio Avançado de Regeneração)	47.6(103.3)	42.4 (92.1)	32.0 (69.6)	31.8 (69.0)
Mata Alterada (Estágio Médio de Regeneração)	15.1 (32.8)	19.3 (41.8)	27.8 (60.2)	25.2 (54.8)
Mata Degradada + cobertura Arbustiva + Campo Antrópico	37.4 (81.1)	38.5 (83.7)	40.7 (88.3)	43.0 (93.3)

Tabela 2 – Evolução do Uso do Solo na Bacia do rio Betari entre 1962 e 1990 (Nogueira, 1997).

Quanto às declividades, na bacia hidrográfica do rio Betari, a ocupação antrópica ocorre principalmente em encostas com no máximo 40% de declividade. Nos terraços fluviais, as declividades não ultrapassam 5%, como por exemplo na planície fluvial do Betari onde se localiza o Bairro da Serra, configurando áreas restritas que já possuem ocupação consolidada há muitas décadas. Nas encostas dos Morros Residuais, a ocupação também é intensa. Ao norte da bacia, ocorrem ocupação moderada nos Morrotes Cársticos cuja declividades variam de 10% a 40%.

Nogueira (1997) realizou um cruzamento da carta de declividade e a carta geológica, indicando que as declividades abaixo de 12% associam-se à estrutura litológica calcária, principalmente nas áreas de abatimento, caracterísitca desta formação. Em outras litologias (filitos e granitos), a predominância é de declividades superiores a 20%. Entretanto, na bacia há a predominância das classes de declividades mais acentuadas, como mostra a tabela 3.

classes de declividade (%)	área aproximada na bacia (km ²)	ocorrência na bacia (%)
0 – 6	6.5	3
0 – 12	15.2	7
12 – 20	17.4	8
20 – 30	21.7	10
30 – 40	37.0	17
> 40	119.4	55

Tabela 3 – Distribuição das classes de declividade na Bacia do rio Betari, Iporanga/Apiá. (Adaptado de Nogueira 1997)

CLIMA

Não existem registros meteorológicos completos para a região, incluindo a área do PETAR, estando apenas disponível os dados de precipitação do Departamento de Águas e Energia Elétrica. Lepsch et al. (1988) estimaram as temperaturas médias mensais indiretamente, a partir de regressão múltipla, em função da altitude, latitude e longitude. Estes dados foram utilizados para a confecção dos balanços hídricos dos postos pluviométricos mais próximos à área de estudo (figura 9).

O clima regional pode ser classificado no sistema de Köepen como Af - Clima Tropical super-úmido sem estação seca, de ocorrência nas áreas mais próximas do litoral, correspondentes ao Baixo Ribeira, incluindo as cidades de Registro e Iporanga. O total de chuvas do mês mais seco é superior a 60 mm; a temperatura média do mês mais quente está acima de 22°C, e a do mais frio acima de 18°C. Gutjhar (1993) analisando a compartimentação climática da Bacia do Rio Ribeira de Iguape, classificou a área de estudo como: clima tropical hiper-úmido sem período seco, com precipitação média anual em torno de 1800 mm bem distribuída ao longo do ano (verão 34% e inverno 17% do total anual de precipitação) e temperatura média anual entre 17 – 19°C (max. 23 °C; min. 14°C).

IDENTIFICAÇÃO DAS ÁREAS DE AMOSTRAGEM e LEVANTAMENTO FITOSSOCIOLÓGICO

A escolha da área de estudo foi realizada com base em entrevistas com moradores locais, no monitoramento de fotos aéreas dos anos de 1962, 1973 e 1981 e imagens orbitais de 1990 (imagem LANDSAT TM 5) e posterior visita ao campo. As áreas de levantamento selecionadas encontram-se contíguas na mesma vertente com exposição norte em altitude 500 – 600 m acima do nível do mar, e foram classificadas quanto ao tempo de abandono após cultivo em agricultura de sobrevivência em 15, 25 e mais de 36 anos de sucessão. As fotografias aéreas apresentadas a seguir ilustram a

identificação das idades dos fragmentos em sucessão após abandono de campo cultivado. A figura 10 apresenta a série histórica das fotos aéreas entre 1962 e 1997.

A metodologia de amostragem seguiu o método de parcelas 10x10m dispostas de maneira contígua, formatando um transecto de 50x20m, e portanto de área de levantamento de 0.1 ha em cada fase de sucessão. O critério de inclusão escolhido foi maior ou igual a 15 cm de perímetro ao nível do peito (PAP $\geq$ 15cm a 1,30 m do solo, equivalendo a cerca de 5 cm diâmetro). Foram coletados material vegetativo e/ou reprodutivo dos indivíduos amostrados, para a incorporação aos herbários do Instituto de Botânica e UNICAMP. A identificação do material foi realizada através de consulta a bibliografia, comparação com material de herbários e, quando necessário, consultas a especialistas. Os indivíduos amostrados foram plaqueados, medidos quanto a altura e PAP e plotados num plano cartesiano (X,Y). Os parâmetros fitossociológicos analisados foram: densidade, dominância absoluta e relativa.

Os critérios utilizados para a classificação de importância das espécies e famílias foram definidos através da Dominância Relativa (DoRi), Densidade Relativa (DRi) e Índice de Valor de Cobertura (IVCi):

$$DoRi = (ABi / \sum ABn) \times 100$$

$$DRi = (Ni / Nn) \times 100$$

$$IVCi = DoRi + DRi$$

onde: ABi – área basal da espécie ou família

ABn – área basal total

Ni – número de indivíduos da espécie

Nn – número total de indivíduos

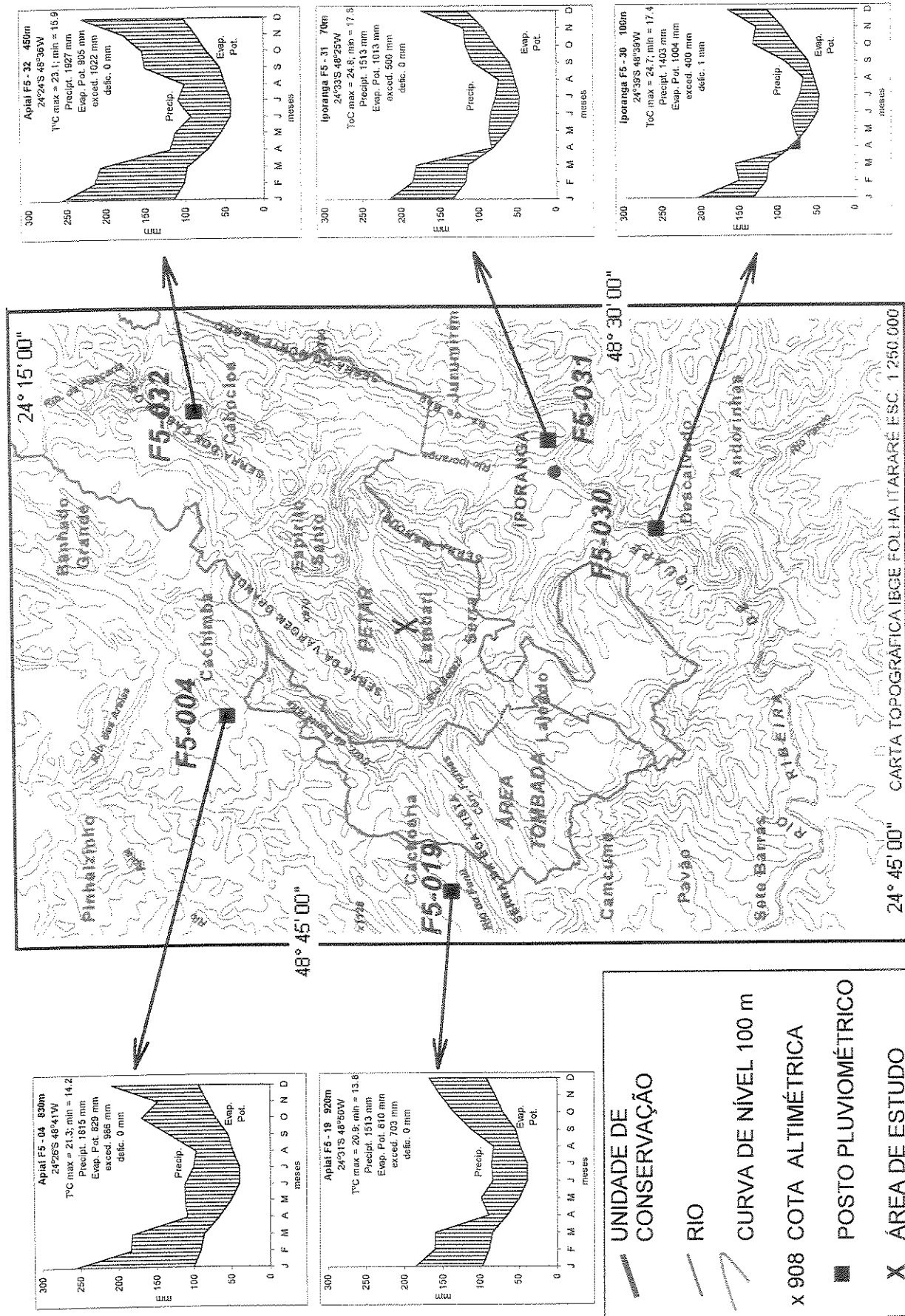


Figura 9 - Localização dos Postos Meteorológicos e da Área de Estudo, e os balanços hídricos de cada posto, calculado segundo Thornthwaite et al. 1955. Fonte DAEE.

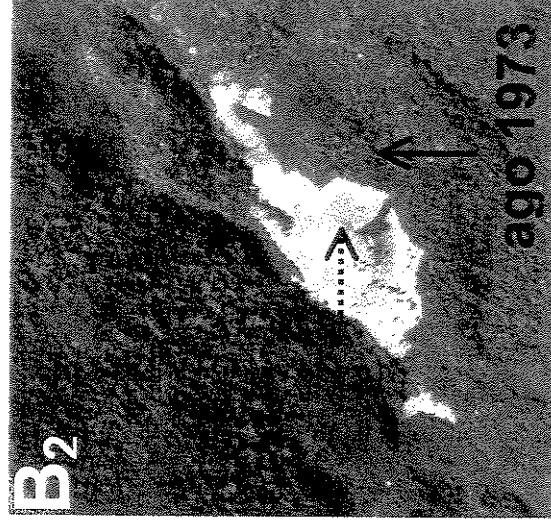
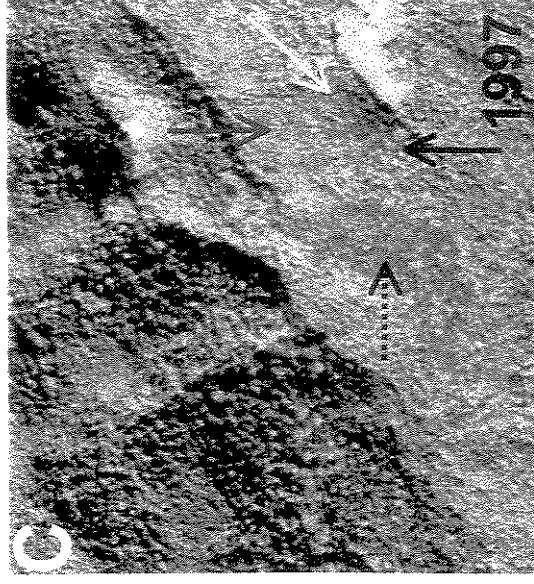
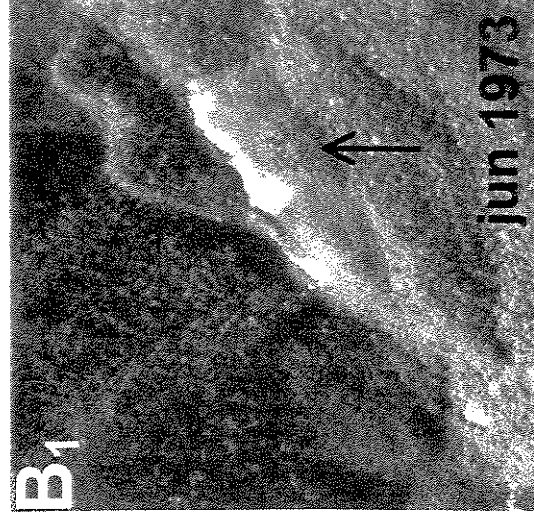
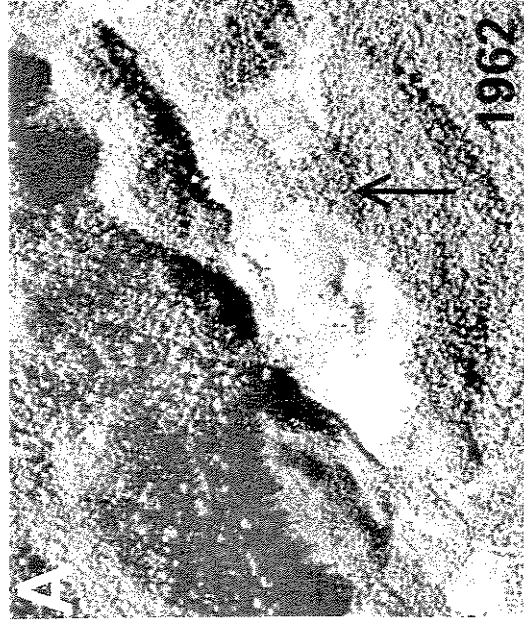


Figura 10 –Série histórica de fotografia aérea evidenciando a evolução da cobertura vegetal na área de estudo. A – areofoto de 1962 indicando a área florestada que permanece ao longo da série histórica sem sofrer corte (seta preta). B₁ e B₂ – aerofotos de 1973 destacam o corte raso da vegetação na área de estudo, indicando também o fragmento florestal não cortado (seta preta) e uma área cujo processo de regeneração levará a recomposição da floresta (seta pontilhada em B₂). C – aerofoto de 1997 indicando os estágios sucessionais estudados: seta vermelha – fase I; seta amarela – fase II; e seta preta – fase III. A seta pontilhada indica área de regeneração da floresta dominada por *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae), assim como na área da fase II, definindo em 25 anos a idade deste processo (em 1998). É possível perceber nestas áreas a predominância de tonalidade diferenciada, indicando a ocorrência do pau-jacaré.

5. BIBLIOGRAFIA

- Aidar MPM (1992) Ecologia do Araribá (*Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. FABACEAE) e o ecótono mata ciliar na bacia do rio Jacaré-Pepira, São Paulo. Dissertação de Mestrado. Insituto de Biologia UNICAMP. 196p.
- Castellani TT (1986) Sucessão secundária inicial em mata tropical semidecídua, após perturbação por fogo. Dissertação de Mestrado. Insituto de Biologia UNICAMP. 180p.
- Costa (1992) Estrutura e dinâmica de trecho de mata mesófila semidecídua na estação ecológica de Ibicatu, Piracicaba, São Paulo. Dissertação de Mestrado. Insituto de Biologia UNICAMP. 180p.
- Anderson JM & Spencer T. (1991) Carbon, nutrient and water balances of tropical rain forest ecosystems subject to disturbance. MAB Digest 7, UNESCO, Paris, 95p.
- Attiwill P.M. & Adams M.A. 1993. Tansley Review No. 50. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124: 561-582.
- Barreto, C.N.G.B. - 1988. A ocupação pré-colonial do Vale do Ribeira de Iguape, SP: os sítios conheiros do médio curso. Dissertação (Mestrado) MAE/USP.
- Barros F, Melo MMRF, Chiea SAC, Kirizawa M, Wanderley MGL & Jung-Mendaçolli SL (1991) Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso vol.1*, Insituto de Botânica, São Paulo. 184p.
- Brieger FG (1969) Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 197-217
- Brokaw NVL (1985a) Gap-phase regeneration in tropical forest. *Ecology* 66(3) - 682-687
- Brokaw NVL (1985b) Treefalls regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett STA & White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* pp. 53-69.
- Budowski G (1965) Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42
- Câmara IG (1991) Plano de ação para a Mata Atlântica. *SOS Mata Atlântica*. São Paulo. 152p.
- Campanhã GAC (1991) Tectônica Proterozóica no Alto e Médio Vale do Rio Ribeira - Estados de São Paulo e Paraná. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. São Paulo. 296 p.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N., 1996 - Photosynthetic responses of tropical forest plants of contrasting light environments. In Mulkey SS, Chazdon RL & Smith AP. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hill. pp. 5-55.
- Chalot M, Stewart GR, Brun A, Martin F. & Botton B. (1991) Ammonium assimilation in spruce-*Hebeloma* sp. ectomycorrhizas. *New Phytologist* 119:541-550.
- Chapin III, F.S. (1995). New cog in the nitrogen cycle. *Nature* 377, 199-200.

- Chavéz MSP (1986) Delimitación de unidades de relieve y uso del suelo en el Parque estatal del Alto Ribeira con imágenes TM. Anais Simpósio Latino-Americano de Sensoriamento Remoto, Gramado, RS.
- De Blasis, P.A.D. - 1988. A ocupação pré-colonial do Vale do Ribeira de Iguape, SP: os sítios líticos do médio curso. Dissertação (Mestrado) MAE/USP.
- DRPE/IF (1992) Plano de ação emergencial - Implantação e manejo de unidades de conservação. 102p.
- Gandolfi S (1991) Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP. Dissertação (Mestrado) UNICAMP, Campinas. 232p.
- Gandolfi S, Leitão Filho HF & Bezerra CLF (1995) Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos. Revista Brasileira de Biologia 55(4):753-767
- Gandolfi S (2000) História Natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no Município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado. Instituto de Biologia UNICAMP. 520p.
- Gentry AH (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden 75(1):1-34.
- Gutjahr MR (1993) Critérios relacionados à compartimentação climática de Bacias Hidrográficas: A Bacia do Rio Ribeira de Iguape. Dissertação de Mestrado. FFLCCH. USP. São Paulo.
- IBGE (1992) Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Manuais Técnicos em Geociências v1. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. 92p.
- IPT (1981a) Mapa geológico do estado de São Paulo - escala 1:500.000. São Paulo. Pró-Minério 2.
- IPT (1981b) Mapa geomorfológico do estado de São Paulo - escala 1:1.000.000 Pró-Minério 2.
- Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, Mcgrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira A A, Pott A, Rodal MJN & Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. Ciência e Cultura 51(5/6):331-348
- Karmann I. (1994) Evolução e Dinâmica Atual do Sistema Cárstico do Alto Vale do Ribeira de Iguape, Sudeste do Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências. 228 p.
- Kielland K (1994) Amino acids absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. Ecology 75:2373-2383
- Lepsch IF, Saraiva, IR, Donzelli PL, Marinho MA, Sakai E, Guilhaumon JR, Pfeifer RM, Mattos IFA, Andrade WJ & Silva CEF. (1990) Macrozoneamento das Terras da Região do Rio Ribeira de Iguape, SP. Boletim Científico. Instituto Agrônomo de Campinas, n° 19. 181p.
- Lepsh IF, Sakai E; Prado H & Rizzo LTB (1988) Levantamento de reconhecimento com detalhes dos solos da região do rio Ribeira de Iguape no estado de São Paulo. Informe IAC, Campinas.

- Loefgren A (1898) Ensaio para uma distribuição dos vegetaes nos diversos grupos florísticos no estado de São Paulo. Boletim 11. Comissão Geographica e Geológica de São Paulo, São Paulo.
- Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press London 889p.
- Mantovani W & Silva SM (1999) Flora. Relatório Técnico Workshop "Floresta Atlântica e Campos Sulinos". Consórcio Conservation International/Fund. SOS Mata Atlântica/Fund. Biodiversitas/IPÊ /SMA-SP/IEF-MG. Atibaia, SP, 10 a 14 agosto. http://www.bdt.org.br/workshop/mata.atlantica/BR/rp_flora
- Martinelli LA, Piccolo MC, Townsend AR, Vitousek PM, Cuevas E, McDowell IW, Robertson GP, Santos OC, Trêseder K. (1999) Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46 (1) : 45-65
- Martius CFP von (1824) *Tabulae geographicae Brasiliæ et terrarum adjacentium*. Tabula geographica quinque: provincias florae Brasiliensis illustrans. In Martius CFP von. *Flora brasiliensis*. vol 1, Fase 21, 1849/1906. Monachii et Lipsiæ.. Munich
- Mori SA, Boom BM, Carvalho AM & Santos TS (1983) Southern Bahian moist forests. *Botanical Review* 49(2): 155-232.
- Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The environmentalist* 8:187-208.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, Giesler R, Höglberg M & Höglberg P. (1998). Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914-916.
- Nilsson LO, Hüttel RF, Johansson UT & Jochheim H (1995) Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems – present status and future research directions. *Plant and Soil* 168-169:5-13.
- Nogueira SM (1997) Evolução do uso e ocupação da terra na bacia hidrográfica do rio Betari, Vale do Ribeira – SP. Trabalho de Graduação Individual. Departamento de Geografia USP. SP. 200p
- Nordin A. (1998) Physiological Ecology of nitrogen utilisation by forest plants. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvestria* 76:1-46.
- Oldeman RAA & Van Dijk J (1991) Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: Gomes-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (Ed.). *Rain forest regeneration and management*. Man and Biosphere series. v 6 UNESCO/The Parthenon Publish. Group. p.21-66.
- Oldeman RAA (1983) Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (Ed.). *Tropical rainforest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publ. p.139-150
- Oldeman RAA (1986) Forest ecology for silvicultural design. Parts 1, 2, 3. Dept. Silviculture and Forest Ecology. Wageningen Agricultural University. 640p.

- Oldeman RAA (1987) Tropical forest: the ecosystems. In: Bensekom, C.F. Van.; Goor, C.P. Van. & Schimdt,P. (Ed.). Wise utilization of tropical rain forest lands. Tropenbos Scientific Series 1. The Tropenbos Programme. cap.2.
- Oldeman RAA (1989) Dynamics in tropical rain forests. In: Holm-Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C. & Balslev (Ed.). Tropical Forests. Botanical, dynamics, speciation and diversity. Academic Press. London. 380p.
- Oldeman RAA (1990) Forests: Elements of Silvology. Speinger-Verlag. Berlin. 624p.
- Oliveira Filho AT & Fontes MAL (1999) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. Biotopica - In press.
- Pate J.S. 1983. Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. pp. 225-256. In: Nitrogen as an Ecological Factor (Lee J.A., McNeil S. & Rorison I.H., eds.). Blackwell, Oxford.
- Pessoa B, Fonseca FP, Lombardo MA, Gonzaga MCM & Marinho MA. (1988) Estudos preliminares das potencialidades e aplicabilidades dos sensores a nível orbital e de aeronave no Vale do rio Betari - PETAR. Monografia da Disciplina "Sensoriamento remoto" Graduação Geografia USP. 14p.
- Raab, T.K., Lipson, D.A., and Monson, R.K. (1996). Non-mycorrhizal uptake of amino acids by roots of the alpine sedge *Kobresia myosuroides*: implications for the alpine nitrogen cycle. *Oecologia* 108, 488-494.
- Raven JA, Smith SE, Smith FA. (1978) Ammonium assimilation and the role of mycorrhizae in climax communities in Scotland. *Transactions of the Botanical Society, Edinburg* 43:27-35.
- Reich PB, Ellsworth DS & Uhl C. (1995) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*. 1995 9 (1) 65-76.
- Richards PN (1952) The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge Univ. Press. Cambridge 450p.
- Robrahn, E.M. - 1988. A ocupação pré-colonial do Vale do Ribeira de Iguape, SP: os grupos ceramistas do médio curso. Dissertação (Mestrado) MAE/USP.
- Ross JLS & Moroz IC (1997) Mapa Geomorfológico do Estado de São Paulo. Escala 1:500.000. 2 Vol. Depto. Geografia USP/IPT/FAPESP. São Paulo. 60p. Mapas.
- Schmidt S & Stewart GR (1997). Waterlogging and fire impact on nitrogen availability and utilization in a subtropical wet heathland (wallum). *Plant, Cell and Environment* 20, 1231-1241.
- Schmidt S & Stewart GR (1999) Glycine metabolism by plant roots and its occurrence in Australian plant communities. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 253-264.

- Shepherd GJ (1998) Estudo da diversidade de espécies de spermatophyta (fanerógamas) do Estado de São Paulo: In Fungos macroscópicos e plantas. Biodiversidade do Estado de São Paulo vol 2. Biota/Fapesp. p.51-61
- Siqueira MF (1994) Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Dissertação mestrado IB. UNICAMP. Campinas.
- Smith SE, Smith FA (1990) Structure and function of the interface in biotrophic symbiosis as they relate to nutrient transport *New Phytologist* 114:1-38.
- SOS MATA ATLÂNTICA (1998) Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio Mata Atlântica no período 1990-1995. Fund. SOS Mata Atlântica/INPE.
- Spurr SH & Barnes BV (1980) *Forest Ecology*. 3rd Edition. John Wiley & Sons. 687p.
- Stewart G.R. 1991. The comparative ecology of plant nitrogen metabolism. pp. 91-97. In: *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment* (Porter J.R. & Lawlor D.W., eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Stewart GR, Hegarty EE & Specht RL (1988) Inorganic nitrogen assimilation in plants of Australian rainforest communities. *Physiologia Plantarum* 74, 26-33.
- Stewart GR, Joly CA & Smirnoff N. (1992) Partitioning of inorganic nitrogen assimilation between the roots and shoots of cerrado and forest trees of contrasting plant communities of South East Brasil. *Oecologia* 91:511-517.
- Stewart GR, Pate JS & Unkovich M (1993) Characteristics of inorganic nitrogen assimilation of plants in fire-prone Mediterranean type vegetation. *Plant, Cell and Environment* 16:351-363.
- Strauss-DeBenedetti S. & Bazzaz FA (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey SS, Chazdon RL & Smith AP(eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, NY. pp. 162-186.
- Swaine MD & Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Thornthwaite CW & Mather JR (1955) The balance water. Cerrerton, N.J. Laboratory of climatology 104p. publications in climatology vol (81).
- Turnbull M.H., Goodall R. & Stewart G.R. 1995. The impact of mycorrhizal colonization upon nitrogen source utilization and metabolism in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill. ex. Maiden and *Eucalyptus maculata* Hook. *Plant, Cell and Environment* 18, 1386-1394.
- Uhl C (1987) Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407
- Uhl C, Nepstad D, Buschbacher R, Clark K, Kaufman B & Subler S (1990) Studies of ecosystem response to natural and anthropogenic disturbances provide guidelines for designing sustainable

- land-use system in amazonia. In: Anderson AB (ed.) Alternatives to deforestation. Steps towards sustainable use of amazon rain forest. p. 24-42
- Veloso HP, Rangel Filho ALR & Lima JCA (1991) Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. MEFP/IBGE/DRNEA, RJ. 123p.
- Vitor, M.A.M. - 1975. A devastação florestal. Sociedade Brasileira de Silvicultura. São Paulo.
- Vitousek PM & Sanford RL (1986) Nutrient Cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7(3): 737- 750
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22
- Whitmore TC (1984) Tropical rain forests of the far west. Clarendon Press 2nd ed. Oxford. 282p.
- Whitmore TC (1991) Tropical rain forest dynamics and its implication for management. In Gómez-Pompa A, Whitmore TC & Hadley M (eds) Rain forest regeneration and management. MAB Series vol. 6, UNESCO, Paris, p.67-90.
- Whitmore TC (1996) A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M. D. (ed.) Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Man and Biosphere series vol. 17. UNESCO/Parthenon, Paris. pp. 3-39.

Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees.

I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil.

Marcos P.M. Aidar^{1*}

João R.L. Godoy²

Janine Bergmann

Rosilene Carrenho³

Susanne Schmidt⁴

George R. Stewart⁵

Carlos A. Joly⁶

¹ Plant Physiology and Biochemistry Section – Institute of Botany, São Paulo, Brazil; * Author for correspondence - PB 4005, SP, 01061-970, Brazil; maidar@uol.com.br; fax 5511 8665763

² Department of Ecology, Bioscience Institute, University of São Paulo, Brazil

³ Mycology Section – Botanical Institute, São Paulo, Brazil

⁴ Botany Department – The University of Queensland, Australia

⁵ Faculty of Science, The University of Western Australia

⁶ Department of Botany – State University of Campinas, Brazil

ABSTRACT

The pattern of forest succession after abandonment of slash-and-burn agriculture over calcareous soils in Brazilian Atlantic Forest was assessed. This is one of the world's most threatened Biome, with only 8% remaining. The study site is located over calcareous soil inside High Ribeira Turisitic State Park (PETAR), southeast Brazil. The results show a new successional pattern dominated by species of Leguminosae, especially *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae). This species displace in the study site (calcareous soils) the most usual dominant tree species occurring in early succession over acidic soil: *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae), which is the most common situation in this Biome. Mycorrhiza colonization decreased through the succession in dry season, and decreased at early successional phase during wet season. These results are very important for better understanding of Neotropical forest biodiversity and characterize a unique genetic bank in this high-endangered Biome. They are also decisive to support actions regarding rehabilitation of degraded lands and a potential tool for Neotropical forest sustainable management, both inside and around the conservation unit.

Key words: Secondary Succession; Brazilian Atlantic Forest; tropical calcareous soil; shifting cultivation; Arbuscular Vesicular Mycorrhiza; *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae).

RESUMO

Foi levantado o padrão da sucessão florestal após abandono de campo cultivado em agricultura de subsistência sobre solos calcários na Mata Atlântica Brasileira. Este é um dos biomas mais ameaçados do mundo, que apresenta apenas 8 % de remanescentes. A área de estudo está localizada sobre solo calcário no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, sudeste do Brasil. Os resultados mostram padrão de sucessão dominado por Leguminosae, especialmente *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae). Esta espécie substitui na área de estudo, a espécie arbórea dominante em início de sucessão sobre solos ácidos: *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae), sendo esta a situação mais comum neste bioma. Também foi caracterizado um padrão decrescente na ocorrência de micorriza ao longo da evolução do processo sucessão estudado. Estes resultados são muito importantes para um melhor conhecimento da biodiversidade da floresta neo-tropical e caracteriza um banco genético único neste bioma altamente ameaçado. São também decisivos no suporte de ações de reabilitação de áreas degradadas e um instrumento potencial para manejo auto-sustentado da floresta neotropical, tanto dentro dos limites da unidade de conservação, quanto em suas áreas de entorno.

INTRODUCTION

The Brazilian Atlantic Forest is considered today one of the three most threatened ecosystems on Earth. Once covering more than a million square kilometers, extending from Recife southward through Rio de Janeiro to Florianopolis and westward to Rio Grande, today the forest is reduced to less than 8 % of the original cover (SOS Mata Atlântica 1998), distributed mostly in mountainous regions. It is recognized by the international scientific community as a megadiverse ecosystem and considered by The Conservation International as one of world's biodiversity hot spots (Myers 1988; Myers et al. 2000). The main threats to this biome come from coastal development, uncontrolled logging, agriculture, cattle, mining and charcoal production. São Paulo State, southeastern Brazil (figure 1) had more than 82% of its area covered by forest. Today, the remnants are around 7% of its original distribution (SOS Mata Atlântica 1998), occurring mainly in the mountainous region near the shore (84% of the remnant forests in 8% of the state's area).

The Atlantic Forest Domain comprises a complex of ecosystems formed by the following formations: Dense Ombrophylous Forest, Mixed Ombrophylous Forest (*Araucaria* forest); Seasonal Deciduous and Semi-deciduous Forests; Mangroves and Restingas (lowland sandy formation) (Câmara 1991; IBGE 1992). The endemism index is 54% for tree, 38% for non-tree and 77% for epiphytic species. It is the richest forest for Orchidaceae and is considered the most ancient diversity center for South America (Brieger 1969). Mori et al. (1983) suggested that the Myrtaceae is the most important family in the Atlantic Forest, and Siquiera (1994) indicated that Lauraceae is the family with widest distribution. A checklist made at Ilha do Cardoso, southeastern São Paulo, produced 986

species in 134 families, with 118 Orchidaceae, 72 Myrtaceae, 63 Leguminosae, 57 Gramineae, 50 Rubiaceae, 43 Compositae and 41 Bromeliaceae (Barros et al. 1991).

The first classification of Brazilian Atlantic vegetation was realized by Loefgren (1898) adapting Martius's classification system of 1824 (Joly et al. 1999). Research carried out between 1945 and 1970 emphasized mainly the floristic aspect (Shepherd 1998). Recently, many studies have looked at successional dynamics and ecological function (Gandolfi 2000), and despite differences in methodology and land use history between sites, they conform a data set which allow some generalizations about the succession which takes place in Dense Ombrophyllus Atlantic Forest: increasing richness of trees and shrubs species, in canopy and understorey; increasing structural complexity and tree size; decreasing dominance of shade intolerant species; Melastomataceae family decreasing in importance, specially the genus *Tibouchina*, and substitution of anemocoric species by zoocoric ones.

Tropical Forest is a heterogeneous structural and floristic mosaic as consequence of natural regeneration occurring in patches differing in age, size and species composition (Watt 1947; Richards 1952; Whitmore 1984; Brokaw 1985a,b; Swaine et al. 1988; Strauss-Debenedetti et al. 1996). Gap-phase dynamics is the fundamental basis for studying the forest growth cycle (Whitmore 1991), and it is the beginning of the regenerative cycle. Disturbance created by gaps that alter environmental conditions and trigger a construction phase characterized by species colonization and growth following a continuum of ecophysiological response that induce cicatrization (Brokaw 1985a). The final stage is the mature phase, where a new gap may restart the growth cycle (Whitmore 1984).

The forest disturbance by treefall gaps is essential for the regeneration of many vegetation types, and the degree of canopy opening influences their species composition. The gap and regrowth cycle connects three kinds of structure inherent to the forest. The physiognomic structure reflects the mix of different phases in the forest mosaic, and the flux of phases is driven by the cycle of gaps. The population structure is influenced by niche differentiation regarding gap size and species colonization; and the community structure can depend on the size and frequency of gaps, in terms of relative abundance of regeneration types and species diversity (Brokaw 1985b).

The essential characteristic of shifting cultivation is that an area of forest is cut, burned and used to grow subsistence crops for several years without tilling the soil (called "roça" in Brazil). While the site is being actively farmed, it must be weeded to prevent second-growth vegetation. This practice diminishes on-site mechanisms of regeneration, and in abandoned areas, the principal way for woody species to reestablish is by seed dispersal. Because slash-and-burn clearings are small (usually less than 1 ha), seed dispersal distances are short. During recovery phase, ecosystem function does not appear to be severely disrupted, and in this way, the abandoned "roças" are similar in behaving like big gaps (Uhl 1987; Uhl et al. 1990).

The main objective of this study was the characterization of forest successional communities over calcareous soils after slash-and-burn agriculture, providing a background to: study of forest architectural growth and characterization of species regeneration strategies (Aidar et al. in prep. 2000a); study of ecophysiology of nitrogen use strategies by tree species and the relations with successional status, and contribution to the knowledge about Atlantic Forest biodiversity and regeneration (Aidar et al. in prep. 2000b), aimed at the development of a forest recovery model to support rehabilitation and management actions.

MATERIAL and METHODS

Study Site

The study area is located in São Paulo State, southeastern of Brazil, at the Ribeira de Iguape Watershed, inside of High Ribeira State Park – PETAR – 24°31'43" S e 48°41'09" W, approximately 380 km southwest from São Paulo City, the biggest metropolitan area in South America (figure 1). This protected area (35.712 ha) together with other State Parks comprise more than 270.000 ha of continuous Atlantic Forest in Conservation Units. This area was inscribed in December 1999 in the category of Natural Site on the World Heritage List (<http://www.unesco.org/whc>). Regional climate is tropical hyperhumid without a dry period with mean annual precipitation around 1.800 mm, well distributed through the year (34% summer and 17% winter of total annual precipitation) and mean annual temperature between 17 – 19°C (max. 23 °C; min. 14°C) (Gutjahr 1993). Geologically it has a pre-Cambrian basement with many metamorphic degrees, mainly metasediments silicic-argillaceous and epimetamorphic calcareous. Relief is very mountainous with karstic plateaus and intrusive granites. The study site is located at 500-600 m above sea level over calcareous substrate, which comprises around 40% of the park area (figure 1), classified as Cambisols associated with Chernozems (Camargo et al. 1986; FAO-ISRIC-ISSS 1998).

The regional economic profile is based on small farm agriculture and natural product extraction (palm heart and timber). Although illegal, more than 80 families are living inside the park, which brings them in to huge social conflict with forest conservation. In the last decade, tourism has been improving as a consequence of the more than 200 caves that have been found in the region. A study carried out on land use history of Betari Watershed (217 km²), comprising 42% of the park's area, showed an increase of land degradation between 1962 and 1990: undisturbed forest cover from 48% to 32%; disturbed forest cover from 15% to 25%; degraded and crop land cover from 37% to 43% (Nogueira 1997)

Forest survey

The study site was chosen through field observations, analysis of aerial photos from 1962, 1973 and 1981, and LANDSAT TM 5 orbital image of 1990. Scales varied between 1:25.000 and 1:50.000. Interviews with the farmer who abandoned the former crop areas were also done.

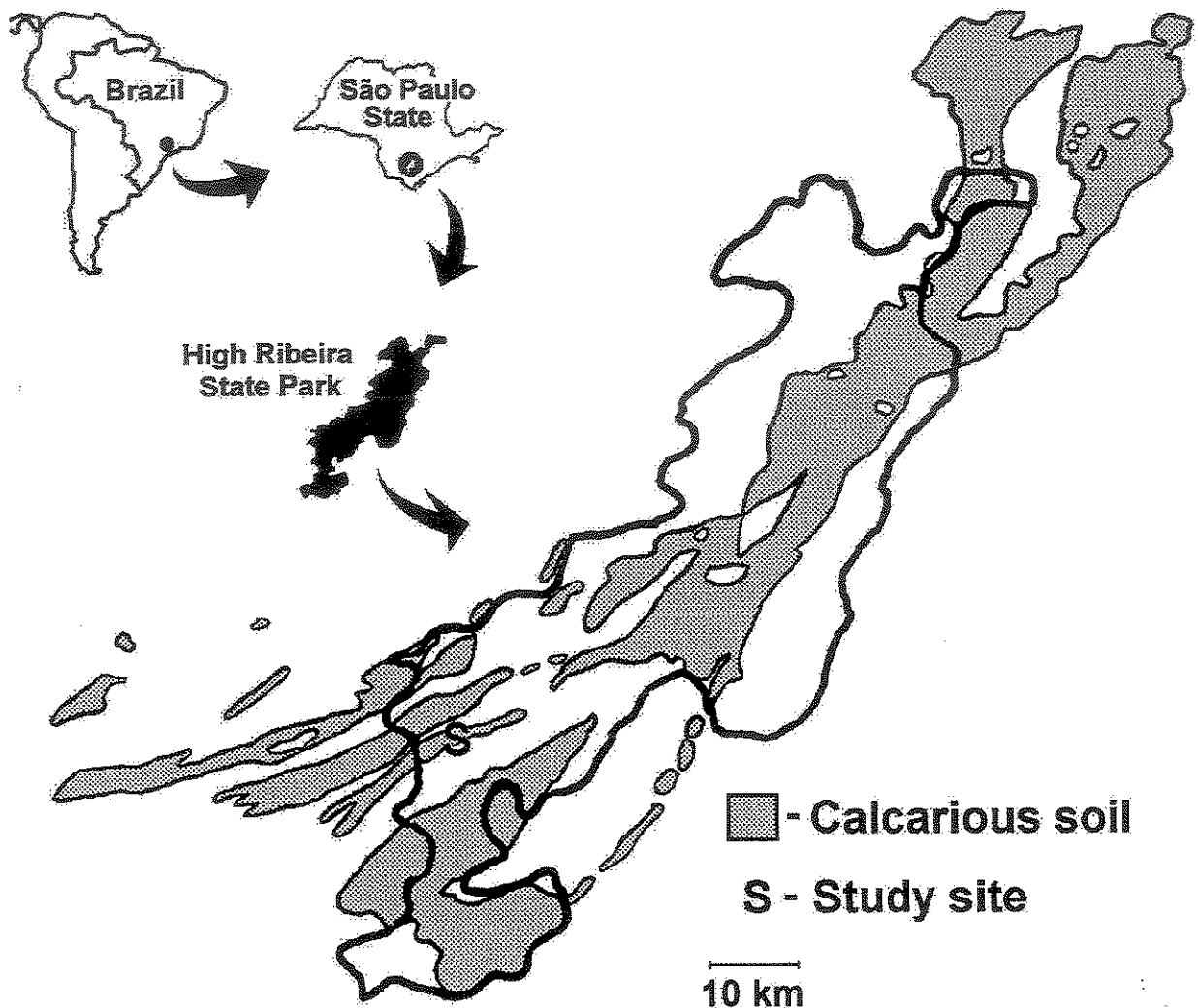


Figure 1 – Study site localization and occurrence of calcareous soil. Aside from limestone, the main soil type inside the State Park and its immediate surrounding, is originated from silicic-argillaceous substrate (not shown).

The forest survey was carried out in three different adjacent spots corresponding to three different times of abandonment after slash-and-burn agriculture: Phase I (PI) with 12 – 15 years; Phase II (PII) with 25 years and Phase III (PIII) with more than 36 years without disturbance and probably never clear-cut. The inventory was made using transects 50 m long and 20 m wide (0.1 ha).

The inclusion criterion was trunk perimeter at breast height ≥ 15 cm. All individuals inside the areas were labeled, measured in height and perimeter, and mapped. All individuals were sampled for taxonomic identification. The excicates were deposited at the Herbarium of São Paulo Botanical Institute (SP). Height (m) was measured by an opti-meter Ranging 120, Ranging Inc.

The Relative Dominance (RDo) is an index to assess relative space occupation and is equal to the proportion of basal area of all individuals belonging to one species or family, in relation to the total basal area of the community. The basal area was calculated by converting perimeter to basal area in cm^2 . The Species Relative Density is an index to assess the species relative distribution. The sum of these two parameters gives the Coverage Index for each Species (Cli) (Müller-Dambois et al. 1974).

$$RDo_i = (BA_i \times 100) / \sum BAn$$

$$RDi = (Ni \times 100) / Nn$$

$$Cli = RDo_i + RDi$$

Where: RDo_i – Species Relative Dominance BA_i – Species Basal Area $\sum BAn$ – Total Basal Area

RDi – Species Relative Density Ni – Species Number of individuals

Nn – Total Number of individuals Cli – Species Coverage Index

Estimation of understorey light level in all forest succession phases studied was done using a Quantum sensor (Li-Cor Model LI 189, USA). The measurements were taken in a clear sunny summer day, during midday period (11 a.m. to 1 p.m.), with at least 10 replicates and avoiding direct sunflecks.

Soil and root symbiosis survey

A core collector (10 cm^3) was used to collect the soil and roots samples. Soil samples were taken at 10 cm deep in 8 sites at PI, 7 sites at PII and 9 sites at PIII, and submitted to physical-chemical analyses following Camargo et al. (1986). Mycorrhiza colonization was assessed in roots with diameter ≥ 2 mm washed for 4h in 10% KOH in water bath at 90°C, and left overnight in the solution. After this, roots were washed with H_2O_2 and then acidified with 5% HCl for 3 minutes, and stained with 0.05% trypan blue. Between each solution, roots were washed with water. Some roots with strong pigmentation were kept in KOH solution at 90°C for 8 to 24 h (Zangaro Fo. 1997). The colonization frequency, which means the sum of all mycorrhizal structures present on roots (arbuscules, vesicles, extra and intraradical hyphas), was estimated through the observation in a magnifier of 1g FW root cut in small pieces and placed over lamina with 1cm grid. Measurements were taken in 100 root-grid interception.

RESULTS

The phytosociological survey (annex 1) indicates a decrease in tree density along succession: PI - 1933 ind.ha⁻¹; PII - 1620 ind.ha⁻¹; and PIII - 1530 ind.ha⁻¹. The Species Relative Dominance (RDo_i) and Coverage Index (Cli) are shown in figure 2 (A and B). With only one exception (*Rapanea ferruginea*; Cli), top positions through stages are occupied by species belonging to Leguminosae.

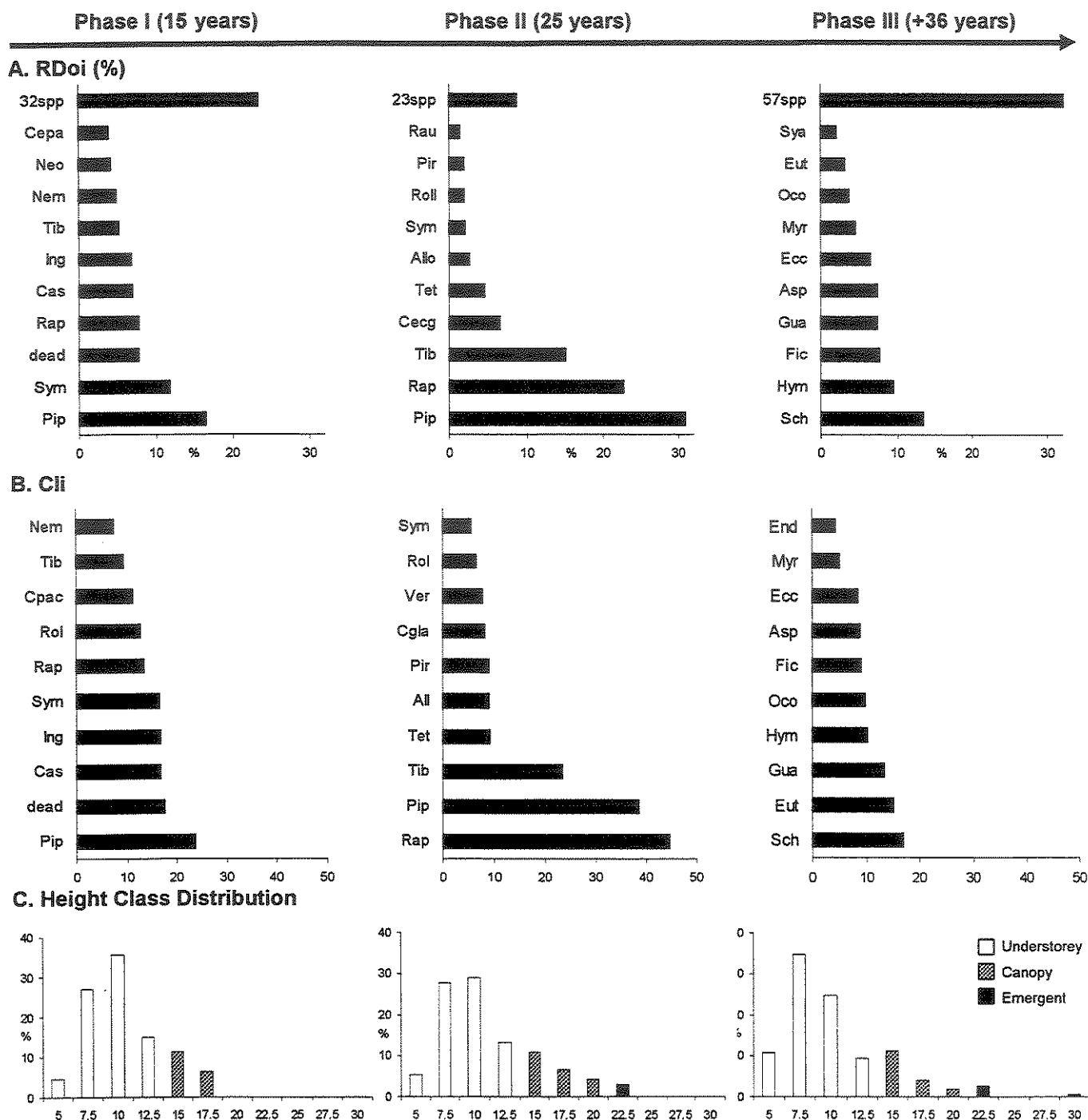


Figure 2 – Stage characterization: **A.** Species Relative Dominance (RDoi %). **B.** Species Coverage Index (Cli %) **C.** Height Class Distribution (%): each class represented by upper limit value. Successional Phases dated in years after abandonment of cropland.

Species key: All – *Allophyllus edulis*; Asp – *Aspidosperma ramiflorum*; Cas – *Casearia sylvestris*; Cgla – *Cecropia glaziovii*; Cpac – *Cecropia pachystachya*; Ecc – *Ecclinusa ramiflora*; End – *Endlicheria cf. paniculata*; Eut – *Euterpe edulis*; Gua – *Guapira opposita*; Hym – *Hymenaea courbaril*; Ing – *Inga marginata*; Myr – *Myrcarpus cf. frondosus*; Nem – *Nectandra membranacea*; Neo – *Nectandra oppositifolia*; Oco – *Ocotea catharinensis*; Pip – *Piptadenia gonoacantha*; Pir – *Piper sp1*; Rap – *Rapanea ferruginea*; Rau – *Rapanea umbellata*; Rol – *Rollinia cf. rugulosa*; Sch – *Schizolobium parahyba*; Sya – *Syagrus romanzoffianum*; Sym – *Symplocos laxiflora*; Tet – *Tetorquideum rubrivenium*; Tib – *Tibouchina pulchra*, Ver – *Verbesina sp.*

PI is dominated by *Piptadenia gonoacantha* and *Symplocos laxiflora*. Surprisingly, *Cecropia pachystachya* was only positioned in the ten top ranked species, probably because of the advanced age of the pioneer stage sampled. This aging can be seen through the occurrence of a high number of dead trees, many of them from Cecropiaceae (personal observation), suggesting population decay (figure 2 A; B). The Cli follows the RDo pattern, with main species being *Piptadenia*. In this area, 42 species belonging to 19 families were sampled.

PII is dominated by *P.gonoacantha* and *R.ferruginea*, both with increased dominance related to the former stage. Here, the Ci indicates that *Rapanea ferruginea* showed a slightly high value, which is correlated with its higher number of individuals that occur mainly in the forest understorey. In this stage, 33 species and 15 families were sampled, which represents a clear decrease in family and species diversity.

PIII is dominated by *Schizolobium parahyba*, but its RDo is lower than that observed for the dominant species in PI and PII. Actually, we can see a greater number of species with almost the same importance, like *Hymenaea courbaril*, *Ficus* sp, *Guapira opposita* and *Aspidosperma ramiflorum* (figure 2 A; B). This reflects the higher diversity of PIII, where 67 species belonging to 25 families were sampled. Cli shows a slightly different pattern, where understorey species like *Euterpe edulis* and *Guapira opposita*, assumed higher importance as a consequence of their higher number of individuals.

The chronosequence shows a clear architectonic evolution, with increasing stratification and structural complexity of the canopy throughout succession (figure 2C). PI shows only one continuous tree stratum with forest canopy around 15 m high. PII shows two strata, with forest canopy higher than 15 m high and an understorey below that. The PIII shows three strata: emergent trees with more than 20 m, a clear canopy layer around 15 m and a dense understorey.

The light level estimated at the forest floor of successional phases (figure 3) shows a clear decrease of illumination throughout succession as a consequence of the increased architectural complexity and increased canopy closure associated with successional evolution.

Only vesicular-arbuscular mycorrhiza was found in root samples of tree species occurring at the study site. The mycorrhizal colonization shows a decrease through succession during the dry season. During the wet season high variation occurred between samples from the same site, making it difficult to clarify the distribution pattern (table 1). However, there is a decrease in colonization at PIII. Comparing the colonization between seasons, we can see a decrease at PI, whilst other stages did not show any significant differences. With respect to arbuscules, the exchange site between roots and fungi, the occurrence patterns are similar to those of colonization.

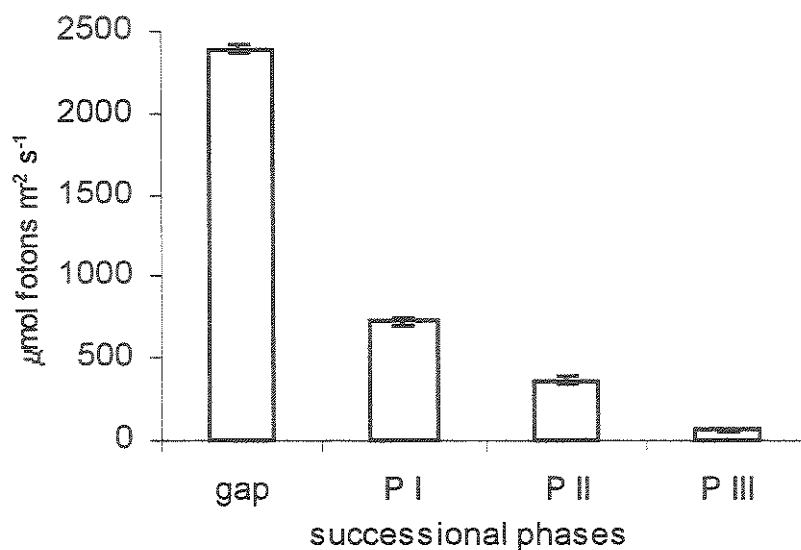


Figure 3 – Light level in the floor of the successional phases: gap (cropland recently abandoned) – 100% total sun light (tsl); Phase I (P I – area with 15 years of abandonment) – 30.4% tsl; Phase II (P II – 25 years of abandonment) – 15.3% tsl; and Phase III (P III – more than 36 years of abandonment) – 2.5% tsl. Bars indicate standard error.

parameter	Phase (a.y)	N	dry	wet
% colonization	I (15)	8	80.5 (7.4) ^{A a}	53.3 (12.3) ^{A b}
	II (25)	7	70.2 (5.8) ^{B a}	72.8 (11.7) ^{B a}
	III (+36)	8	55.3 (12.5) ^{C a}	46.6 (24.7) ^{B a}
% arbuscule	I (15)	8	61.6 (9.7) ^{A a}	43.6 (12.2) ^{A b}
	II (25)	7	52.8 (8.6) ^{B a}	64.9 (15.7) ^{B a}
	III (+36)	8	32.1 (12.9) ^{C a}	34.1 (13.8) ^{B a}

Table 1 - Mycorrhiza occurrence in roots through successional phases and seasons. N – number of samples; values represent average with standard deviation in parenthesis; a.y – age in years after abandonment; for each parameter different letters indicate significance for ANOVA and post hoc or two-sample *t* test, *p* < 0.05.; within column – A; within row – a.

DISCUSSION

The phytossociological survey carried out in the cronosequence was considered sufficient to achieve the main objectives of this work, that were the characterization of the successional dynamics and the main species involved in this process at the study site. In addition, it was adequate to characterize the architectural development of the succession, defining the structural evolution of the main forest strata and their species composition. The transect with 0.1 ha used to assess the successional stages produced a relatively fast and accurate result, as suggested by Shugart (1984), who indicates a surface area around 0.1 ha adequate for application of "gap models". However, to assess the tree species diversity (species richness, abundance and Shannon diversity) would be recommended a larger sampling area as suggested by He et al. (1996).

Oldeman (1990) defines the forest architecture "as spatio-temporal structure linked to a well-defined hierarchical level", and that the "architectural models" in the eco-unit analysis can be assessed through a transect where "two elements of observation are needed: a transect drawn and a frequency list of species found in the minimum area".

The structural characterization of successional stages showed an increased stratification in the vertical structure with evolution of succession. This pattern followed what is expected for tropical forests, where in more mature forests, at least three major tree layers can be distinguished: understorey, canopy and emergent. This pattern of stratification is associated with decrease in light intensity inside the forest, because the increased absorption by foliage caused by higher canopy closure and height. (Whitmore 1990; Lüttge 1997).

The light level measured in the different successional phases, despite of the fact that can not be considered as a conclusive results because it was not an extensive survey, indicates the differences associated with canopy closure along succession development.

A phytossociological survey made in a site 10 km to southeast over acidic soil (Torezan 1995) are shown at table 2. The successional communities sampled with similar age after abandonment of a cropland show a very different species composition when compared with the study site. The results indicate the dominance of *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae) in the 15-year successional phase and *Securinega guaraiuva* (Euphorbiaceae) in the 50- year successional phase, and are similar with other studies made in Atlantic Forest over acid soils, where the following families are dominant in both well-preserved and less-preserved sites: Euphorbiaceae, Lauraceae, Arecaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, and Sapotaceae.

The calcareous soil at the study site shows different characteristics when compared with the acid soil referred above, which is originated from a silicic-argillaceous substrate (table 3): higher pH and O.M. (organic matter) content; similar CEC (cation exchange capacity) but much higher V (base saturation); similar P content; higher content in Ca, and much less H+Al (exchangeable acidity). These values characterize an eutrophic calcareous soil with significant O.M. and low P content.

age (years)	sp	RDoi	Cli
5	<i>Cecropia pachystachya</i> (Cecropiaceae)	22.9	31.3
	<i>Tibouchina pulchra</i> (Melastomataceae)	14.8	54.5
	<i>Baccharis eleagnoides</i> (Asteraceae)	14.5	19.6
	<i>Senna multijuga</i> (Leguminosae)	10.1	13.3
	<i>Rapanea ferruginea</i> (Myrsinaceae)	8.8	12
15	<i>Tibouchina pulchra</i> (Melastomataceae)	26.4	42.5
	<i>Aegiphila sellowiana</i> (Verbenaceae)	11.7	24.8
	<i>Cecropia pachystachya</i> (Cecropiaceae)	10.5	18.8
	dead	7.42	18.1
	<i>Symphypappus itatiayense</i> (Asteraceae)	7.36	12.8
50	dead	11.6	14.7
	<i>Securinega guaraiuva</i> (Euphorbiaceae)	9.7	10.9
	<i>Sloanea guianensis</i> (Eleocarpaceae)	7.1	12.3
	<i>Aparisthium cordatum</i> (Euphorbiaceae)	5.3	25.9
	<i>Viola oleifera</i> (Myristicaceae)	5.1	5.62

Table 2 – Phytosociological survey made of Mata Atlantica over acidic soil nearby study site, showing the main species and families present in each successional stage after abandonment of the cropland; Species Relative Dominance – RDoi (%) and Coverage Index (Cli) (from Torezan, 1995).

The species composition along the forest succession phases at the study site indicates a different pattern, where *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae) displaces the species generally found at the initial succession of Atlantic Forest over more acidic soils - *Tibouchina* spp (Melastomataceae) (Loefgren, 1898; Pompéia et al. 1989; Leitão Filho et al. 1993). The occurrence of this kind of soil represents a typical situation in the Atlantic Forest, where most soils are usually found to be acidic, leached and nutrient deficient, although there is great diversity of specific soil types within the humid tropics (Jordan 1985).

The Cli and RDo for *P.gonoacantha* at the study site are two to three-fold higher of that for *T.pulchra*. Comparing the RDo for this latter species between the study area and the reference site over acidic soil, the values are two to four-fold higher in the latter, indicating that the species is experiencing difficulty for successful colonization over calcareous soil.

These differences on the successional pattern between sites can be explained by the different soil characteristics. It is well known that there are significant differences in plant communities that occur over calcareous and acid soils, where the plant species associated with these soils are designated respectively as calcicoles and calcifuges (Salisbury 1921). The causes of these different ecological behaviors are complex and not fully understood (Gries et al. 1995). Possible explanations of calcifuge behavior are inability to solubilize Fe and P occurring in limestone as a consequence of

soil parameter	phase (a.y.)	calcareous soil ¹			acidic soil ²		
		N	dry	wet	age (a.y.)	N	
pH	I (15)	8	5.8 (0.6) ^{A a}	6.1 (0.1) ^{A a}	15	3	3.7 (0.2) ^{A b}
	II (25)	7	5.6 (0.5) ^{A a}	5.9 (0.4) ^{A a}			
	III (+36)	9	6.1 (0.2) ^{A a}	6.0 (0.3) ^{A a}	50	3	3.5 (0.1) ^{A b}
O.M. %	I (15)	8	4.5 (0.9) ^{A a}	5.5 (0.6) ^{A a}	15	3	2.3 (0.3) ^{A b}
	II (25)	7	4.0 (0.9) ^{A a}	4.4 (1.9) ^{A a}			
	III (+36)	9	5.1 (1.8) ^{A a}	6.6 (1.1) ^{B b}	50	3	2.4 (0.5) ^{A b}
V %	I (15)	8	73 (14) ^{A a}	83 (2) ^{A a}	15	3	5.5 (2.7) ^b
	II (25)	7	72 (12) ^{A a}	76 (15) ^{A a}			
	III (+36)	9	83 (5) ^{A a}	86 (6) ^{A a}	50	3	2.5 (0.5) ^b
CEC mEq/100ml	I (15)	8	12.9 (2.9) ^{A a}	13.8 (1.5) ^{A a}	15	3	12.7 (0.4) ^{A a}
	II (25)	7	11.9 (2.0) ^{A a}	11.7 (3.1) ^{A a}			
	III (+36)	9	13.7 (3.6) ^{A a}	17.7 (4.6) ^{B b}	50	3	17.0 (3.1) ^{B b}
P ppm	I (15)	8	4.9 (2.5) ^{A a}	3.5 (1.4) ^{A a}	15	3	6.2 (1.1) ^{A b}
	II (25)	7	4.6 (2.3) ^{A a}	2.8 (1.4) ^{A a}			
	III (+36)	9	5.6 (2.7) ^{A a}	4.1 (1.7) ^{A a}	50	3	2.9 (0.7) ^{B a}
Fe ppm	I (15)	8	256 (108) ^{A a}	175 (40) ^{A a}			
	II (25)	7	330 (134) ^{A a}	350 (185) ^{A a}			
	III (+36)	9	166 (54) ^{B a}	120 (38) ^{B b}			
Ca mEq/100ml	all	24	8.4 (3.1) ^a	10.6 (4.1) ^a	both	6	0.4 (0.6) ^b
H+Al mEq/100ml	all	24	2.9 (1.2) ^a	2.3 (0.7) ^a	both	6	13.8 (3.7) ^b
sand %	all	24	67.7 (12.6) ^a	72.9 (9.4) ^a	both	6	29.8 (8.42) ^b
silt %	all	24	24.8 (9.0) ^a	21.3 (6.6) ^a	both	6	34.7 (3.3) ^b
clay %	all	24	7.1 (4.9) ^a	5.7 (5.5) ^a	both	6	37.2 (8.3) ^b

Table 3 - Site soil characteristics and comparison with acid soil. Phase (a.y) – age in years; N - number of samples; values represent average with standard deviation in parenthesis; for each parameter different letters indicate significance for ANOVA and post hoc or two-sample *t* test, *p* < 0.05; within columns – A; within rows – a ; pH – hydrogenionic potential; O.M. – organic matter; CEC – cation exchange capacity; V – base saturation; P – phosphorus; Ca – calcium; H+Al - exchangeable acidity. ¹ this study; ² from Torezan, 1999

the higher soil pH (Marschner 1995). For plants to colonize limestone, mechanisms are required for Fe and P solubility in the rhizosphere, and calcicoles species appear to have a greater capacity to release organic acids that are chelating agents (Jones 1998; Tyler et al. 1993; Tyler 1994; Storm et al. 1994).

Iron deficiency on calcareous soils is often enhanced by poor soil aeration caused by high water content, which is the case here, where there is no real dry season. Also, at high pH the concentrations of Fe^{2+} and Fe^{3+} are very low, and in soils with high organic matter content, the concentration of organic-iron chelates in the soil solution can be very high. Calcicoles species are often highly efficient in P uptake, at least in some instances, because roots are highly infected with vesicular arbuscular mycorrhiza (Marschner 1995).

The results indicate that *P.gonoacantha* only occurs over the calcareous soil, while *T.pulchra* showed a marked decrease in importance when compared with the successional dynamics outside limestone. This suggests a competitive exclusion, where *P.gonoacantha*, a superior competitor in this kind of environment, displaces the species *T.pulchra*.

The results obtained with respect to mycorrhiza colonization are in agreement with the hypothesis proposed by Zangaro Fo. (1997) and with results presented by Siqueira et al. (1998) for native species from southeastern Brazil, where tree species dependency on mycorrhizae decreases during succession: early stages are dominated by pioneer species which are obligatory mycotrophic, exhibiting high colonization rates; medium stages are dominated by secondary species which are a mix of obligatory and facultative mycotrophic; advanced stages are dominated by climax species which are facultative mycotrophic or non mycotrophic. In addition, our results are similar to those found by Herrera et al. (1990) in Cuba.

The seasonal dynamics of root colonization by mycorrhizae is well documented (Allen et al., 1998), but generally colonization is higher during the wet season. On the contrary, this study showed decrease in colonization at the early successional phase during the wet season. This can be a response to the increased availability of organic matter (table 2) and nutrients (Aidar et al. in prep. 2000b), suggesting some regulation of the infection but no clear relation was found.

Despite of the fact that calcareous soils cover more than 30% of earth's surface (Marschner 1995), their occurrence is less than 7 % in the Brazilian territory (Karmann, 1994). In addition, the main areas of karst landscape in Brazil are situated in dry and/or seasonal zones, where dominant vegetation are Cerrado and Deciduous Seasonal Forest (e.g. Warming, 1892). Whitmore (1984) indicates that karst landscape is absent of the humid tropics of Africa and it is rare in Latin America, except for Caribbean region. The author also describes its occurrence in a small part of the tropical Far East (China, Indo-China, Sumatra, Malaya, Sarawak, Java and New Guinea), where the Forests over limestone have several characteristic species occurring in habitats normally drier than the surrounding areas, stressing that acidic soils are common because peat occurrence.

The Atlantic Forest over calcareous soil found at the study site has enormous importance for Neotropical Forest Biodiversity, because it is probably the only site where it occurs in Brazil, being a very important genetic bank for species, such as the threatened species *Ocotea catharinensis* Mez – Lauraceae (SBB 1992).

The characterization of this new and locally restricted Atlantic Forest successional pattern is decisive in supporting actions taken to rehabilitate degraded lands, and can be a potential tool for sustainable tropical forest management, both inside and around the High Ribeira State Park boundaries.

BIBLIOGRAPHY

- Aidar MPM, Godoy RFL, Bergmann J, Schmidt S, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000a) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies.
- Aidar MPM, Schmidt S, Moss G, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000b) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics.
- Allen EB (1998) Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 30(2):261-274
- Barros F, Melo MMRF, Chiea SAC, Kirizawa M, Wanderley MGL & Jung-Mendaçolli SL (1991) Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *Fanerogamic Flora of Cardoso Island*. vol.1 Botanical Institute, São Paulo, Brazil. 184p.
- Brieger FG (1969) Patterns of evolutionary and geographical distribution in neotropical orchids. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1: 197-217
- Brokaw NVL (1985a) Gap-phase regeneration in tropical forest. *Ecology* 66(3) - 682-687
- Brokaw NVL (1985b) Treefalls regrowth, and community structure in tropical forests. In: Pickett STA & White PS (eds) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* pp. 53-69.
- Câmara IG (1991) Plano de ação para a Mata Atlântica. *SOS Mata Atlântica*. São Paulo. 152p.
- Camargo OA, Moniz AC, Jorge JA & Valadares JMAS (1986) Métodos de análise química, mineralógica e física de solos do Instituto Agronômico de Campinas. *Technical Bulletin of Campinas Agronomic Institute* 106. 94p.
- FAO-ISRIC-ISSS (1998) World reference base for soil resources. *World Soil Resources Reports* 84. Rome. FAO, ISSS and ISRIC.
- Gandolfi S (2000) História Natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no Município de Campinas (São Paulo, Brasil). PhD Thesis. Institute of Biology. State University of Campinas, São Paulo, Brazil.. 520p.

- Gutjahr MR (1993) Critérios relacionados à compartimentação climática de Bacias Hidrográficas: A Bacia do Rio Ribeira de Iguape. Master Degree Dissertation. FFLCCH. University of São Paulo. São Paulo, Brazil
- Gries D, Runge M (1995) Responses of calcicole and calcifuge species to iron-limiting conditions. *Botanical Acta* 108:482-489
- He FL, Legendre P & LaFrankie JV (1996). Spatial pattern of diversity in a tropical rain forest in Malaysia. *Journal of Biogeography* 23 (1):57-74
- Herrera RA, Capote RP, Menédes L & Rodríguez ME (1990) – Silvigenesis stages and the role of mycorrhiza in natural regeneration in Sierra del Rosario, Cuba. In: In Gómez-Pompa A, Whitmore TC & Hadley M (eds) Rain forest regeneration and management. MAB Series vol. 6, UNESCO, Paris, p.211-221
- IBGE (1992) Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Manuais Técnicos em Geociências v1. Brazilian Geographic and Statistic Institute, Rio de Janeiro. Brazil. 92p.
- Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, Mcgrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira A A, Pott A, Rodal MJN & Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51 (5/6):331-348.
- Jones DL (1998) Organic acids in the rhizosphere – a critical review. *Plant and Soil* 205:25-44
- Jordan C F (1985) Nutrient cycling in Tropical Forest Ecosystems. New York: John Wiley and Sons.
- Leitão Filho HF, Pagano SN, Cesar O, Timoni JL & Rueda JJ (1993) Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão. Paulista State University Ed/University of São Paulo Ed. 184p.
- Loefgren A (1898) Ensaio para uma distribuição dos vegetaes nos diversos grupos florísticos no estado de São Paulo. In: Eiten G (Ed.) 1970. A vegetação do Estado de São Paulo. Bulletin of São Paulo Geographic and Geological Commission, vol. 11. São Paulo, Brazil.
- Karmann, I. -1994- Evolução e dinâmica atual do sistema cárstico do alto Vale do rio Ribeira de Iguape, sudeste do estado de São Paulo. PhD Thesis. Geoscience Institute. University of São Paulo, Brazil. 241 p.
- Lüttge U. (1997) Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag, Berlin. 384p.
- Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press London 889p.
- Martius CFP von (1840) Tabulaegeographica Brasiliæ et terrarum adjacentium. Tabula geographica quinque: provicias florae Brasiliensis illustrans. In Martius CFP von. Flora brasiliensis. vol 1, Fase 21, 1849/1906. Monachhi et Lipsiae.. Munich
- Mori SA, Boom BM, Carvalho AM & Santos TS (1983) Southern Bahian moist forests. *Botanical Review* 49(2): 155-232.
- Müller-Dambois D & Ellenberg H (1974) Aims and methods in Vegetation ecology. Willey and Sons, NY 547p.
- Myers N (1988) Threatened biotas: "hot spots" in tropical forests. *The environmentalist* 8:187-208.

- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GAB & Kent J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858
- Nogueira SM (1997) Evolução do uso e ocupação da terra na bacia hidrográfica do rio Betari, Vale do Ribeira – SP. Graduation Degree Dissertation. Geography Department University of São Paulo. São Paulo, Brazil. 200p
- Pompéia SL; Aida MPM, Abrahão DZ, Santos RC & Martins SE (1989) Modelo de recuperação da cobertura vegetal em áreas degradadas da Serra do Mar. Proceedings 40th Annual Meeting of SBPC (Brazilian Society for the Advance of Science). São Paulo. p. 665.
- Richards PN (1952) The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge Univ. Press. 450p.
- Salisbury EJ (1921) The significance of calcicole habit. *Journal of Ecology* 8:202-215
- Sanchez PA (1987) Management of acid soils in the humid tropics of Latin America. In Management of Acid Tropical soils for Sustainable Agriculture: Proc. N2 IBSRAM, Bangkok, Thailand, p63 - 107.
- SBB (1992) Centuria plantarum brasiliensium extinctions minitata. 1st Ed. SBB, RJ. 176p.
- Shepherd GJ (1998) Estudo da diversidade de espécies de spermatophyta (fanerógamas) do Estado de São Paulo: In Fungos macroscópicos e plantas. Biodiversity of São Paulo State vol 2. Biota/Fapesp. p.51-61
- Shugart HH (1984) A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer Berlin. 278p.
- Siqueira MF (1994) Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlântica através de dados binários. Master Degree Dissertation. Biology Institute. Campinas State University. Campinas, São Paulo, Brazil.
- Siqueira JO, Carneiro MAC, Curi N, Rosado SCS & Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241-252
- SOS MATA ATLÂNTICA (1998) Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio Mata Atlântica no período 1990-1995. Fund. SOS Mata Atlântica/INPE.
- Storm L, Olsson T & Tyler G (1994) Differences between calcifuge and acidifuge plants in root exudation of low-molecular organic acids. *Plant and Soil* 167:239-245
- Strauss-Debenedetti S. & Bazzaz FA (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey SS, Chazdon RL & Smith AP(eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, NY. pp. 162-186.
- Swaine MD & HALL JB (1988) The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *Journal of tropical Ecology* 4:253-269.
- Torezan JMD (1995) Estudo da Sucessão Secundária, na Floresta Ombrófila Densa Submontana, em Áreas Anteriormente Cultivadas pelo Sistema de "Coivara", em Iporanga - S.P. Master Degree Dissertation, Paraná Federal University, Curitiba, Brazil.

- Tyler G (1994) A new approach to understanding the calcifuge habit of plants. *Annals of Botany* 73:327-330
- Tyler G, Olsson PA (1993) The calcifuge behavior of *Viscaria vulgaris*. *Journal of Vegetation Science* 4:29-36.
- Uhl C (1987) Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407
- Uhl C, Nepstad D, Buschbacher R, Clark K, Kaufman B & Subler S (1990) Studies of ecosystem response to natural and anthropogenic disturbances provide guidelines for designing sustainable land-use system in amazonia. In: Anderson AB (ed.) *Alternatives to deforestation. Steps towards sustainable use of amazon rain forest*. p. 24-42
- Warming E (1892) Lagoa Santa. In: Ferri MG (Trad.) *Lagoa Santa e a Vegetação de Cerrados Brasileiros*. EDUSP/Livraria Itatiaia. São Paulo. Brazil. 386p. 1973.
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22
- Whitmore TC (1984) *Tropical rain forests of the far west*. Clarendon Press 2nd ed. Oxford. 282p.
- Whitmore TC (1990) *An introduction to tropical rain forests*. Clarendon Press. Oxford. 226p.
- Whitmore TC (1991) Tropical rain forest dynamics and its implication for management. In Gómez-Pompa A, Whitmore TC & Hadley M (eds) *Rain forest regeneration and management*. MAB Series vol. 6, UNESCO, Paris, p.67-90.
- Zangaro Fo W (1997) Micorrizas arbusculares em espécies arbóreas nativas da bacia do rio Tibagi (PR) e suas relações com os grupos sucessionais. Ph. D. Thesis. Bioscience Institute. University of São Paulo, São Paulo, Brazil. 157p.

ANNEX 1 – Stage's Phytossociological survey

Phase I

sp	family	Ni	RDoi	RDi	Cli
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	Leguminosae	14	16.5	7.2	23.7
dead		19	7.8	9.8	17.6
<i>Casearia sylvestris</i>	Flacourtiaceae	19	7.0	9.8	16.8
<i>Inga marginata</i>	Leguminosae	19	6.9	9.8	16.7
<i>Symplocos laxiflora</i>	Symplocaceae	9	11.9	4.6	16.6
<i>Rapanea ferruginea</i>	Myrsinaceae	11	7.8	5.7	13.4
<i>Rollinia cf. rugulosa</i>	Annonaceae	17	3.9	8.8	12.7
<i>Cecropia pachystachya</i>	Cecropiaceae	14	4.0	7.2	11.2
<i>Tibouchina pulchra</i>	Melastomataceae	8	5.4	4.1	9.5
<i>Nectandra membranacea</i>	Lauraceae	5	4.9	2.6	7.5
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	4	2.8	2.1	4.9
<i>Nectandra oppositifolia</i>	Lauraceae	1	4.2	0.5	4.7
<i>Bauhinia forficata</i>	Leguminosae	4	2.0	2.1	4.1
<i>Matayba elaeagnoides</i>	Sapindaceae	3	1.5	1.5	3.0
<i>Myrcia cf. rostrata</i>	Myrtaceae	3	0.9	1.5	2.4

<i>Tetrorquideum rubrinervium</i>	Euphorbiaceae	2	1.1	1.0	2.1
<i>Cordia trichotoma</i>	Boraginaceae	3	0.5	1.5	2.1
<i>Nectandra megapotamica</i>	Lauraceae	3	0.5	1.5	2.0
<i>Campomanesia guaviroba</i>	Myrtaceae	3	0.4	1.5	2.0
<i>Guatteria nigrescens</i>	Annonaceae	3	0.4	1.5	2.0
<i>Coupania oblongifolia</i>	Sapindaceae	3	0.4	1.5	1.9
<i>Schyzolobium pabraiba</i>	Leguminosae	1	1.4	0.5	1.9
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	3	0.3	1.5	1.8
<i>Endlicheria paniculata</i>	Lauraceae	2	0.5	1.0	1.5
Annonaceae sp1	Annonaceae	1	1.0	0.5	1.5
<i>Meliosma sellowii</i>	Sabiaceae	2	0.5	1.0	1.5
<i>Pouteria psamophylla</i>	Sapotaceae	2	0.5	1.0	1.5
<i>Cecropia glaziovii</i>	Cecropiaceae	2	0.3	1.0	1.3
<i>Piptadenia paniculata</i>	Leguminosae	1	0.6	0.5	1.1
<i>Persea pyrifolia</i>	Lauraceae	1	0.6	0.5	1.1
<i>Platymiscium floribundum</i>	Leguminosae	1	0.5	0.5	1.0
<i>Aegyphila</i> sp	Verbenaceae	1	0.5	0.5	1.0
<i>Rollinia sericea</i>	Annonaceae	1	0.4	0.5	0.9
<i>Machaerium</i> sp	Leguminosae	1	0.4	0.5	0.9
<i>Ocotea</i> sp	Lauraceae	1	0.4	0.5	0.9
<i>Clethra</i> cf. <i>scabra</i>	Clethraceae	1	0.4	0.5	0.9
<i>Heisteria silvianii</i>	Oleaceae	1	0.3	0.5	0.9
<i>Alseis</i> cf. <i>floribundum</i>	Rubiaceae	1	0.2	0.5	0.7
<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	1	0.2	0.5	0.7
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	1	0.2	0.5	0.7
<i>Quina glaziovii</i>	Quiinaceae	1	0.1	0.5	0.6
<i>Machaerium nictitans</i>	Leguminosae	1	0.1	0.5	0.6

RD_i – species Relative Density; RD_{oi} – species Relative Dominance;

CI_i – species Coverage Index; N_i – species number of individuals.

Phase II

sp	family	N _i	RD _{oi}	RD _i	CI _i
<i>Rapanea ferruginea</i>	Myrsinaceae	37	22.8	21.9	44.7
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	Leguminosae	13	30.9	7.7	38.6
<i>Tibouchina pulchra</i>	Melastomataceae	14	15.2	8.3	23.4
<i>Tetrorquideum rubrinervium</i>	Euphorbiaceae	8	4.5	4.7	9.3
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	11	2.6	6.5	9.1
<i>Piper</i> sp 1	Piperaceae	12	1.9	7.1	9.0
<i>Cecropia glaziovii</i>	Cecropiaceae	3	6.5	1.8	8.3
<i>Verbesina</i> sp	Asteraceae	11	1.4	6.5	7.9
<i>Rollinia</i> cf. <i>Rugulosa</i>	Annonaceae	8	2.0	4.7	6.7
<i>Symplocos laxiflora</i>	Simplocaceae	6	2.2	3.6	5.7
<i>Rapanea umbellata</i>	Myrsinaceae	6	1.5	3.6	5.1
<i>Piper</i> sp 2	Piperaceae	6	1.3	3.6	4.9
<i>Piptadenia paniculata</i>	Leguminosae	4	0.9	2.4	3.3
<i>Coupania oblongifolia</i>	Sapindaceae	3	0.5	1.8	2.3
<i>Inga marginata</i>	Leguminosae	2	0.9	1.2	2.1

<i>Campomanesia guaviroba</i>	Myrtaceae	2	0.8	1.2	1.9
<i>Bauhinia forficata</i>	Leguminosae	2	0.6	1.2	1.8
<i>Machaerium stipitatum</i>	Leguminosae	2	0.4	1.2	1.6
<i>Miconia cinnamomifolia</i>	Melastomataceae	2	0.4	1.2	1.5
dead		2	0.3	1.2	1.5
<i>Hyeronima alchorenoides</i>	Euphorbiaceae	2	0.2	1.2	1.4
<i>Psidium cattleianum</i>	Myrtaceae	2	0.2	1.2	1.4
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	1	0.7	0.6	1.3
<i>Casearia sylvestris</i>	Flacourtiaceae	1	0.3	0.6	0.8
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	1	0.2	0.6	0.8
<i>Bathysia meridionalis</i>	Rubiaceae	1	0.2	0.6	0.8
<i>Myrcia</i> cf. <i>rostrata</i>	Myrtaceae	1	0.2	0.6	0.8
<i>Leandra</i> cf. <i>mosenii</i>	Melastomataceae	1	0.1	0.6	0.7
<i>Miconia latecrenata</i>	Melastomataceae	1	0.1	0.6	0.7
<i>Byrsonima</i> sp	Malpigiaceae	1	0.1	0.6	0.7
<i>Psychotrya</i> cf. <i>carthagenensis</i>	Rubiaceae	1	0.1	0.6	0.7
<i>Dalbergia frutescens</i>	Leguminosae	1	0.1	0.6	0.7
<i>Platimiscium floribundum</i>	Leguminosae	1	0.1	0.6	0.7

Phase III

sp	family	Ni	RDoi	RDi	Cli
<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae	5	13.47	3.3	16.8
<i>Euterpe edulis</i>	Palmae	18	3.23	11.8	15.1
<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	9	7.45	5.9	13.4
<i>Hymenaea courbaril</i>	Leguminosae	1	9.58	0.7	10.2
<i>Ocotea catarinensis</i>	Lauraceae	9	3.77	5.9	9.7
<i>Ficus</i> sp	Moraceae	2	7.69	1.3	9.0
<i>Aspidosperma olivaceum</i>	Apocynaceae	2	7.43	1.3	8.7
<i>Ecclinusa ramiflora</i>	Sapotaceae	3	6.44	2.0	8.4
<i>Myrocarpus</i> cf. <i>frondosus</i>	Leguminosae	1	4.44	0.7	5.1
<i>Endlicheria</i> cf. <i>Paniculata</i>	Lauraceae	4	1.64	2.6	4.3
dead		3	2.00	2.0	4.0
<i>Eugenia cuprea</i>	Myrtaceae	5	0.42	3.3	3.7
<i>Trichilia lepidota</i>	Meliaceae	3	1.23	2.0	3.2
<i>Myrceugenia myrcioides</i>	Myrtaceae	4	0.43	2.6	3.1
<i>Nectandra megapotamica</i>	Lauraceae	2	1.66	1.3	3.0
<i>Allophylus edulis</i>	Sapindaceae	2	1.64	1.3	3.0
<i>Maytenus tychofilum</i>	Celastraceae	3	0.98	2.0	3.0
<i>Cedrella fissilis</i>	Meliaceae	3	0.87	2.0	2.8
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	Sapotaceae	3	0.82	2.0	2.8
<i>Syagrus romanzoffianum</i>	Palmae	1	2.05	0.7	2.7
Melastomataceae 1	Melastomataceae	1	1.93	0.7	2.6
<i>Coussapoa microcarpa</i>	Cecropiaceae	2	1.22	1.3	2.5
<i>Mora estreia</i>	Moraceae	2	1.18	1.3	2.5
<i>Prunus myrtifolia</i>	Rosaceae	2	1.11	1.3	2.4
<i>Marliera eugeniopsoides</i>	Myrtaceae	3	0.36	2.0	2.3
<i>Myrcia pubipetala</i>	Myrtaceae	3	0.33	2.0	2.3
<i>Verbesina</i> sp	Asteraceae	3	0.30	2.0	2.3

<i>Myrtaceae</i> sp 3	Myrtaceae	1	1.55	0.7	2.2
<i>Tetrorquideum rubrivelum</i>	Euphorbiaceae	2	0.88	1.3	2.2
<i>Protium heptaphyllum</i>	Burseraceae	1	1.52	0.7	2.2
<i>Securinea guaraiuva</i>	Euphorbiaceae	2	0.60	1.3	1.9
<i>Roupala brasiliensis</i>	Proteaceae	1	1.22	0.7	1.9
<i>Campomanesia guaviroba</i>	Myrtaceae	2	0.53	1.3	1.8
<i>Sorocea bomplandii</i>	Moraceae	2	0.51	1.3	1.8
<i>Annonaceae</i> sp 5	Annonaceae	1	1.12	0.7	1.8
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	Leguminosae	1	0.97	0.7	1.6
<i>Alibertia</i> sp	Rubiaceae	2	0.30	1.3	1.6
<i>Annonaceae</i> sp 4	Annonaceae	1	0.92	0.7	1.6
<i>Rheedia gardneriana</i>	Clusiaceae	2	0.25	1.3	1.6
<i>Cecropia pachystachya</i>	Cecropiaceae	2	0.23	1.3	1.5
<i>Inga marginata</i>	Leguminosae	2	0.23	1.3	1.5
<i>Beilchmeria</i> cf. <i>emarginata</i>	Lauraceae	2	0.16	1.3	1.5
<i>Guarea macrophylla</i>	Meliaceae	2	0.15	1.3	1.5
<i>Aspidosperma polineuron</i>	Apocynaceae	1	0.80	0.7	1.5
<i>Pterocarpus</i> cf. <i>rohrii</i>	Leguminosae	2	0.13	1.3	1.4
<i>Byrsonima</i> sp	Malpigiaceae	2	0.12	1.3	1.4
<i>Rollinia sericea</i>	Annonaceae	1	0.64	0.7	1.3
<i>Pouteria psamophylla</i>	Sapotaceae	1	0.53	0.7	1.2
<i>Persea</i> cf. <i>Pyrifolia</i>	Lauraceae	1	0.47	0.7	1.1
<i>Gomidesia tijucensis</i>	Myrtaceae	1	0.38	0.7	1.0
<i>Nectandra oppositifolia</i>	Lauraceae	1	0.38	0.7	1.0
<i>Posoqueria</i> sp	Rubiaceae	1	0.21	0.7	0.9
<i>Eugenia florida</i>	Myrtaceae	1	0.20	0.7	0.9
<i>Matayba jugladifolia</i>	Sapindaceae	1	0.20	0.7	0.9
<i>Machaerium stipitatum</i>	Leguminosae	1	0.14	0.7	0.8
<i>Alchornea triplinervia</i>	Euphorbiaceae	1	0.12	0.7	0.8
<i>Eugenia riedeliana</i>	Myrtaceae	1	0.12	0.7	0.8
sp 3		1	0.11	0.7	0.8
sp1		1	0.09	0.7	0.7
<i>Caliptranthes concinnus</i>	Myrtaceae	1	0.07	0.7	0.7
<i>Alseis floribundum</i>	Rubiaceae	1	0.07	0.7	0.7
Leguminosae sp 1	Leguminosae	1	0.07	0.7	0.7
<i>Lonchocarpus</i> sp	Leguminosae	1	0.07	0.7	0.7
<i>Mollinedia</i> sp	Monimiaceae	1	0.07	0.7	0.7
Monimiaceae sp 1	Monimiaceae	1	0.07	0.7	0.7
Myrtaceae sp 1	Myrtaceae	1	0.06	0.7	0.7
<i>Aioueua</i> sp	Lauraceae	1	0.05	0.7	0.7
<i>Rudgea</i> cf. <i>jasminoides</i>	Rubiaceae	1	0.05	0.7	0.7

Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees.

II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies

Marcos P.M. Aida^{1*}

João R.L. Godoy²

Janine Bergmann

Susanne Schmidt³

George R. Stewart⁴

Carlos A. Joly⁵

¹ Plant Physiology and Biochemistry Section – Institute of Botany, São Paulo, Brazil; * Author for correspondence - PB 4005, SP, 01061-970, Brazil; maida@uol.com.br; fax 5511 8665763

² Department of Ecology, Bioscience Institute, University of São Paulo, Brazil

³ Department of Botany, The University of Queensland, Australia

⁴ Faculty of Science, The University of Western Australia

⁵ Department of Botany – State University of Campinas, Brazil

ABSTRACT

Based on the analysis of the forest structure it was possible to characterize the architectonic growth phases of Atlantic Forest succession over calcareous soil and identify three sets of species that build the different eco-units throughout silvatic mosaic development. *Cecropia pachystachya* and *C.glaziovii* (Cecropiaceae) constitute the Pioneer Eco-unit. *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae) and *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae) constitute the Early Secondary Eco-unit and *Schizolobium parahyba* (Leguminosae) conform an Early Secondary Eco-unit in the late successional stage. *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) and *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) constitute the Late Secondary Eco-units. The definition of the regeneration strategies of the selected tree species showed an overlapping distribution along succession, suggesting a gap-size gradient.

Key Words: Succession; regeneration strategies; eco-unit; Neotropical trees; slash-and-burn agriculture; *Piptadenia gonoacantha*; *Tibouchina pulchra*; calcareous soil.

RESUMO

Baseado na análise da estrutura da floresta foi possível caracterizar as fases de crescimento arquitetônico da sucessão de Mata Atlântica sobre solo calcário e identificar tres conjuntos de espécies que constroem as diferentes eco-unidades através do desenvolvimento do mosaico silvigenético. *Cecropia pachystachya* e *C.glaziovii* (Cecropiaceae) formam a eco-unidade pioneira. *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae) e *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae) formam a eco-unidade secundária inicial, e *Schizolobium parahyba* (Leguminosae) conforma uma Eco-unidade secundária inicial no estágio sucessional mais avançado. *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) and *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) formam as eco-unidades secundárias tardias. A definição das

estratégias de regeneração das espécies arbóreas selecionadas apresenta uma sobreposição na sua distribuição ao longo da sucessão, sugerindo um gradiente.

INTRODUCTION

In the last two decades many attempts have been made to group tropical rain forest tree species into ecological (regeneration) groups, trying to refine the well accepted dichotomy 'pioneer-climax' (Swaine et al, 1988). Some important studies are those by Denslow (1980, 1987), Pickett (1983), Thompson (1988), Alexandre (1989), Oldeman et al. (1991), Alvarez-Buylla et al. (1992) and Clark et al. (1992). Whitmore (1996) concludes that "the Swaine and Whitmore dichotomy is a necessary but not a sufficient description of the variety of tree autoecology found in nature" and suggest that the current state of knowledge of tree ecology provides evidence that species have broadly overlapping distributions along a gap-size gradient.

Oldeman (1983; 1986; 1987; 1989; 1990) suggest that the forest dynamics can be analyzed from an architectural point of view, where the growth dynamics are considered as a sequence of architectural growth phases, and can be determined through quantitative analysis along a transect.

The diagnosis of the architectural phase of a system at one level is made by the diagnosis of the architectural "state" of its component systems one level lower. The trees form the skeleton of the forest, with the diagnosis of forest architecture resting on an explanation in terms of its tree architecture. The tree growth process can be diagnosed by the state of tree components and its sequential phases: innovation (tree as seedling); aggradation; biostatic and degradation (Oldeman 1990). Oldeman (1983; 1989) coined the term *eco-unit* (regeneration unit) as a generic term for the basic architectural building block in forest architecture – "every surface on which at one moment in time a vegetation development has begun, of which the architecture, ecophysiological functioning and species composition are ordained by one set of trees until the end".

According to Oldeman (1990), "this circumscription implies that the replacement of the trees automatically entails the death of the forest eco-unit in question, and its replacement by one or more other eco-units. In this way, eco-unit development is treated as a subprocess in succession". During the succession after disturbance, the tendencies are for eco-units to become progressively smaller, finally composing the ultimate and smallest "Chablis Eco-unit", or one-tree gap of the old rain forest.

The forest eco-units can be divided according to size, with their general architecture depending on its origin and on the architecture of its trees. Pioneer trees constitute large eco-units and small ones are made by slow growing shade tolerant tree species. The comparative characteristics of trees, that constitute "pioneer", "late secondary" and "climax" forest patches are based on the Budowski's classification of successional status (1965). In this approach, trees with different successional positions make up different eco-units, which form the forest "successional mosaic" (Oldeman, 1983).

The tree species ordain the eco-unit's architecture and ecophysiology. The diagnosis of the state of a tree in its eco-unit can be achieved using the classification proposed by IUFRO (Leibundgut, 1958 in Oldeman, 1990), where the stand structure is analyzed in four aspects: Stand layer (height class) which defines the layers of the forest (upper, middle, lower); Tree vigour – strongly, average and weakly developed; Crown depth – deep, medium and shallow crowns; and Developmental tendency – linked to forest conversion, because trees of one species may overtop those of another species, which is of utmost silvicultural importance: “fore-runners” with higher growth potential, stationary and “laggers” when grows slower than others. This code is used to classify trees as to their “social position” in the stand, and has been indicated as “dominant”, “co-dominant” or “suppressed”.

The main objectives of this work are to characterize the architectonic growth phases of the Atlantic Forest succession over calcareous soil and characterize the regeneration strategies of the selected species through the succession. This work is based on a previous study (Aidar et al. in prep. 2000a), and supports the study of ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical trees as related with species' successional status (Aidar et al. in prep. 2000b).

MATERIALS AND METHODS

The study area is located in the southeast of Brazil, at the Ribeira de Iguape Watershed, São Paulo State (24°31'43" S and 48°41'09" W), some 380 km southwest from São Paulo City, the largest metropolitan area in South America. The study site characterization and forest survey were presented in details in Aidar et al. (in prep. 2000a). At the study site, three different successional phases regarding time after abandonment of a cropland were sampled, all located juxtaposed at the same slope. Phase I (PI) – 15 years of succession after abandonment of a cropland; Phase II (PII) – with 25 years of succession; and Phase III (PIII) – with more than 36 years of succession.

We adopted a simplified classification proposed by Gandolfi et al. (1995), which is based on Budowski (1965), distinguishing three kinds of tree regeneration strategies or guilds: pioneer species – specialized in occupation of big gaps, demand light for germination and growth, shade intolerant (pioneer from Budowski); early secondary species – specialized in occupation of medium gaps, showing potential germination under shade, but demand light increment to grow, reach maturity and canopy (early secondary from Budowski); and late secondary species – specialized in small gaps and understorey occupation, not necessarily demanding light increment for germination and development, can stay at understorey or reach the canopy (late secondary plus climax species from Budowski).

This classification fits very well with Oldeman's (1983; 1987; 1989) proposition about the forest mosaic development, and avoiding the term “climax”, we propose a simplified approach to analyze forest succession through a physiognomic survey and the characterization of tree's regeneration

strategies. We can recognize three successional phases composed by a substitution of eco-units and its species, as shown in table 1.

eco-unit	pioneer	early secondary	late secondary
regeneration strategy	pioneer species	early secondary species	late secondary species
gap size	large sized gap	intermediate sized gap	small sized gap
architecture	monotonous	diverse	very diverse
specie composition	poor	diverse	very diverse
life time span	short lived ("weed trees")	medium and long-lived	very-long lived
frequency	rather frequent	frequent	less frequent

Table 1 – Architectural analysis of rain forest: forest eco-units characterization (Adapted from Oldeman, 1987).

The analysis of each Forest Successional Phase (or stand) for the definition of the eco-unit composition was made trough the phytossociological survey (Aidar et al. in prep. 2000a). The definition of the "dominant species" in each forest stand was achieved through the analysis of the stand layer (height class distribution) and developmental tendency (Species Relative Dominance – RDoi) presented in Aidar et al. (in prep. 2000a).

Some species, which occur in these different successional phases, were selected for sampling in order to compare their behavior regarding primary nitrogen metabolism (Aidar et al. in prep. 2000b). The criteria for selection followed two main aspects: importance in successional dynamics; and significance in terms of presence in more than one phase and/or characteristic occurrence (e.g. *Cecropia* spp in early secondary forest).

The selected tree species' successional statuses were defined through the analysis of a set of characteristics gathered through observation, species identification and available bibliography (Rizzini 1978; Reitz et al 1978a; 1978b; Inoue et al. 1984; Lorenzi 1992; 1998; Reitz 1966; Siqueira et al. 1997; Leitão Filho et al. 1993; Gandolfi et al 1995; Gandolfi 2000) which define their main morphological features and ecological preferences.

RESULTS

Based on the analysis of the forest form trough the definition of forest eco-units as proposed by Oldeman (1983), it was possible to identify three sets of species which dominate the different eco-units throughout the silvatic mosaic development (Oldeman, 1990).

Cecropia pachystachya and *Cecropia glaziovii* made up the big size Pioneer Eco-unit (Figure 1A Phase I), which reaches maturity around 10 years after abandonment of a cropland and shows a tendency to disappear with the succession development (figure 1A Phases II; III), being substituted by another set of trees which characterize the Early Secondary Eco-unit (Figure 1B Phase II). The first successional phase (PI) characterized at the study site corresponds to a Late Pioneer Stage, where the Pioneer Eco-unit is decaying, as can be seen by the high tree mortality (Aidar et al. in prep. 2000a).

The medium sized Early Secondary Eco-unit is constituted by the tree species *Piptadenia gonoacantha* and *Rapanea ferruginea*, which have life expectancy less than 30 years, both with many individuals (130 ind. ha⁻¹ and 370 ind ha⁻¹, respectively at PII). At PI, this Eco-unit is still developing, but is already dominating the Pioneer Eco-unit. At Phase II, it is fully developed accounting for more than 53% of Total Basal Area of the successional community (Aidar et al. in prep. 2000a). *P.gonoacantha* structures the canopy around 15 m (height avg±s.d = 15.0 ± 5.9m), while *R.ferruginea* occur in the understorey (11.5 ± 3.0m). At PIII, they have already disappeared (Figure 1B).

PIII is dominated by small sized Late Secondary Eco-units, which are made up by *Hymenaea courbaril* (10 ind. ha⁻¹; height 28 m), *Ficus* sp (20 ind. ha⁻¹; height avg±s.d = 17.5 ± 4.9m) and *Aspidosperma ramiflorum* (20 ind. ha⁻¹; height avg±s.d = 18.0 ± 0 m). In addition, the long lived early successional species *Schizolobium parahyba* showed the highest Relative Dominance and Coverage index (50 ind. ha⁻¹; height avg±s.d = 19.1 ± 3.1 m), characterizing another Early Secondary Eco-unit occurring in this late successional stage (Figure 1C).

A characterization of ecological preferences of the species that drive the successional dynamics at the study site is presented in the table 2, including the regeneration strategy classification. For more information about Brazilian phytogeography classification system, see Veloso et al. (1991) and Joly et al. (1999).

The species's occurrence throughout successional phases at the study site (Figure 2) indicates the substitution of the eco-unit and their respective dominant species along successional evolution. The species associated with the different regeneration strategy guilds and the respective eco-units, shows a diverse behavior regarding dominance distribution: Pioneer Species dominates the early pioneer stage and participate of the latter stages (e.g. *Cecropia* in the Phase III; the chablis). Early Secondary Species dominates the Early Secondary stage (Phase II) and participates with high importance in latter stages (e.g. *Schizolobium* in the Phase III). Late Secondary Species dominates the Late Secondary Stages.

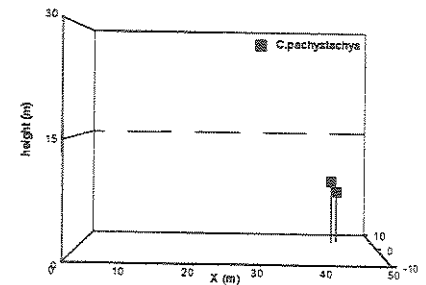
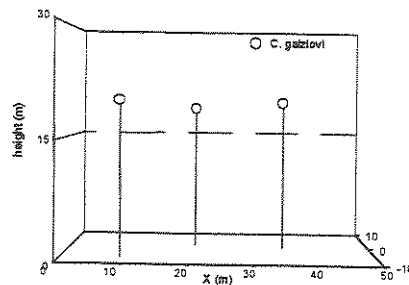
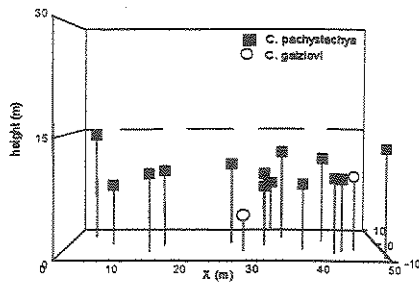
The Figure 3 shows the species dominance distribution (Relative Dominance) along the succession that occurs in the reference site over acidic soil. It is important to note the distribution and dominance of the species *T.pulchra* in the process.

A. Pioneer Eco-unit

Phase I
4.3 % RBA

Phase II
6.5 % RBA

Phase III
0.2 % RBA

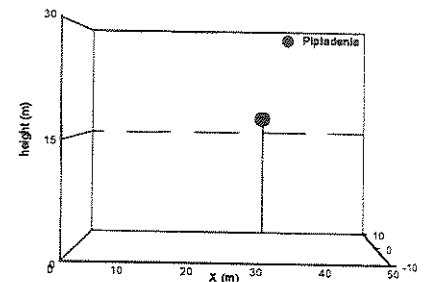
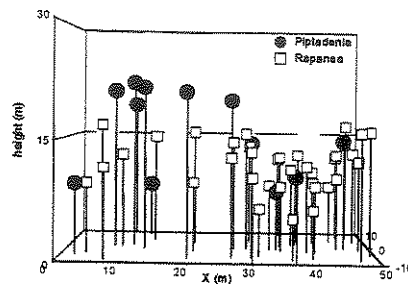
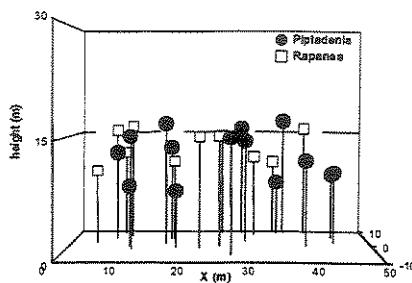


B. Early Secondary Eco-unit

Phase I
28.4 % RBA

Phase II
53.8 % RBA

Phase III
1.0 % RBA



C. Late Secondary Eco-units

Phase I
0 % RBA

Phase II
0 % RBA

Phase III
39.2 % RBA

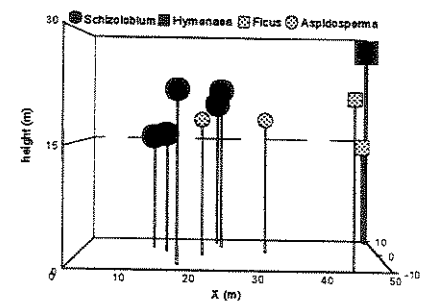


Figure 1 – 3D Transects showing the evolution of Eco-units through successional phases sampled: A – Pioneer Eco-unit, dominated by *Cecropia pachystachya* and *Cecropia glaziovii*; B – Early Secondary Eco-unit; dominated by *Piptadenia gonoacantha* and *Rapanea ferruginea*; C – Late Secondary Eco-units, dominated by *Aspidosperma ramiflorum*, *Ficus* sp and *Hymenaea courbaril*. Also occurring a Early Secondary Eco-unit dominated by *Schizolobium parahyba*. Sample Phases indicates age and Relative Basal Area (% RBA) from dominant species: Phase I – 15 years; Phase II – 25 years; and Phase III – 36+ years.

Table 2 – Characterization of sampled species successional statuses and phenology. Key: RS – Regeneration Strategy: Psp – Pioneer; ESsp – Early Secondary; LSsp – Late Secondary; - no information.

Species	Family	RS	seed		viability (years)	seedling		
			size (cm)	dispersal		production	germination	shade tolerance
<i>Cecropia glaziovii</i> Snethage	Cecropiaceae	Psp	small (< 1)	zoocory	Nov - Feb	long (2)	light	no
<i>Cecropia pachystachya</i> Trec.	Cecropiaceae	Psp	small (< 1)	zoocory	May - Jun	long (2)	light	no
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blum.	Ulmaceae	Psp	small (< 1)	zoocory	Jan - May	long (2)	light	no
<i>Vernonia polyanthes</i> Less.	Asteraceae	Psp	very small	wind	-	short	light	no
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC) Kiaerskow	Myrtaceae	ESsp	small	zoocory	Mar - May	-	-	some
<i>Guapira opposita</i> (Vellozo) Reitz	Nyctaginaceae	ESsp	small (< 1)	ornitocory	Jul - Jan	-	-	yes
<i>Inga marginata</i> Willdenow	Leguminosae	ESsp	small (1)	wind/zoocory	Mar - May	short	light	no
<i>Myrcia cf. rostrata</i> DC	Myrtaceae	ESsp	small (< 1)	ornitocory	Jan onwards	short	-	some
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Martius) Macbride	Leguminosae	ESsp	medium (1 - 2)	wind	Aug Oct	short	light/dark	some
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz et Pav.) Mez.	Mysinaceae	ESsp	small (< 1)	ornitocory	Oct - Dec	short	light/dark	no
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	Leguminosae	ESsp	medium (2 -3)	wind	Sep - Dec	long (> 2)	light/dark	no
<i>Tetrorquideum rubrivenium</i> Poeppig	Euphorbiaceae	ESsp	-	-	Feb - Mar	-	-	-
<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	Melastomataceae	ESsp	very small	wind	Feb - Mar	very low	light	some
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> M. Arg.	Apocynaceae	LSsp	large (5-6)	wind	Jul - Sep	low	-	yes
<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	Sapotaceae	LSsp	small (1 - 2)	ornitocory	Jul - Aug	-	dark	yes
<i>Hymenaea courbaril</i> (Hayne) Lee	Leguminosae	LSsp	medium (3)	zoocory	Jul - Dec	long (2)	dark	yes
<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez.	Lauraceae	LSsp	small (< 1)	ornitocory	Jan - Apr	low	dark	yes
<i>Ocotea catharinensis</i> Mez.	Lauraceae	LSsp	medium (1 - 2)	gravity	May - Aug	low	dark	yes
<i>Roupala brasiliensis</i> Klotz.	Proteaceae	LSsp	medium (2-3)	wind	Mar - Jun	low	-	yes

Table 2 – Cont. Key: EG – evergreen; SD – semi-deciduous; DC – deciduous. ODF – Ombrophylous Dense Forest; OMF – Ombrophylous Mixed Forest; SF – Seasonal Forest; - no information.

Species	leaf	Flower	growth rate	life-span (years)	height (m)	trunk (cm) diameter	wood	VAM	nodules	distribution
<i>Cecropia glaziovii</i>	EG	Aug - Sep	very fast	short < 20	15	15	hollow	high	no	ODF
<i>Cecropia pachystachya</i>	EG	Sep - Oct	very fast	short < 30	30	30	hollow	high	no	ODF
<i>Trema micrantha</i>	EG	Sep - Jan	fast	short < 30	12	40	light	-	no	ODF; SF
<i>Vernonia polyanthes</i>	EG		very fast	very short < 8	4 - 5	shrub	light	-	no	ODF; Cerrado
<i>Campomanesia guaviroba</i>	EG	Oct - Dec	fast	-	12 - 20	50	medium	-	no	ODF; SF
<i>Guapira opposita</i>	EG	Jul - Jan	very slow	-	20	60	soft	-	no	ODF; SF; Restinga
<i>Inga marginata</i>	SD	Oct - Feb	fast	-	15	50	light	-	yes	ODF; SF
<i>Myrcia cf. Rostrata</i>	SD	Nov - Dec	fast	-	12	25	medium	-	no	all formations
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	SD	Sep - Jan	fast	short < 50	25	50	medium	high	yes	ODF; SF
<i>Rapanea ferruginea</i>	EG	May - Jun	fast	-	15	40	light	-	no	ODF
<i>Schyzolobium parahyba</i>	DC	Sep - Dec	very fast	medium > 50	30	100	light	low	no	ODF
<i>Tetrorquideum rubrivenium</i>	EG	Sep - Oct	fast	-	20	60	medium	-	no	ODF; SF
<i>Tibouchina pulchra</i>	EG	Dec - Feb	slow	short < 50	15	40	medium	medium	no	ODF
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	DC	Sep - Nov	slow	very long	30	100	heavy	low	no	ODF
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	EG	Jan - Feb	slow	long	18 - 20	60	heavy	-	no	ODF
<i>Hymenaea courbaril</i>	SD	Oct - Jan	slow	very long	30	100	heavy	low	no	ODF; SF
<i>Nectandra megapotamica</i>	EG	Aug - Oct	slow	long	25	80	heavy	-	no	ODF; OMF; SF
<i>Ocotea catharinensis</i>	EG	Oct - Jan	slow	long	30	100	heavy	-	no	ODF; OMF
<i>Roupala brasiliensis</i>	DC	Dec - Mar	slow	long	20	80	heavy	-	no	ODF

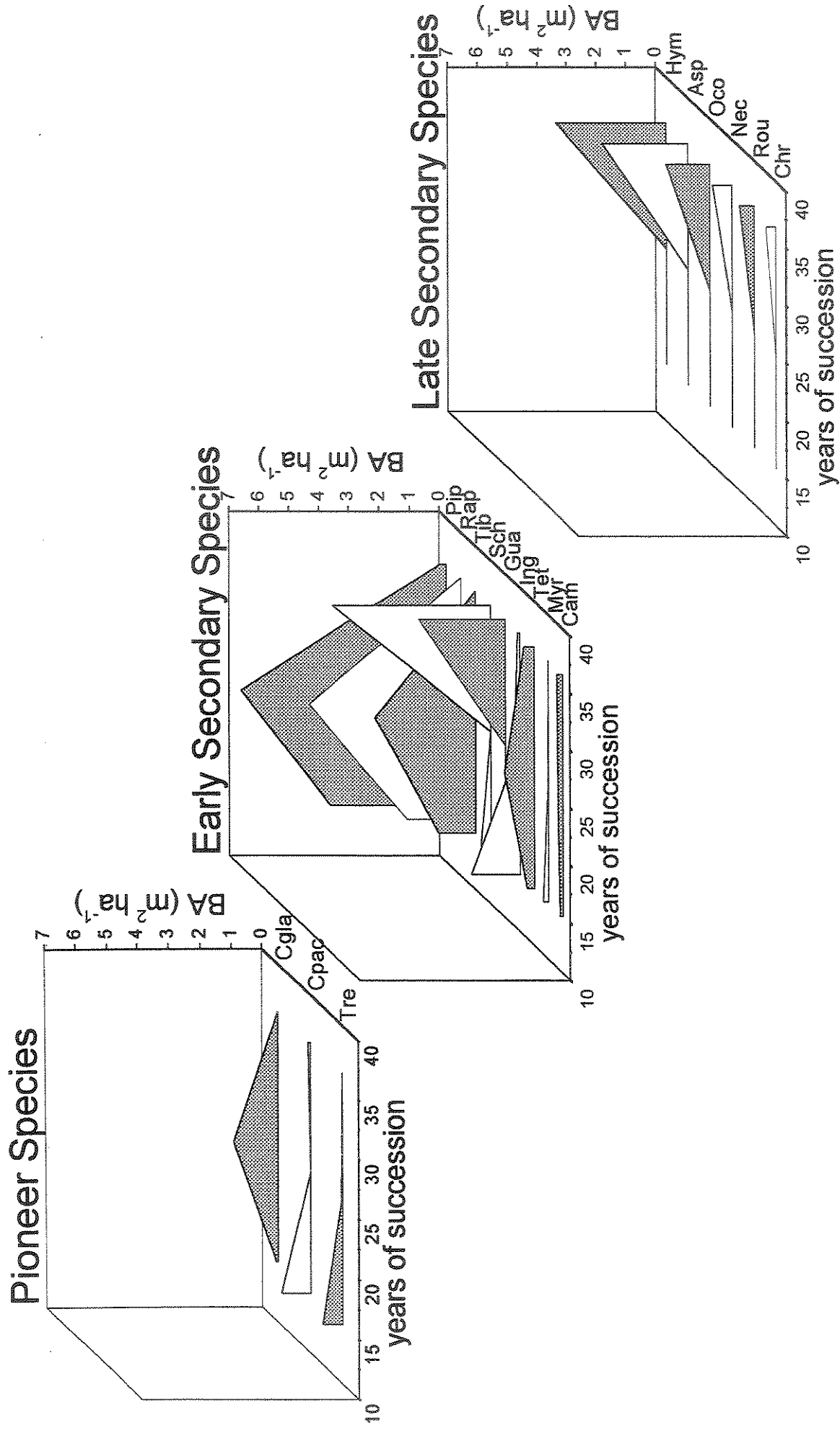


Figure 2 – Successional statuses and distribution (BA – Basal Area $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) of selected species along succession (age in years).

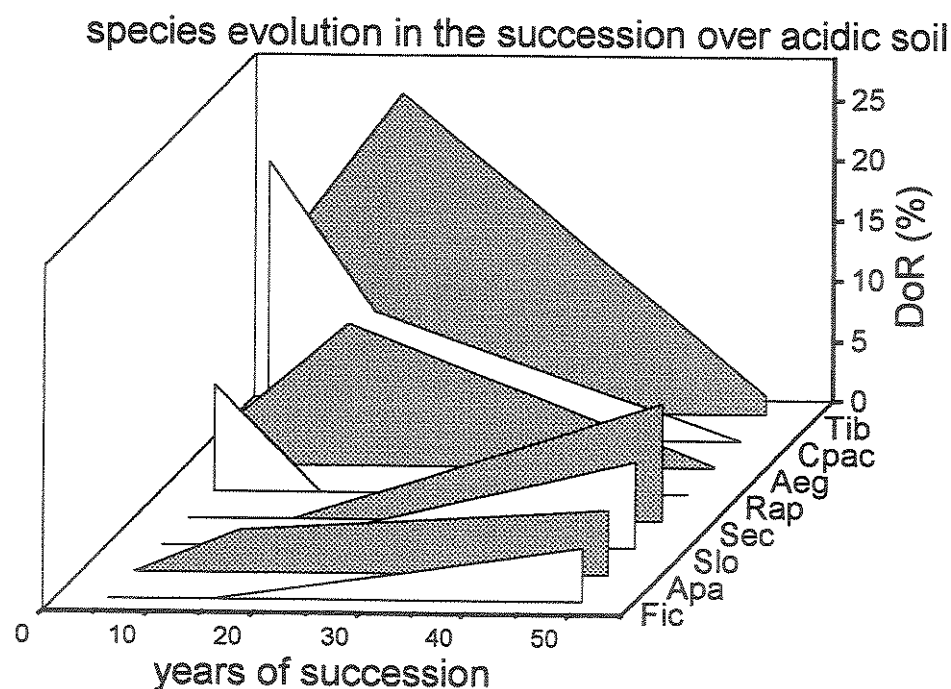


Figure 3 – Species evolution in the succession over acidic soil nearby the study site. Species Key: Aeg – *Aegiphila sellowiana* (Verbenaceae; early secondary); Apa – *Aparisthimum cordatum* (Euphorbiaceae; late secondary); Cpac – *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae; pioneer); Fic – *Ficus gomeleira* (Moraceae; late secondary); Rap – *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae; early secondary); Sec – *Securinea guaraiuva* (Euphorbiaceae; late secondary); Slo – *Sloanea guianensis* (Eleocarpaceae; late secondary); Tib – *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae; early secondary). (Adapted from Torrezan, 1995).

DISCUSSION

The sampled Phase I was considered a Late Pioneer Stage and can be classified as a surrendering Pioneer Eco-unit which began to be replaced by a medium sized Eco-unit, favoring the fragmentation of the larger eco-units into smaller ones (Oldeman, 1990). This is caused both by aging and shading of these pioneer species by early secondary tree species, which grew underneath the former canopy.

The Phase II sampled at the study site clearly shows a mature Early Secondary Eco-unit, which is dominated by *Piptadenia gonoacantha* that build the forest canopy. *Rapanea ferruginea* is a co-dominant species that predominates at the understorey.

The Phase III shows some different Late Secondary Eco-units, dominated by different species e.g. *Aspidosperma ramiflorum*, *Ficus sp* and *Hymenaea courbaril*. The occurrence of *Schizolobium parahyba* that regenerates in medium sized gaps suggests that the forest suffered anthropogenic impacts (probably by timber extraction decades ago) and/or gaps were open through natural processes. It is of interest to note that after the end of the phytosociological survey, we went back to the study site and we observed that one of the individuals of the species *S.parahyba* died and another was dying, suggesting that this Early Secondary Eco-unit was already in decaying process.

After abandonment of a slash-and-burn crop field, the dynamics of secondary succession in the study area through the eco-unit development (Figure 4) is summarized as follows.

Succession starts with the colonization of herbaceous and shrubby species from the “seed rain” and/or remnant of the soil seed bank. This early pioneer stage (not inventoried at the study site) is formed by a Shrubby Eco-unit composed mainly by *Vernonia polyanthes* (Asteraceae), which reaches maturity around the third or fourth year of growth. Under the weak land-cover caused by these shrubs, occurs the germination of seeds from pioneer trees that arrived through the seed rain and/or from the soil seed bank. The seedling establishment and growth constitute a new successional stage characterized by the large Pioneer Eco-unit. This is, in turn, replaced by another set of species that make up the medium sized Early Secondary Eco-units. As the succession progress, the trend is to further eco-unit fragmentation, leading to a substitution of this last Eco-unit by small sized Late Secondary Eco-units. Each of these successional stages can form gaps through a tree fall (or its parts), especially in the later stages, inducing the colonization of pioneer and/or secondary species, according the gap size, resuming the forest regeneration cycle.

Nevertheless, the selected species that were classified in the three successional guilds (table 2) showed an overlapping distribution along succession (figure 2), characterizing the gap-size gradient proposed by Whitmore (1996).

In spite of the fact that both *Cecropia* are pioneer species, they have significant dissimilar behavior concerning life span and number of individuals. *C. pachystachya* occurs in populations with many individuals (PI - 140 ind. ha⁻¹) growing less than 15 m high (height avg. ± sd = 10.1 ± 2.2 m at PI) and showing a short life-span. In addition, it can regenerate in a “one tree gap” (the Chablis) as exemplified by its occurrence in PIII (Figure 2 A). *C. glaziovi* grows slower but reaches up to 20 m high (PII – 19.5 ± 0.6m), showing populations with less individuals (PII – 30 ind. ha⁻¹) but with a longer life-span, approaching early secondary patterns (Figure 1A and 2A). Regarding phenology, all pioneer species are evergreen but show disjunction in periods of flowering and fruit production.

Early Secondary Species show differentiation in their distribution and life span, comprising at least three overlapping groups: *Myrcia*, *Inga*, *Campomanesia* and *Tetrorquideum* – the importance decreases through stages. The group consisting of *Piptadenia*, *Rapanea* and *Tibouchina* increases in

importance during early succession and disappear in late stages. *Guapira* and *Schizolobium* that showed increase in importance at later stages, approaching late secondary patterns (Figure 2B), compose the third group. Only the latter species shows leaf deciduousness, while *Piptadenia* and *Myrcia* are semi-deciduous. The patterns regarding reproductive phenology are similar among early secondary Leguminosae species, with predominance of flowering in spring and summer and fruit production in winter. The other early secondary species (non-Leguminosae) show no similarity regarding reproductive phenology.

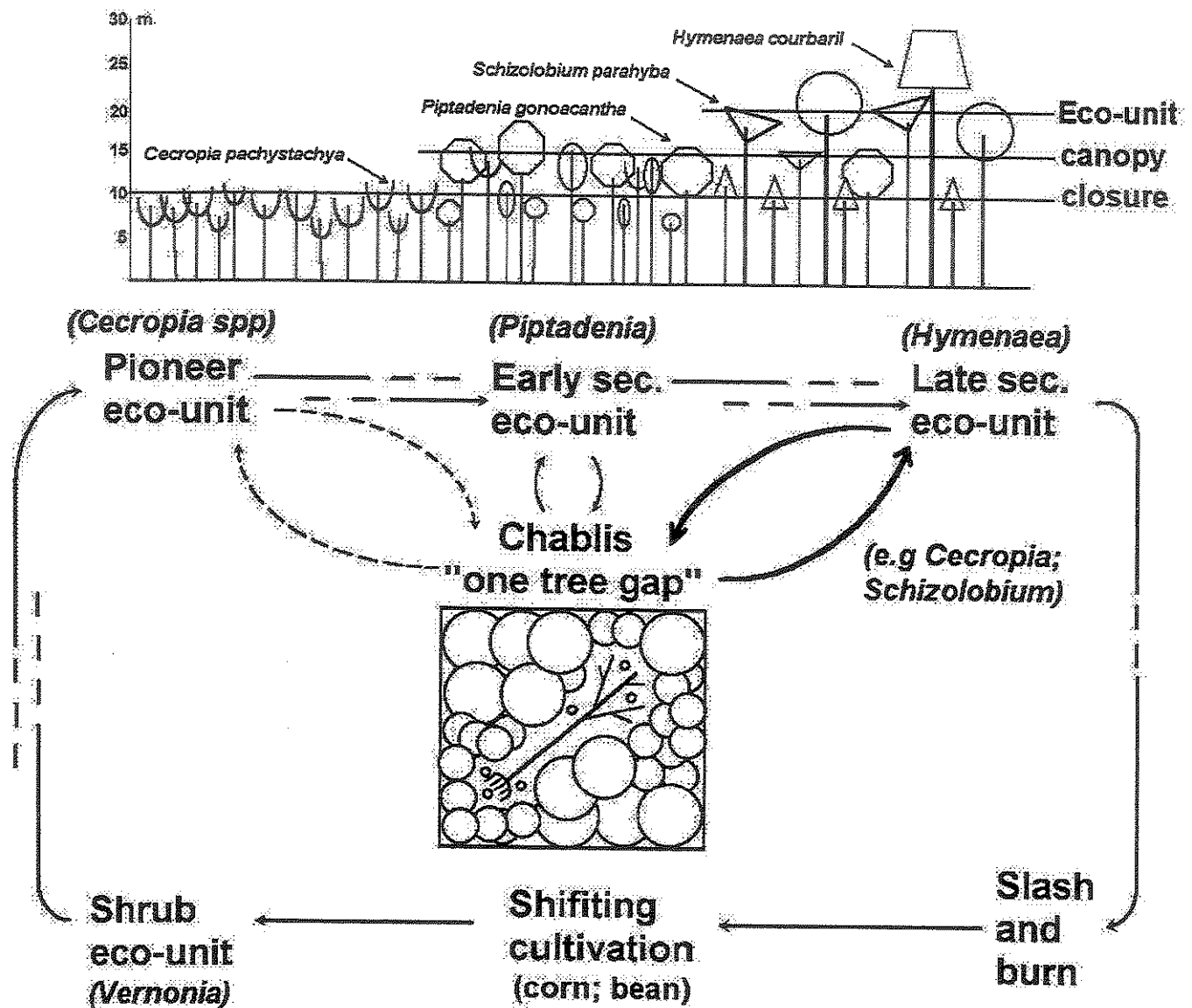


Figure 4 – Schematic silvicultural mosaic development, showing the substitution of eco-units along succession after slash and burn agriculture at the study site. Note the evolution of eco-unit canopy closures and the substitution of the species along successional evolution.

Late Secondary Species show almost the same behavior that increase in importance at late stages, except for significant difference in Relative Basal Area (Figure 2C). Only *Aspidosperma* and *Roupala* show leaf deciduousness, while reproductive phenology show a similar pattern among species, with predominance of flowering during spring and summer and fruit production during autumn and winter.

Among the environmental factors that influence plant growth and survival in tropical forests, light availability is the resource that most frequently limiting growth, survival and reproduction. The photosynthetic responses to contrasting light environment in tropical forests provide examples of adaptive specialization and plasticity. The photosynthetic apparatus of species in the shaded understorey show maximization of quantum yield, light absorption and sunfleck utilization, while minimizing respiratory costs associated with high photosynthetic capacity. On the other hand, species growing in open environments maximize carbon gain through a high photosynthetic capacity, high stomatal conductances, increased light saturation points and increased capacity for photoprotection (Chazdon et al. 1996).

Strauss-Debenedetti et al (1996) suggest that there is almost universal consensus that early successional species exhibit high photosynthetic rates in high light, but the converse is not a necessarily true. Seedlings of late successional species do not exhibit large increase in photosynthesis when grown under high irradiances. These authors indicate that the existing data are far from conclusive, indicating that acclimation occurs in pioneers and in some late successional species. In addition, they suggest that the future work should expand the baseline data on species' acclimation characteristics and under an integrated whole-plant approach.

Medina (1998), summarizing the literature from the last 15 years about the effect of light intensity on the growth of rainforest tree seedlings, indicates that: independently of successional status, survival and growth rates of all species are lower under light regimes similar to those prevalent in the understorey of tropical rain forest; photosynthetic traits of species classified as late successional are generally less plastic than those of species classified as early successional or pioneers; and there appears to be a continuum in shade tolerance among tropical forest trees. The author concludes that although light intensity in the forest understorey is the main driving force selecting shade tolerant species, the interactions between light intensity and the others ecophysiological factors produce a multidimensional space, and that the species are distributed within that space in a continuum fashion rather than distinct groups. In addition, he indicates that the survival of seedlings in the forest understorey cannot be inferred from the gas exchange properties of the leaves alone, but from the carbon balance of the whole individual under natural conditions, and that this kind of study is still scarce in the literature.

The aspects presented above exemplify the difficulty to classify species according their ecological groups. Many authors suggest different classification proposals based in concepts that not always are the same (e.g. Budowsky, 1965; Denslow, 1987; Sawine et al, 1988; Whitmore 1989; Oldeman et al., 1991). Gandolfi (2000) suggests that the better strategy to do this should be a species' long-term accompaniment in permanent plots in their natural environment. However, this "ideal" procedure is not always possible, and the classifying process might use the available information.

Here, we used the classification based in Budowski (1965) proposed by Gandolfi (1995) because it is the most comprehensive approach idealized for the southeastern Brazilian Forests.

Three cases in our species' classification exemplify the enormous difficulty to separate species into ecological groups.

- * *Guapira opposita* (Nycatginaceae) has the widest geographical dispersion among the Atlantic Forest Species, occurring in 52% of the 63 analyzed sites (Siqueira, 1994). In our study area, *G.opposita* showed higher occurrence in the understorey of the late successional phase, suggesting that its ecological preferences fits better among the Late Secondary Species. On the other hand, another two studies classified the species into the Early Secondary guild (Gandolfi, 1991; 2000). A discussion with researchers reached the conclusion that *G.opposita* is an Early Secondary Species (R.Rodrigues, pers. comm.)
- * 2. *Schizolobium parahyba* (Caesalpiniaceae) is considered in some studies as a long-lived Pioneer Species. A study realized about its germination, growth, photosynthesis and carbon allocation (Souza, 1996) indicates that the species did not show photosynthetic taxes consistent with the expected early successional behaviour, but did so regarding germination and growth. In addition, under natural shade treatment, the species showed a marked increase of photosynthetic capacity, suggesting that some degree of shading is beneficial. The study concluded that the physiological characteristics clearly contrasted between the extreme groups (Pioneer – Climax), but species with intermediate response was not easily classified into the ecological groups. We consider here that *S.pahayba* is an Early Secondary Species.
- * *Tibouchina pulchra* is considered in some studies as a Pioneer Species (Leitão Filho et al. 1993; Pompéia 1997). In a study conduced by Torezan (1995), besides the author also considered it as a Pioneer Species, his results indicates that *T.pulchra* is not dominant in the Pioneer stage (5 years of succession after abandonment of crop field) studied if we consider the Relative Dominance, and it is so in the Early Secondary stage (15 years in age) (Aidar et al. in prep. 2000a). Another study, carried out by Moraes (1999) about the photosynthetic characteristics of *T.pulchra*, indicates that its photosynthetic saturation point is below 300 $\mu\text{mol fotons PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (PAR - photosynthetic active radiation), which is lower than the expected value for Pioneer

Species (around 400 $\mu\text{mol photons PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Our results indicated that *T.pulchra* reached the highest values for Relative Dominance and Coverage Index in the early secondary phase (25 years after abandonment of crop-field). Two aspects to consider are the very small seedling size (< 1mm) dispersed by wind and that the seedling grows slow. *T.pulchra* colonize an open area at the same time of the pioneer species, and because the seedling's slow growth, it will occur in a dominated position, below the canopy produced by the pioneer species. Considering all these aspects, we consider in this study *T.pulchra* as an Early Secondary Species.

BIBLIOGRAPHY

- Aidar MPM, Godoy RFL, Bergmann J, Schmidt S, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000a) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil.
- Aidar MPM, Schmidt S, Moss G, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000b) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics. *Submitted Oecologia*.
- Alexandre DY (1989) Dynamiques de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Editions ORSTOM, Paris.
- Alvarez-Buylla ER & Martinez-Ramos M (1992) Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax–pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80:275-490.
- Barbour MG, Burk JH & Pitts WD (1987) Terrestrial plant ecology. Benjamin/Cummings Publ. Co. Inc. 634p.
- Budowski G (1965) Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42
- Budowski G (1970) The distinction between old secondary and climax species in tropical central american lowland forests. *Tropical Ecology* 11(1):44-48
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N., 1996 - Photosynthetic responses of tropical forest plants of contrasting light environments. In: Mulkey SS, Chazdon RL & Smith AP (Ed). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall. NY. pp. 5-55.
- Clark DA & Clark DB (1992) Life history diversity of canopy emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62:315-344.
- Denslow (1980) Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* 12 (suppl.):47-55
- Denslow JS (1987) Tropical Rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18:431-451.

- Gandolfi S (1991) Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, Município de Guarulhos, SP. Master Degree Dissertation, Campinas State University, São Paulo, Brazil. 232p.
- Gandolfi S (2000) História Natural de uma Floresta Estacional Semidecidual no Município de Campinas (São Paulo, Brasil). PhD Thesis. Insitut of Biology. State University of Campinas, São Paulo, Brazil.. 520p.
- Gandolfi S, Leitão Filho HF & Bezerra CLF (1995) Levantamento florísitico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4):753-767
- Inoue MT, Roderjan CV, Kuniyoshi YS (1984) Projeto madeira do Parana. Curitiba: FUPEF, 260p.
- Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, Mcgrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira A A, Pott A, Rodal MJN & Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51 (5/6):331-348.
- Leitão Filho HF, Pagano SN, Cesar O, Timoni JL & Rueda JJ (1993) Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão. Paulista State University Ed/University of São Paulo Ed. 184p.
- Lorenzi H (1998) Árvores brasileiras. Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol 2. Nova Odessa. Ed. Plantarum. 368p.
- Lorenzi H (1992) Árvores brasileiras. Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Nova Odessa. São Paulo, Brazil. Ed. Plantarum. 352p.
- Medina E (1998) Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth. *Oecologia Brasiliensis* 4:23-44
- Moraes RM (1999) Fotossíntese líquida e respostas bioindicadoras da poluição aérea em indivíduos jovens de *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae), em Cubatão, SP. PhD Thesis. Institute of Bioscience, University of São Paulo. 93p.
- Oldeman RAA & Van Dijk J (1991) Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In:Gomes-Pompa, A.; Whitmore, T.C. & Hadley, M. (Ed.). Rain forest regeneration and management. Man and Biosphere series. v 6 UNESCO/The Parthenon Publish. Group. p.21-66.
- Oldeman RAA (1990) Forests: Elements of Silvology. Speinger-Verlag. Berlin. 624p.
- Oldeman RAA (1989) Dynamics in tropical rain forests. In: Holm-Nielsen, L.B.; Nielsen, I.C. & Balslev (Ed.). Tropical Forests. Botanical, dynamics, speciation and diversity. Academic Press. London. 380p.
- Oldeman RAA (1987) Tropical forest: the ecosystems. In: Bensekom, C.F. Van.; Goor, C.P. Van. & Schmidt,P. (Ed.). Wise utilization of tropical rain forest lands. Tropenbos Scientific Series 1. The Tropenbos Programme. cap.2.
- Oldeman RAA (1986) Forest ecology for silvicultural design. Parts 1, 2, 3. Dept. Silviculture and Forest Ecology. Wageningen Agricultural University. 640p.

- Oldeman RAA (1983) Tropical rain forest, architecture, silvigenes and diversity. In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (Ed.). Tropical rainforest: Ecology and Management. Blackwell Scientific Publ. p.139-150
- Pickett STA (1983) Differential adaptation of tropical species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 23:68-84
- Poméia SL (1997) Sucessão Secundária da Mata Atlântica em áreas afetadas pela poluição atmosférica, Cubatão, São Paulo. PhD Thesis. Institute of Bioscience, University of São Paulo. 203p.
- Reitz PR (1966 -1984) - Flora Ilustrada Catarinensis. CNPq/IBDF/HBR. Itajaí, Brazil.
- Reitz PR, Klein RM, Reis A (1978a) Projeto Madeira de Santa Catarina. *Sellowia* 30:1-320
- Reitz PR, Klein RM, Reis A (1978b) Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. *Sellowia* 34:1-525
- Rizzini CT (1978) Árvores e madeiras úteis do Brasil. Manual de dendrologia brasileira. Ed. Edgard Blücher. SP. 304p.
- Siqueira JO, Carneiro MAC, Curi N, Rosado SCS & Davide AC (1998) Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107:241-252
- Siqueira MF (1994) Análise florística e ordenação de espécies arbóreas da Mata Atlantica através de dados binários. Master Degree Dissertation. Biology Institute. Campinas State University. Campinas, São Paulo, Brazil.
- Souza RP (1996) Germinação, crescimento, atividade fotossintética e translocação de compostos de carbono em espécies arbóreas tropicais: estudo comparativo e influência de sombreamento natural. PhD.Thesis. Institute of Biology. State University of Campinas. 300p.
- Strauss-Debenedetti S (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: Mulkey SS, Chazdon RL & Smith AP (Ed). Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall. NY. pp. 162-186
- Swaine MD & Whitmore TC (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Thompson WA, Stocker GC & Kriedemann PE (1988) Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana* F. Muell., a rain forest tree with broad tolerance to sun and shade. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:299-315.
- Torezan JMD (1995) Estudo da Sucessão Secundária, na Floresta Ombrófila Densa Submontana, em Áreas Anteriormente Cultivadas pelo Sistema de "Coivara", em Iporanga - SP. Master Degree Dissertation, Paraná Federal University, Curitiba, Brazil.
- Veloso HP, Rangel Filho ALR & Lima JCA (1991) Classificação da Vegetação Brasileira, adaptada a um sistema universal. MEFP/IBGE/DRNEA, RJ. 123p.

- Whitmore TC (1996) A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *In*: Swaine, M. D. (ed.) Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Man and Biosphere series vol. 17. UNESCO/Parthenon, Paris. pp. 3-39.
- Whitmore TC (1989) Changes over twenty-one years in the Kolonbangara Rain Forest. *Journal of Ecology* 77:469-483

Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees.

III. Regeneration strategy guilds and nitrogen use characteristics.

Marcos P.M. Aida^{1*}; Susanne Schmidt²; Gordon Moss²; George R. Stewart³ & Carlos A. Joly⁴

¹ Plant Physiology and Biochemistry Section – Institute of Botany, São Paulo, Brazil; * Author for correspondence - PB 4005, SP, 01061-970, Brazil; maider@uol.com.br; fax 5511 8665763

² Department of Botany, The University of Queensland, Australia

³ Faculty of Science, The University of Western Australia

⁴ Department of Botany – State University of Campinas, Brazil

ABSTRACT

The patterns of N utilization in an Atlantic Forest successional community in southeastern Brazil were assessed to characterize the plant strategies involved in N acquisition, transport and assimilation. Tree species that drive the secondary succession dynamics after slash-and-burn agriculture over an eutrophic calcareous soil were studied. A diagnostic pattern was observed within regeneration strategy guilds. Pioneer species had both high leaf nitrate reductase activity (NRA) and xylem sap nitrate (NO_3^-) content, moderate leaf nitrogen (N) and xylem sap Low molecular weight nitrogenous compounds (LMNC), transporting mainly asparagine (ASP-N) and NO_3^- . Early secondary leguminous species had high leaf N content but moderate NRA, xylem sap contained moderate amounts of NO_3^- but consisted mainly of asparagine, dijenkolic acid (DJE-N), ureides (UR-N) or lysine (LYS-N). Early secondary non-leguminous species had an intermediate amount of LMNC where mainly glutamine (GLN-N) and arginine (ARG-N) were transported, low leaf N content, leaf NRA and xylem sap NO_3^- content. Late secondary species had low leaf N content and leaf NRA, xylem sap contained high amount of nitrogenous compounds where mainly ASP-N and ARG-N were transported. *Guapira opposita* (Nyctaginaceae), an early secondary species that had high leaf N content, moderate NRA but which transported mainly NO_3^- in the xylem sap suggesting that NO_3^- may have a function in osmotic relations in this species. Leaf $\delta^{15}\text{N}$ average values for the species ranged from - 0.64 in *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae) to 4.15 in *Chrysophyllum inornatum* (Sapotaceae). These values showed a tendency to increase along successional evolution when considering both the regeneration strategy guilds and the species occurring in the different successional phases. The results indicate that the primary N metabolism characteristics can be used as an additional ecophysiological tool for help in the classification of tropical forest tree species into ecological or regeneration guilds.

KEY WORDS: neotropical forest trees; forest secondary succession; regeneration strategy guilds; slash-and-burn agriculture; nitrogen primary metabolism; nitrogen use strategies; nitrate, ammonium and N fixation; leaf N characteristics; xylem sap composition; leaf $\delta^{15}\text{N}$.

RESUMO

Foram avaliados os padrões de utilização de N em uma comunidade sucessional da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, procurando caracterizar as estratégias envolvidas na aquisição transporte e assimilação de N. Foram estudadas as espécies arbóreas que caracterizam a dinâmica de sucessão secundária após agricultura de sobrevivência (roça) sobre solo calcário eutrófico. Um padrão diagnóstico foi observado dentre as classes de estratégia de regeneração. As Espécies pioneiras apresentaram altas atividade de nitrato reductase foliar (ANR) e conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema (NO_3^- SX), moderados conteúdos de N foliar (Nf) e compostos nitrogenados de baixo peso molecular na seiva do xilema (CNBP), transportando neste último principalmente asparagina (ASP-N) e NO_3^- . As espécies leguminosas secundárias iniciais apresentaram alto conteúdo de Nf, moderadas ANR e NO_3^- SX, transportando principalmente of ASP-N, ácido djenkólico (DJE-N), ureídeos (UR-N) ou lisina (LYS-N). Espécies secundárias iniciais não leguminosas apresentaram nível intermediário de CNBP, compostos principalmente por glutamina (GLN-N) e arginina (ARG-N), baixos conteúdos de Nf e NO_3^- SX e baixa ANR. As espécies secundárias tardias apresentaram baixo conteúdo de Nf e ANR, alta concentração CNBP, transportando principalmente ASP-N e ARG-N. *Guapira opposita* (espécie secundária inicial; Nyctaginaceae) apresentou alto conteúdo de Nf, moderada ANR, transportando principalmente NO_3^- na seiva do xilema, sugerindo que este último pode ter função na regulação osmótica nos tecidos dessa espécie. Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ foliar nas espécies estudadas variou entre -0.64 em *Cecropia pachystachya* (Cecropiaceae) e 4.15 em *Chrysophyllum inornatum* (Sapotaceae). Levando em consideração tanto as estratégias de regeneração quanto ao conjunto de espécies que ocorrem em cada uma das fases de sucessão estudadas, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ apresentaram tendência de elevação ao longo da evolução sucessional. Os resultados indicam que a caracterização ecofisiológica do metabolismo de N configura uma ferramenta adicional para a classificação das espécies arbóreas tropicais nas diferentes estratégias de regeneração.

INTRODUCTION

One issue of major concern is the effect of human impacts on the global N cycle. The rate of N input in terrestrial ecosystems have already doubled due to human activities, and this is continuing to rise, causing serious impacts on ecosystems on the global scale. Results of the constantly increasing global N input are: (a) increasing greenhouse effect; (b) losses of soil nutrient; (c) soil, stream and lake acidification; (d) increased carbon storage in terrestrial ecosystems; (e) and losses of biodiversity, especially of plants adapted to poor soils. (Vitousek et al. 1997; Nilsson et al. 1995).

Vitousek et al. (1997) pointed out that plant communities vary in their capacity to retain added N, and that we still lack a fundamental understanding of how and why N-retention processes vary

among the different ecosystems. Information is needed on the relationship of N supply, microbial associations, physiological and ecological mechanisms that regulate plant growth, and species composition of plant communities (Nordin 1998). This later author emphasizes that N storage in perennial species, N transport within plants and N uptake capacity are central features to improve understanding of N utilization process in plants and plant communities.

Nitrogen is available for terrestrial higher plants in different forms, that including inorganic N (NO_3^- and NH_4^+), gaseous forms of N (NO_x , NH_4^+) and N_2 (via symbiotic N_2 fixation) and organic N (e.g. amino acids, peptides and proteins) (Näsholm et al. 1998; Schmidt et al. 1999). Both NH_4^+ and NO_3^- have long been assumed to be the major source of N taken up by roots of higher plants (Stewart 1991; Stewart et al. 1993), but there is increasing evidence that low molecular weight organic N in the form of amino acids is an important N source across a wide range of climatic and edaphic conditions (Kielland 1994; Chapin 1995; Raab et al. 1996; Schmidt et al. 1997;1999; Näsholm et al. 1998). High molecular weight organic N can be assimilated by some mycorrhizal fungi allowing their plant partners to access protein and peptide-N (Bajwa et al. 1985; Read 1991; Turnbull et al. 1995).

However, little is known about plant N sources in many tropical and subtropical communities since most studies have been carried out in cooler climate ecosystems. It has been suggested that the tropical forest floor contains at least 50% and as much as 80% of the N in the system and that the soil pool size is therefore large relative to annual turnover (Anderson et al. 1991). Attiwill et al. (1993) concluded that up 25% of the organic matter pool can be mineralized in tropical forests per year and that nitrification is not inhibited in many acidic forest soils. This notion contrasts with previous ideas that nitrification is low in late successional systems due to low soil pH and/or allelopathic effects on nitrifying organisms (Jordan 1979; Vitousek et al. 1982). The greater N turnover in many tropical forests results in a more open N cycle causing greater enrichment in ^{15}N (Martinelli et al. 1999)

Högberg (1997) addressed the natural abundance of ^{15}N in soil-plant systems highlighting that the fractionation in the content of ^{15}N in plant tissue may occur as a consequence of biological and physiochemical processes. The author also suggests that because the complexity of these processes, data on $\delta^{15}\text{N}$ can only be used alone when certain requirements are met, e.g. when a clearly discrete N source in terms of amount and isotopic signature is used. An example of this situation is the work carried out by Erskine et al. (1998) in the subantarctic Macquaire Island, Australian Southern Ocean.

Stewart et al. (1999) examined the variation in $\delta^{15}\text{N}$ in species of Australian plant communities indicating that the most enriched values are associated with sites where there is significant input of animal-derived N, and the most depleted ^{15}N values are found at remote sites. The authors also indicate that there are groups of species that always tend to have higher $\delta^{15}\text{N}$ values, and those that always tend to have lower values. The best example of the former situation in Australia, is species

from the non-mycorrhizal family Proteaceae. With respect to mycorrhizal species, normally found to be depleted in ^{15}N , the authors suggest that these species utilize organic N in the litter and that this N source is depleted relative to soil mineral N. In addition, the authors hypothesized that species differences in N isotope signatures relate more to physiological differences in root functioning rather than being indicative of differences in the exploitation of soil nitrogen sources.

Other important consideration of plant N source utilization include ionic effects on cellular and rhizosphere pH regulation since NO_3^- and NH_4^+ may account for up to 80% of the total ions taken up by roots (Marschner 1995). With few exceptions plants grow better with mixed supply of both forms of inorganic N, with the optimal proportions depending on the total concentrations supplied (Gutschick 1981; Marschner 1995). Environmental and genetic factors play an important role in plant N source utilization since costs for assimilation differ between N sources (Raven et al. 1976; Pate 1983) and species abilities to assimilate N sources also differ (Stewart 1991). Eviner et al. (1997) suggest that species differ markedly in their preference for N sources and that these reflect the prevalent form of available nitrogen. The costs for N assimilation can be ranked as following: N_2 fixation > NO_3^- > NH_4^+ > amino acid-N (Pate 1983; Chapin et al. 1993; Raab et al. 1996). Assimilation of complex organic N via mycorrhizal associations infers costs for maintenance of the symbiosis ranging from 5 to 30% of assimilated carbon (Norton et al. 1990; Erland et al. 1991).

The essential characteristic of shifting cultivation is that an area of forest is cut, burned and used to grow subsistence crops for several years without tilling the soil (named "roça" in Brazil). However cropping diminishes on-site mechanisms of regeneration, and in abandoned areas the principal way for woody species to reestablish is by seed dispersal. In the studied area, the "roças" are usually small (less than 1 ha) and seed dispersal distances are therefore short. During the recovery phase, ecosystem function does not appear to be severely disrupted, and abandonment "roças" behave similar to big gaps (Uhl 1987; Uhl et al. 1990). The survey carried out by these authors in the Upper Rio Negro, Amazonia, indicates that abandoned crop fields are colonized by pioneer tree species within a year. As the succession progressed, by 10 years after abandonment these pioneer species are replaced by another set of trees that grow slower. Similar dynamics were observed in our study site (Aidar et al. in prep. 2000a;b), where mainly *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae), *Rapanea ferruginea* (Myrsinaceae), both early secondary species, replace the pioneer species (*Cecropia* spp), which by turn is replaced by late secondary species (e.g. *Hymenaea courbaril* – Caesalpiniaceae), *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) and *Ficus* sp (Moraceae).

The species occurring in different stages of secondary succession vary in life history and physiological characteristics. Pioneer species have higher photosynthetic capacity and shorter life span when compared with species latter in succession (Reich et al. 1995). Pioneer species are

reputedly high NO_3^- assimilators, with predominantly reduce NO_3^- in the shoot, while climax species appear to be root N assimilators with preference for NH_4^+ (Stewart et al. 1988; Stewart 1991).

Anderson et al (1991) argue that nitrification often increases following the cutting of forest, but it may decrease to base line in 6 months if vegetation regrowth is not prevented. Nitrification and nitrate leaching increase dramatically following burning, but losses may amount to only 15% of the total in the system depending upon soil type. Stewart et al. (1993) indicated that the increase rate of nitrification could last 4 – 5 years after a fire episode, and then follow a decline, with increasing NH_4^+ availability.

Nutrient dynamics in the Atlantic forest succession have been poorly studied, with the first work carried out in the high-polluted area of south-eastern São Paulo (Leitão Filho et al. 1993). Nitrogen dynamics in the Atlantic Forest succession have not been studied previously, and few studies addressed the soil N characteristics (e.g. Silva et al. 1999). In general, the Brazilian soils are highly leached and acid with very low nutrient availability, especially in the Atlantic Forest Domain (Leitão Filho et al. 1993). However, in the study area we found a calcareous soil, that most probably differ strongly from other neotropical systems due its fertility (Aidar et al. in prep. 2000a).

The objective of this work was to assess the patterns of N utilization in a Brazilian Atlantic Forest successional community over a eutrophic calcareous soil (Aidar et al. in prep. 2000a; b) aiming to characterize the strategies involved in N acquisition and transport during different phases of forest succession. Such information will contribute to the knowledge about neotropical forest biodiversity and regeneration and will help in the development of forest recovery models to support rehabilitation of degraded areas and the management of natural areas.

MATERIALS AND METHODS

Study site and plant species

The study area is located in southeastern Brazil, in São Paulo State (24°31'43" S and 48°41'09" W) about 380 km southwest of São Paulo City. Regional climate is tropical hyperhumid without a pronounced dry period. Mean annual precipitation is approximately 1.800 mm with summer rain accounting for 34% and winter rain for 17% of annual total precipitation. Mean annual temperature are between 17 – 19°C. The study site description, forest survey and the characterization of the architectonic growth phases of Atlantic Forest succession over calcareous soil were detailed in Aidar et al. (in prep. 2000a; b).

Selected tree species occurring at three different secondary successional phases after abandonment of slash-and-burn agricultural areas ("roças") were assessed for their primary nitrogen metabolism characteristics. The sites included a 15 years old site (Late Pioneer Stage; phase I – PI); a

25 years old site (Early Secondary Stage; phase II – PII), and > 36 years old site (Late Secondary Stage; phase III – PIII).

Tree species were chosen according to main aspects: (a) dominant species defined by their Relative Dominance (Aidar et al. in prep. 2000b); (b) reference species indicated by their occurrence at more than one successional phase and/or by previous knowledge about their main ecological characteristics. Samples were taken in winter (dry season; July 97) and summer (wet season; December 97). The classification of the sampled species into regeneration strategy guilds was based on their main ecological characteristics described in Aidar et al. (in prep. 2000b). The successional classification was compared with the general traits of each group regarding their N metabolism.

This classification (Gandolfi 1995, based on Budowski 1965) distinguishes three guilds of tree regeneration strategies: (a) pioneer species (**Psp**) – specialized in occupation of big gaps, demand light for germination and growth, shade intolerant; (b) early secondary species (**ESsp**) – specialized to occupy medium size gaps, showing potential to germinate in shade condition, but demand higher light conditions for growth to reach maturity and/or canopy; (c) late secondary species (**LSsp**) – specialized to occupy small gaps and understorey, not necessarily demanding light increment for germination and development, can either remain in the understorey or reach the canopy. Initially, the species were divided into these three main groups, but from the beginning of the data analysis it became clear that **ESsp** should be analyzed as three subgroups due to differential behavior associated with their lifestyle. Leguminous **ESsp** that showed as a general trait a nitrogen-demanding lifestyle and N_2 fixing abilities, non-leguminous **ESsp** that do not have these specialization, and *Guapira opposita* that showed a specialized NO_3^- utilization.

Soil N content and availability of soil ammonium and nitrate

Soil samples were taken with a core sampler (10 cm³) and were analyzed physic-chemically (Aidar et al. in prep. 2000a). Turnover of NO_3^- and NH_4^+ in the upper horizon, referred to in the following as “ NO_3^- and NH_4^+ availability” was determined with *in situ* ion exchange resin bags (Stewart et al. 1993 and references cited therein). Polyethylene bags (5 x 5 cm; mesh 0,1 cm) with 5g FW ion exchange resin (Dowex MR-3, Sigma) were inserted in field at 10 cm depth for 4 days. Three bags were used at each sampling site and period, and were as close as possible to the sampled trees. Numbers of the sample sites correspond to the soil sampling procedure described in Aidar et al. (in prep. 2000a). Elution of resin extracts and analysis for NO_3^- and NH_4^+ were carried out as outlined in Stewart et al (1993).

Leaf assays

Species were sampled from two individuals where possible (about 65% of sampled individuals), approximately 10% of individuals were sampled from four replicates and data were averaged. About 25% of species individuals were sampled from a single individual. The deciduous species *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) was sampled only in the wet season.

Maximum *in vivo* potential nitrate reductase activity (NRA; standard assay)

The assay measures the activity of nitrate reductase (NRA) under non-limiting substrate supply and gives an indication of the amount of NRA at the time of sampling (Stewart et al. 1986). The leaf tissue used for assays was collected from the youngest fully developed leaves from branches positioned externally to the crown that were kept cold until analysis within 6 hours of sampling.

Actual *in vivo* nitrate reductase assay (substrate-free assay)

This assay was done with the same leaf material used as described above, and incubated in a substrate-free assay solution (Stewart et al 1986). This assay measures NRA relying solely on the endogenous NO_3^- pool.

Induction nitrate reductase assay (inducible NRA)

Stems of shoots (sampled as described above) were cut inside a container with 10mM KNO_3 and kept under environmental conditions for 24 h before assay. This assay was assumed to denote maximum inducible NRA under supposedly substrate-saturated conditions (Stewart et al 1986).

Methanol extracts of leaf material

Field collected fully developed leaves from stems sampled for NRA assay were kept refrigerated until processing. The leaf blades (0.5 g fresh weight, FW) were cut into small pieces and transferred into 5 ml AR grade methanol. After 24 h under ambient temperature, samples were frozen until analysis. Leaf NO_3^- content was determined using 1 ml methanol extracts following Cd-reduction method of Sloan et al (1966).

Leaf total nitrogen and isotopic analyses

Fully developed leaves collected from stems of selected species as described above were pre-dried in a field stove at approximately 50°C on the day of collection. Samples were oven-dried at 60°C, ground to a fine powder using a ball mill (Retch MM-2, Haan, Germany), and analyzed by continuous flow isotope ratio mass spectrometry (CF-IRMS, Tracer Mass, Europa Scientific, Crewe, UK) as described by Stewart et al (1995).

Xylem fluid collection and assays

Xylem fluid (tracheal fluid) from the selected tree species was extracted in the morning using a hand vacuum pump (Pate et al 1994). Two to four shoots with diameters between 5 and 20 mm yielded sufficient fluid, which was frozen until analysis. Amino acids and amides in the xylem sap were analyzed with a post-column ninyhydrin-derivatisation HPLC-based amino acid analyzer (model 6300 Beckman Instruments, USA). NO_3^- in the xylem fluid was analyzed using the method of Sloan et al. (1966). Ureides (UR) were analyzed using a methodology described by Vogels et al. (1970), converting allantoin and allantoic acid via alkaline and acid hydrolysis into glyoxylic acid, as described by Schmidt et al. (1998).

Statistical analysis

Data were analyzed using the softwares ORIGIN 5.0 (Microcal Software Corp., Northampton, MA, USA) and WINSTAT (R.Fitch Software, MA,USA). Significant differences at $p < 0.05$ level were determined by *t* test or ANOVA (followed by LSD post hoc test).

RESULTS

Soil nitrogen content and availability

Soil N total content was very consistent throughout the seasons and successional stages, with values around 0.15% (Table 1).

Availability of soil NH_4^+ and NO_3^- determined with *in situ* ion exchange resin was higher in the wet season compared to the dry season (Table 1). NH_4^+ availability was over 3-fold higher than NO_3^- in the dry season at PII and PIII, but had similar values at the PI. In the wet season, NH_4^+ availability was significantly higher than NO_3^- at PI, while similar values was observed at PIII. The inverse occurred at PII, where NO_3^- availability was over 2-fold higher than NH_4^+ (Table 1).

Leaf Parameters

Characterization of species and the regeneration strategy guilds

Mean maximum potential leaf NRA (standard NRA) for each species across the successional stages and seasons is shown at figure 1. The data shows consistently higher activities within Psp in both seasons compared to ESsp and LSsp. ESsp non-leguminosae showed the lowest values, while ESsp leguminosae and LSsp showed intermediate (Table 2).

Stage	Season	Soil N content (%)	Soil N availability ($\mu\text{g N g resin}^{-1} \text{d}^{-1}$)		
		Ntotal	NH_4^+	NO_3^-	$\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$
PI	Dry	0.154 (0.017) ^{A a}	1.3 (0.4) ^{A a}	1.3 (1.0) ^{A B a}	1
	Wet	0.156 (0.012) ^{A a}	3.4 (3.1) ^{B a}	2.2 (1.5) ^{B b}	1.6
PII	Dry	0.147 (0.018) ^{A a}	1.4 (0.4) ^{A a}	0.4 (0.4) ^{A b}	3.5
	Wet	0.150 (0.015) ^{A a}	4.4 (2.1) ^{C a}	7.8 (7.0) ^{C b}	0.6
PIII	Dry	0.152 (0.013) ^{A a}	1.7 (0.9) ^{A a}	0.5 (0.4) ^{A b}	3.4
	Wet	0.156 (0.016) ^{A a}	2.7 (1.4) ^{B a}	2.6 (2.6) ^{B a}	1.0

Table 1 – Soil characteristics: Soil total N content (%) determined by standard chemical analysis; N availability ($\mu\text{g N g resin}^{-1} \text{d}^{-1}$) determined by resin bag. Successional stages: PI – late pioneer (15 years); PII – early secondary (25 years); PIII – late secondary (+36 years); Seasons: dry – July; wet – December. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row.

In general, the species showed higher NRA at the wet season, where some **ESsp** (*Inga*, *Schizolobium* and *Guapira*) and **LSsp** (*Aspidosperma* and *Chrysophillum*) had NRA values similar to **Psp**. Considering the NRA averages calculated for the regeneration strategy guilds across seasons (table 2), only **LSsp** showed a significant ($p < 0.05$) increase in NRA during the wet season when compared to the dry season.

The average values for substrate-free and inducible NRA across the successional stages and seasons are shown in table 3. Substrate-free assays show almost no activity, except for *C.pachystachya* (**Psp**) and *Guapira opposita* (**ESsp**) in the wet season. The inducible NRA showed a consistent induction for all **Psp** in the wet season and a differential behavior among these species in the dry season. All **ESsp** and **LSsp** showed little or no induction (especially at the wet season) or even decrease in activity when compared with standard NRA. Only *Tetrorquideum rubrivenium* (Euphorbiaceae; **ESsp**) showed some induction of NR in the wet season.

Data for average leaf nitrogen content for each species are shown in table 4. The values ranged from 1.27 % for *Roupala brasiliensis* (Proteaceae; **LSsp**) to 4.87% for *Piptadenia gonoacantha* (Leguminosae; **ESsp**). The overall average ($\pm$ sd) was $2.6 \pm 0.7\%$, with an average of $2.5 \pm 0.7\%$ and $2.8 \pm 0.8\%$ for the dry and wet season, respectively. The average of leaf nitrogen content calculated for the regeneration strategy guilds (table 5) indicate similar values at the dry season, with only **Psp** and **ESsp** Leguminosae showing significant increase in values in the wet season. The averages of leaf nitrogen content calculated for the regeneration strategy guilds were poorly correlated with leaf NRA ($r = 0.44$; data not shown).

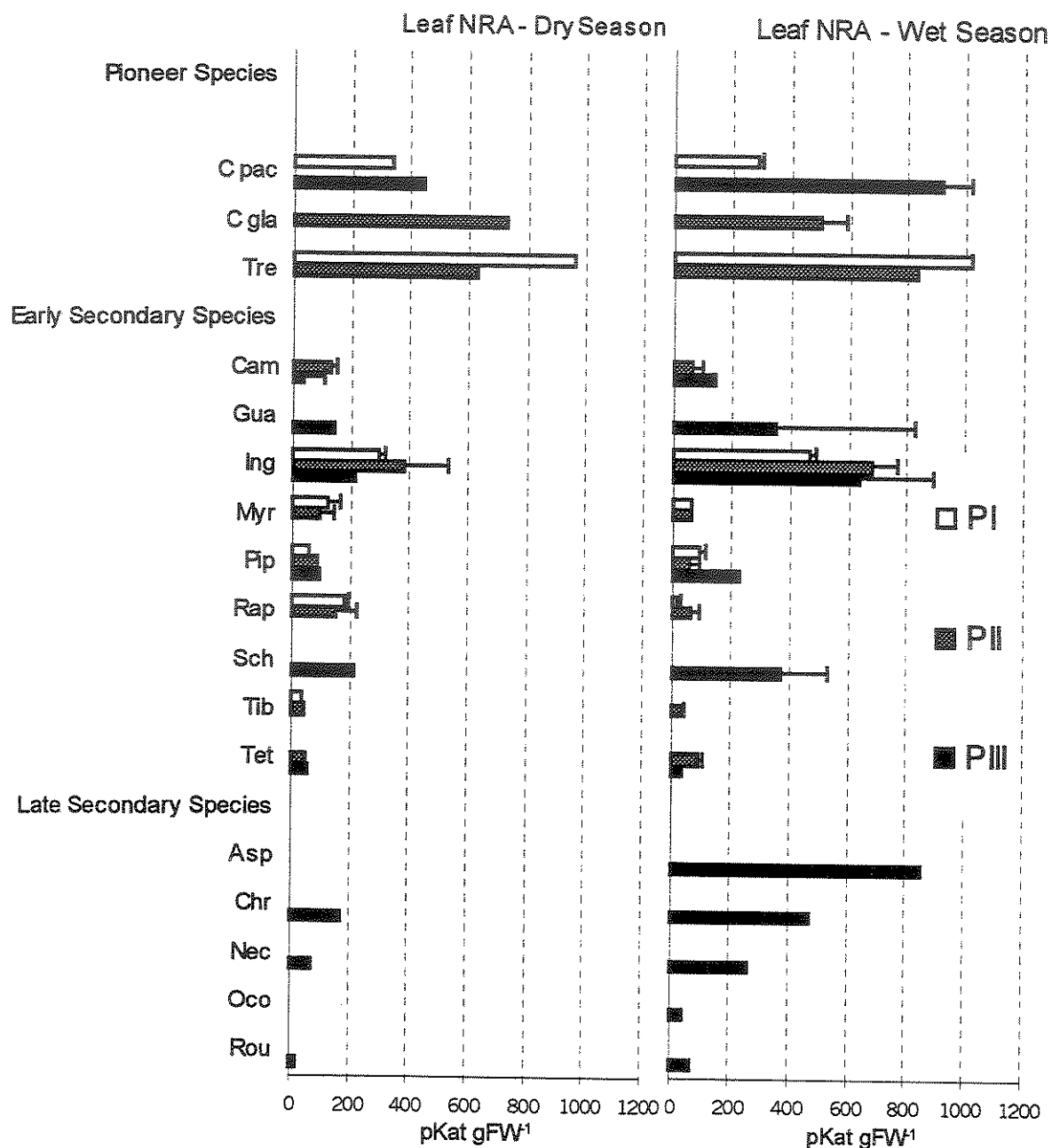


Figure 1 – Leaf *in vivo* maximum potential (average and standard deviation) Nitrate Reductase Activity (standard NRA) of sampled species across regeneration strategies, seasons and successional stages. Number of samples as in Table 4. Successional stages: PI – late pioneer (15 years in age); PII – early secondary (25 years); PIII – late secondary (+36 years). Species Key: Asp – *Aspidosperma ramiflorum*; Cam – *Campomanesia guaviroba*; Cgla – *Cecropia glaziovii*; Cpac – *Cecropia pachystachya*; Chr – *Chrysophillum inornatum*; Gua – *Guapira opposita*; Ing – *Inga marginata*; Nec – *Nectandra megapotamica*; Myr – *Myrcia cf. rostrata*; Oco – *Ocotea catharinensis*; Pip – *Piptadenia gonoacantha*; Rap – *Rapanea ferruginea*; Rou – *Roupala brasiliensis*; Sch – *Schizolobium parahyba*; Tet – *Tetorquideum rubrivenium*; Tib – *Tibouchina pulchra*; Tre – *Trema micrantha*.

Regeneration Strategy	Leaf <i>in vivo</i> NRA (pKat gFW ⁻¹)			
	DRY	n	WET	n
Pioneer	620 (248) ^{A a}	9	700 (308) ^{A a}	8
Early Secondary Leguminosae	168 (139) ^{B a}	16	302 (264) ^{B a}	17
Early Secondary non-Leguminosae	95 (63) ^{B a}	16	54 (41) ^{C a}	16
<i>Guapira opposita</i>	141 (3) ^{B a}	2	355 (473) ^{B a}	2
Late Secondary	69 (77) ^{B a}	4	342 (335) ^{B b}	5

Table 2 – Average and standard deviation in parenthesis of Leaf *in vivo* maximum potential NRA (pKat gFW⁻¹) according to regeneration strategies and seasons. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or *t* test): A – within column; a – within row.

The leaf NO₃⁻ concentrations were below the detection limit in most species (table 4), with some species (*C.glaziovii* – Psp; PII; *Campomanesia guaviroba* – ESsp; PII; and *P.gonoacantha* – ESsp; PIII) showing low values at the wet season, but with a high variability. *G.opposita* (ESsp; PIII) showed high leaf NO₃⁻ concentrations at both seasons, with the highest value found in the wet season, when soil NO₃⁻ availability was higher. The average leaf NO₃⁻ content calculated for the regeneration strategy guilds were not correlated with standard NRA ($r = 0.05$; data not shown), nor with leaf %N ($r = 0.004$; data not shown).

Data for leaf $\delta^{15}\text{N}$ across the successional stages and seasons are shown in table 4. The values ranged from -1.29 ‰ for *C.pachystachya* to 4.15 ‰ for *Chrysophyllum inornatum* (Sapotaceae; LPsp) at PI in the dry season. The overall average ($\pm$ sd) was 1.35 ± 0.97 ‰, with an average of 1.38 ± 1.06 ‰ and 1.33 ± 0.90 ‰ for the dry and the wet seasons, respectively.

The average of leaf $\delta^{15}\text{N}$ calculated for the regeneration strategy guilds across the stages showed almost no significant differences (table 6), except for a increased values in ESsp (Leguminosae and non-Leguminosae) at PII. The frequency distribution of leaf $\delta^{15}\text{N}$ and N content calculated for the regeneration strategy guilds illustrate the difficulty to separate between ecological groups, where the parameters showed a wide overlapping distribution (figure 2).

Regeneration Strategy and Species	Family	Spp key	season	n	NRA Assay (pKat gFW ⁻¹)			
					max. pot.	substr. free	inducible	
Pioneer (Psp)								
<i>Cecropia glaziovii</i>	Cecropiaceae	Cgla	Dry	2	727 (7) ^{Aa}	0 ^{Ab}	280 (56) ^{Ac}	
			Wet	2	505 (85) ^{Aa}	0 ^{Ab}	2130 (262) ^{Bc}	
<i>Cecropia pachystachya</i>	Cecropiaceae	Cpac	Dry	4	394 (89) ^{Aa}	5 (9) ^{Ab}	628 (163) ^{Ac}	
			Wet	4	604 (373) ^{Aa}	139 (177) ^{Ab}	1193 (881) ^{Aa}	
<i>Trema micrantha</i>	Ulmaceae	Tre	Dry	3	850 (200) ^{Aa}	0 ^{Ab}	725 (107) ^{Aa}	
			Wet	3	957 (107) ^{Aa}	3 (5) ^{Ab}	1798 (895) ^{Bc}	
Early Secondary (ESsp)								
<i>Campomanesia guaviroba</i>	Myrtaceae	Cam	Dry	3	100 (73) ^{Aa}	0 ^{Ab}	177 (132) ^{Aa}	
			Wet	3	91 (53) ^{Aa}	3 (5) ^{Ab}	68 (78) ^{Aa}	
<i>Guapira opposita</i>	Nyctaginaceae	Gua	Dry	2	141 (3) ^{Aa}	0 ^{Ab}	125 (79) ^{Aa}	
			Wet	2	355 (473) ^{Aa}	338 (249) ^{Ba}	222 (118) ^{Aa}	
<i>Inga marginata</i>	Leguminosae	Ing	Dry	6	300 (84) ^{Aa}	0 ^{Ab}	317 (209) ^{Aa}	
			Wet	6	596 (157) ^{Ba}	29 (29) ^{Ab}	144 (148) ^{Bc}	
<i>Myrcia cf. rostrata</i>	Myrtaceae	Myr	Dry	3	109 (23) ^{Aa}	0 ^{Ab}	192 (141) ^{Aa}	
			Wet	3	65 (0) ^{Aa}	0 ^{Ab}	25 (10) ^{Bc}	
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	Leguminosae	Pip	Dry	9	74 (93) ^{Aa}	0 ^{Ab}	106 (78) ^{Aa}	
			Wet	9	90 (61) ^{Aa}	0 ^{Ab}	171 (87) ^{Bc}	
<i>Rapanea ferruginea</i>	Myrsinaceae	Rap	Dry	4	167 (43) ^{Aa}	3 (4) ^{Ab}	206 (90) ^{Aa}	
			Wet	4	38 (36) ^{Ba}	0 ^{Aa}	43 (49) ^{Ba}	
<i>Schizolobium parahyba</i>	Leguminosae	Sch	Dry	1	218 ^{Aa}	0 ^{Ab}	199 ^{Aa}	
			Wet	2	375 (157) ^{Aa}	14 (13) ^{Ab}	49 (43) ^{Ab}	
<i>Tetrorquideum rubrivenium</i>	Euphorbiaceae	Tet	Dry	3	52 (28) ^{Aa}	0 ^{Ab}	176 (17) ^{Ac}	
			Wet	3	74 (37) ^{Aa}	11 (12) ^{Ab}	115 (74) ^{Ac}	
<i>Tibouchina pulchra</i>	Melastomataceae	Tib	Dry	4	43 (39) ^{Aa}	0 ^{Ab}	41 (41) ^{Aa}	
			Wet	4	20 (23) ^{Aa}	0 ^{Aa}	10 (13) ^{Aa}	
Late Secondary (LSsp)								
<i>Aspidosperma ramiflorum</i>	Apocynaceae	Asp	Dry	-	ns	ns	ns	
			Wet	1	857	0	134	
<i>Chrysophyllum inornatum</i>	Sapotaceae	Chr	Dry	1	176	0	287	
			Wet	1	472	51	56	
<i>Nectandra megapotamica</i>	Lauraceae	Nec	Dry	1	74	0	125	
			Wet	1	264	79	144	
<i>Ocotea catarinensis</i>	Lauraceae	Oco	Dry	1	9	0	134	
			Wet	1	42	9	46	
<i>Roupala brasiliensis</i>	Proteaceae	Rou	Dry	1	19	0	83	
			Wet	1	74	74	9	

Table 3 – The Species and their regeneration strategies, showing the species key and the average NRA assays for the different species across the seasons: maximum potential *in vivo* NRA (standard); actual *in vivo* NRA (substrate-free); induction NRA (inducible). Standard deviation is shown in parenthesis. For each species, statistically significant differences at the $p < 0.05$ level are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or *t* test): A – within column; a – within row. n – number of samples; ns – not sampled.

Spp	RS	Stage	n		Leaf %N		Leaf NO ₃ ⁻ (µg NO ₃ ⁻ gFW ⁻¹)		Leaf δ ¹⁵ N	
			DRY	WET	DRY	WET	DRY	WET	DRY	WET
Cgia	Psp	PI	2	2	2.5 (0.4)	2.9 (0.3)	4.5 (6.4)	21.6 (30.5)	1.13 (0.45)	0.43 (0.33)
		PII								
		PIII								
Cpac	Psp	PI	2	2	1.6 (0.2)	2.5 (0.3)	4.1 (5.7)	bdl	- 0.64 (0.93)	- 0.45 (0.92)
		PII								
		PIII	2	2	2.3 (0.2)	2.8 (0.2)	1.4 (2.1)	bdl	1.05 (0.34)	1.28 (0.42)
Tre	Psp	PI	2	2	2.7 (0.4)	3.3 (0.1)	4.5 (6.4)	bdl	1.44 (0.28)	1.68 (0.11)
		PII	1	1	2.9	3.1	5.7	bdl	0.27	0.91
		PIII								
Carn	ESsp	PI								
		PII	2	2	2.2 (0.1)	2.5 (0.4)	3.5 (4.9)	16.5 (23.4)	0.23 (0.24)	0.46 (0.01)
		PIII	1	1	1.9	1.9	7	bdl	1.6	2.08
Gua	ESsp	PI								
		PII								
		PIII	2	2	3.9 (0.1)	4.3 (0.2)	84.1 (57.8)	269.8 (85.2)	3.13 (0.47)	2.38 (0.28)
Ing	ESsp	PI	2	2	3.1 (0.1)	3.1 (0.0)	28.6 (40.5)	bdl	- 0.63 (0.31)	0.22 (0.09)
		PII	2	2	3.1 (0.0)	3.0 (0.2)	bdl	bdl	1.63 (0.02)	1.80 (0.13)
		PIII	2	2	3.0 (0.5)	2.9 (0.2)	28.6 (40.5)	6.7 (9.4)	2.09 (0.42)	1.76 (0.30)
Myr	ESsp	PI	2	2	1.4	1.5	bdl	bdl	0.64	1.06
		PII	1	1	1.7	1.6	bdl	bdl	1.94	1.19
		PIII								
Pip	ESsp	PI	4	4	2.8 (0.3)	3.3 (0.2)	0.6 (1.0)	bdl	1.47 (0.54)	1.37 (0.07)
		PII	4	4	3.2 (0.5)	3.8 (0.7)	1.5 (3.1)	1.8 (3.5)	1.22 (0.59)	0.69 (0.62)
		PIII	1	1	3.1	4.6	1.7	56	2.78	1.64
Rap	ESsp	PI	2	2	1.9 (0.2)	2.4 (0.1)	bdl	bdl	0.52 (0.69)	0.58 (0.37)
		PII	2	2	2.4 (0.1)	2.2 (0.2)	bdl	bdl	2.04 (0.32)	1.81 (0.11)
		PIII								
Sch	ESsp	PI								
		PII								
		PIII	1	2	1.5	2.2 (0.0)	53	bdl	2.42	2.29 (0.25)
Tet	ESsp	PI								
		PII	2	2	2.4 (0.1)	3.3 (0.0)	17.9 (13.0)	3.9 (5.5)	1.40 (0.50)	1.49 (0.95)
		PIII	1	1	2.5	2.6	5.2	bdl	2.33	3.56
Tib	ESsp	PI	2	2	1.9 (0.3)	1.8 (0.1)	bdl	bdl	0.91 (0.45)	1.29 (0.13)
		PII	2	2	2.0 (0.2)	1.8 (0.2)	bdl	bdl	2.09 (0.86)	1.67 (1.05)
		PIII								
Asp	LSsp	PI								
		PII								
		PIII	-	1	ns	2.2	ns	bdl	ns	3.11
Chr	LSsp	PI								
		PII								
		PIII	1	1	1.5	1.6	bdl	bdl	4.15	0.9
Nec	LSsp	PI								
		PII								
		PIII	1	1	2.3	2.4	bdl	bdl	1.03	0.39
Oco	LSsp	PI								
		PII								
		PIII	1	1	3.2	3.5	bdl	bdl	1.68	1.46
Rou	LSsp	PI								
		PII								
		PIII	1	1	1.3	1.6	bdl	bdl	2.63	3.18

Table 4 – Average Leaf NO₃⁻ content, Leaf %N and Leaf δ¹⁵N across the successional stages and seasons. Standard deviation in parenthesis; n – number of samples; bdl – below detection limit; ns – not sampled; Species key in table 2; RS - Regeneration strategies: **Psp** – pioneer species; **ESsp** – early secondary species; **LSsp** – late secondary species; Successional stages: **PI** – late pioneer (15 years in age); **PII** – early secondary (25 years); **PIII** – late secondary (+35 years)

Regeneration Strategy	Leaf N content (%)			
	DRY	n	WET	n
Pioneer	2.4 (0.5) ^{A a}	9	2.9 (0.3) ^{A b}	9
Early Secondary - Leguminosae	2.9 (0.5) ^{A a}	16	3.3 (0.7) ^{A b}	17
Early Secondary - no Leguminosae	2.1 (0.4) ^{A a}	16	2.2 (0.5) ^{B a}	16
<i>Guapira opposita</i>	3.9 (0.1) ^{B a}	2	4.3 (0.2) ^{C b}	2
Late Secondary	2.1 (0.9) ^{A a}	4	2.3 (0.8) ^{B a}	5

Table 5 – Average Leaf %N according to regeneration strategy guilds, successional stages and seasons. Standard deviation in parenthesis. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row.

Regeneration Strategies	Leaf $\delta^{15}\text{N}$ (‰) at successional stages											
	PI				PII				PIII			
	Dry	n	Wet	n	Dry	n	Wet	n	Dry	n	Wet	n
Pioneer	0.40 (1.32) ^{A a}	4	0.61 (1.34) ^{A a}	4	0.84 (0.59) ^{A a}	3	0.59 (0.37) ^{A a}	3	1.05 (0.34) ^{A a}	2	1.28 (0.42) ^{A a}	2
Early Secondary Leguminosae	0.77 (1.17) ^{A a}	6	0.99 (0.60) ^{A a}	6	1.35 (0.50) ^{A a}	6	1.06 (0.70) ^{A a}	6	2.34 (0.41) ^{A B b}	4	1.95 (0.37) ^{A b}	5
Early Secondary non Leguminosae	0.70 (0.46) ^{A a}	5	0.96 (0.41) ^{A a}	5	1.49 (0.85) ^{A a}	9	1.34 (0.73) ^{A a}	9	1.97 (0.52) ^{A B b}	2	2.82 (1.05) ^{A b}	2
<i>Guapira opposita</i>									3.13 (0.47) ^{B C a}	2	2.38 (0.28) ^{A a}	2
Late Secondary	-		-		-		-		2.37 (1.35) ^{B a}	4	1.81 (1.28) ^{A a}	5

Table 6 - Average Leaf $\delta^{15}\text{N}$ across the regeneration strategy guilds, successional stages and seasons. Standard deviation in parenthesis. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row.

Apart from the almost general lack of significance between of $\delta^{15}\text{N}$ values found across species, successional stages and seasons, mainly due to the high variability observed, the averages of leaf $\delta^{15}\text{N}$ calculated for the regeneration strategy guilds suggest a general gradual increase in values as forest succession advances (figure 3).

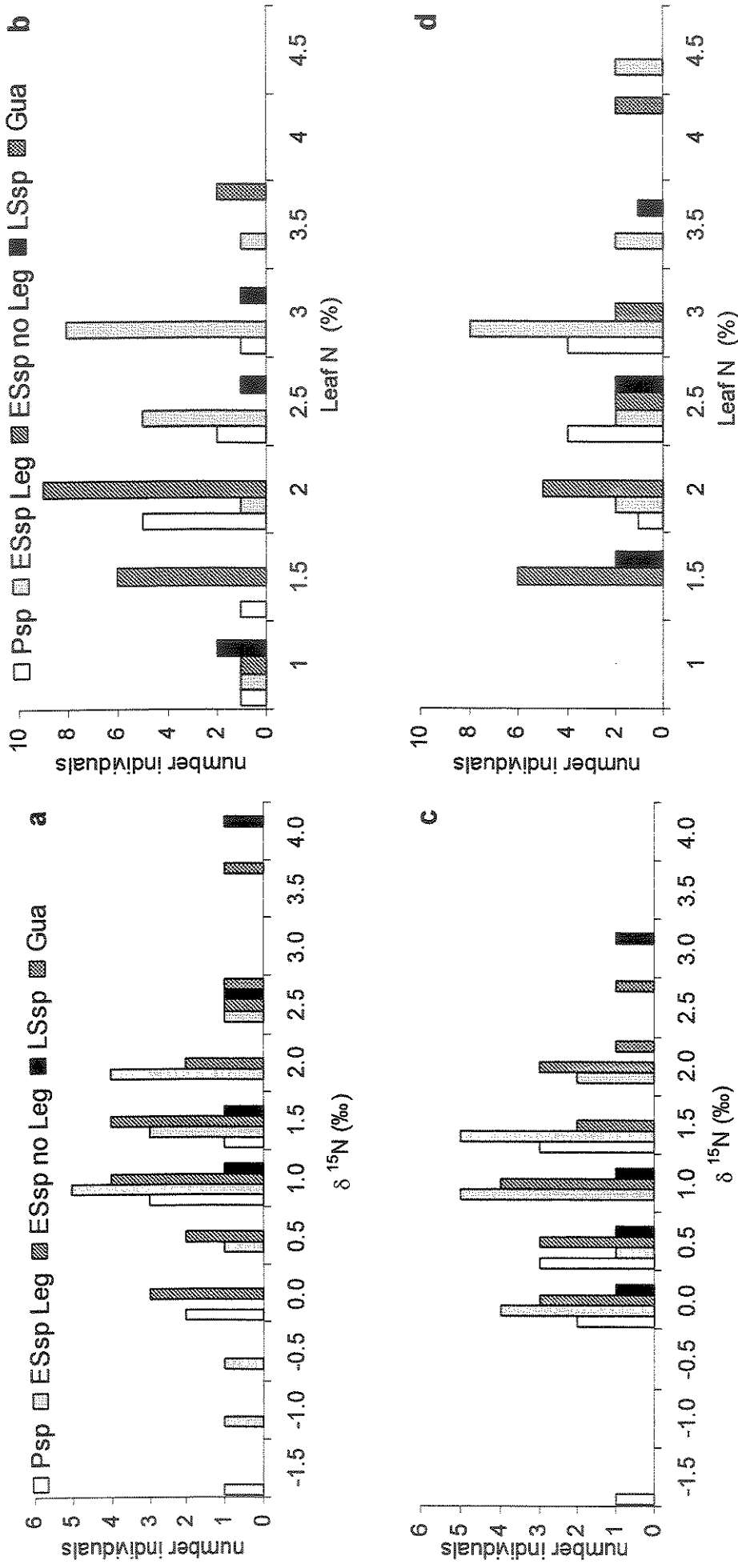


Figure 2 – Frequency distribution of leaf $\delta^{15}\text{N}$ and leaf N content in the tree species sampled subdivided by regeneration strategy guilds (key as in table 4) in Atlantic Forest Succession over calcareous soil: a – individual leaf $\delta^{15}\text{N}$ during the dry season; b – individual leaf %N during dry season; c – individual leaf $\delta^{15}\text{N}$ during the wet season; d – individual leaf %N during the wet season.

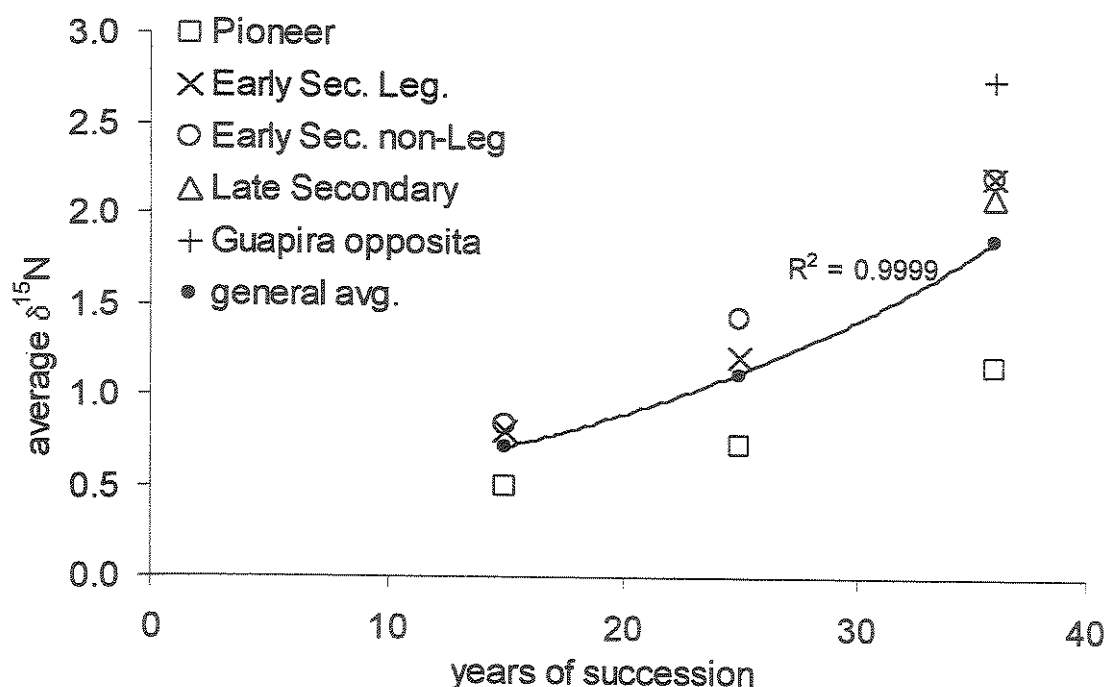


Figure 3 – Leaf $\delta^{15}\text{N}$ averages for the regeneration strategy guilds along successional evolution. Values are average for each group during both seasons. The curve represents the averages for all species occurring in the different successional phases.

Relationship between leaf N parameters and soil N availability

The average of leaf NRA as determined by the standard assay calculated for the species occurring across successional stages and seasons was not correlated with soil NO_3^- availability determined with resin bags ($r = 0.08$; data not shown). Moreover, NRA for **Psp** were not correlated with soil NO_3^- availability ($r = 0.07$; data not shown).

Leaf NO_3^- contents were not or were poorly correlated with soil NO_3^- availability for **Psp** ($r = -0.38$), **ESsp** Leguminosae ($r = -0.005$) and **ESsp** non-Leguminosae ($r = 0.07$) ($r = 0.25$). In the other hand, they were well correlated for *Guapira opposita* (**ESsp**; $r = 0.94$). The leaf NO_3^- contents for **LSsp** were all below detection limit.

Leaf N content (%N) calculated for the species occurring across successional stages and seasons were highly correlated with soil N availability (figure 4). However, leaf N contents were less well correlated with regeneration strategy guilds: *Guapira opposita* $r = 0.88$; **ESsp** Leguminosae $r = 0.77$; **Psp** and **ESsp** non-Leguminosae $r = 0.65$; and **LSsp** $r = 0.14$ (all data not shown).

Leaf $\delta^{15}\text{N}$ calculated for the strategy guilds across successional stages and seasons showed a low correlation with soil N availability, except for *Guapira opposita* $r = -0.80$: **Psp**, $r = -0.25$; **ESsp** Leguminosae, $r = -0.31$; **ESsp** non-Leguminosae, $r = -0.05$; and **LSsp** $r = -0.24$ (all data not shown).

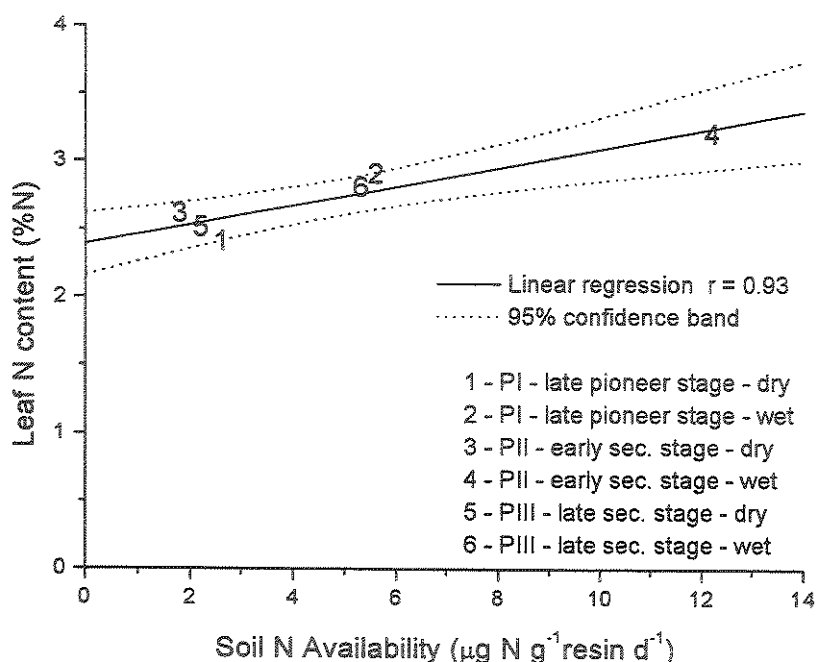


Figure 4 – Correlation between average Leaf N content (%N) and Soil N availability ($\mu\text{g N g}^{-1}\text{resin d}^{-1}$) calculated for the species occurring at each successional stage across seasons.

Xylem Fluid parameters

Characterization of species and the regeneration strategy guilds

Data for xylem fluid parameters across successional stages and seasons are shown in table 7. The proportion of NO_3^- -N in xylem sap ranged from none (*Rapanea ferruginea*; Myrsinaceae; ESsp non-Leguminosae) to 91% in *G.opposita*. The behavior showed by this latter species clearly contrasted with all other species, suggesting a different strategy regarding transport of nitrogen.

The relative NO_3^- content of xylem sap calculated for the regeneration strategy guilds (table 8) indicates that during the dry season when soil NO_3^- availability was lower, three significant ($p < 0.05$) different groups could be recognized. ESsp non-Leguminosae and LSsp showed the lowest values, comprising less than 5% of total xylem sap N. Psp and ESsp Leguminosae showed higher proportion of NO_3^- , comprising 10-14% of total xylem sap N, and *Guapira opposita* (ESsp) showed the highest values, that accounted for more than 89% of total xylem sap N. During the wet season, Psp exhibited a doubling of the proportion of NO_3^- in xylem sap, while *G.opposita* showed a marked decrease. All ESsp (Leguminosae and non-Leguminosae) and LSsp showed no significant changes in xylem sap NO_3^- content between seasons.

Spp	RS	Stages	n		Xylem Sap N		Xylem Sap NO ₃ ⁻		Main Xylem Sap N compounds	
					(μmoles N ml ⁻¹)		(%)		(% of total N)	
			Dry	Wet	DRY	WET	DRY	WET	DRY	WET
Cgla	Psp	PI PII PIII	2	2	3.0 (2.0) ^a	22.2 (24.6) ^a	18.5 (16.8) ^a	41.9 (22.7) ^a	ASN (35) other (19)	ASN (45) other (6)
Cpac	Psp	PI	2	2	5.9 (4.8) ^{aa}	12.2 (0.4) ^{aa}	17.1 (4.3) ^{aa}	33.3 (27.0) ^{aa}	ASN (50) other (13)	ASN (55) other (5)
		PIII	2	2	4.2 (3.7) ^{aa}	3.3 (0.3) ^{aa}	7.4 (5.3) ^{aa}	22.7 (1.4) ^{ab}	ASN (54) other (18)	ASN (33) other (22)
Tre	Psp	PI	2	2	12.1 (5.4) ^{aa}	7.0 (2.9) ^{aa}	2.4 (0.4) ^{aa}	15.3 (8.3) ^{aa}	ASN (50) unknow (36)	ASN (49) unknow (24)
		PIII	1	1	3.6 ^a	6 ^a	5.4 ^b	12.5 ^a	ASN (78) other (13)	unknow (56) ASN (17)
Cam	ESsp	PI PII PIII	2	2	7.4 (2.6) ^a	7.6 (1.9) ^a	17.5 (10.1) ^a	16.1 (2.1) ^a	ARG (32) GLN (21)	GLN (31) ARG (9)
Gua	LSsp	PI PII PIII	2	2	5.5 (0.0) ^a	5.1 (0.0) ^a	88.7 (3.1) ^a	35.8 (25.8) ^b	other (9) ASN (0.5) GLN (0.5)	other (30) ASN (17) GLN (7)
Ing	ESsp	PI	2	2	3.3 (2.9) ^{aa}	6.2 (0.3) ^{aa}	12.4 (7.5) ^{aa}	6.6 (4.7) ^{aa}	ASN (45) UR (25) other (15)	ASN (63) other (21) UR (3)
		PII	2	2	2.0 (0.7) ^{aa}	3.5 (0.2) ^{ba}	33.3 (8.4) ^{aa}	37.5 (18.0) ^{aa}	other (22) UR (18) ASN (16)	ASN (35) other (16) UR (5)
		PIII	2	2	2.7 (0.5) ^{aa}	15.0 (0.8) ^{cb}	25.4 (16.7) ^a	2.4 (1.0) ^{aa}	ASN (40) other (19) UR (12)	ASN (76) other (12) UR (3)
Myr	ESsp	PI	1	1	9.9	-	1.3	-	ARG (48) GLN (24) other (17)	-
		PIII	-	1	22.8	4.3	4.9	16.3	ARG (63) GLN (13) other (10)	ARG (43) GLN (23)
Pip	ESsp	PI	4	4	11.8 (5.0) ^{aa}	7.9 (4.3) ^{aa}	4.7 (1.7) ^{aa}	15.1 (14.3) ^{aa}	DJE (29) ASN (24) SER (14) ARG (2)	ASN (24) DJE (12) SER (11) ARG (6)
		PII	4	4	14.0 (4.2) ^{aa}	30.7 (20.1) ^{ba}	1.9 (2.4) ^{aa}	3.0 (3.1) ^{aa}	ASN (39) DJE (25) SER (9) ARG (5)	ASN (28) DJE (21) ARG (12) SER (11)
		PIII	1	1	9.6 ^a	34.7 ^b	5.1 ^a	4 ^a	DJE (38) SER (14) ARG (10) ASN (5)	DJE (27) SER (23) ARG (23) ASN (2)
Rap	ESsp	PI	2	2	9.5 (0.7) ^{aa}	4.5 (2.1) ^{aa}	0 ^{aa}	0.1 (0.1) ^{aa}	ARG (54) GLN (31) other (8)	ARG (36) GLN (47) other (9)
		PII	2	2	3.5 (0.0) ^{ba}	5.2 (5.9) ^{aa}	0.7 (0.0) ^{aa}	2.8 (3.1) ^{aa}	GLN (55) ARG (25) other (11)	ARG (38) GLN (35) other (13)
		PIII								
Sch	ESsp	PI PII PIII	1	2	1.8	1.7 (0.3)	8.9	1.4 (1.8)	ASN (37) NH4 (19) UR (10) LYS (1)	ASN (43) UR (21) LYS (17) NH4 (1)
Tet	ESsp	PI								
		PIII	1	1	8.6 (6.5)	2.9	2.6 (3.3)	7.1	GLN (55) ARG (18) other (12) ASN (4)	GLN (32) GLU (12) ARG (4) ASN (4)
Tib	ESsp	PI	2	2	2.8 (1.1) ^{aa}	1.3 (0.6) ^{aa}	0.7 (0.9) ^{aa}	0.7 (0.5) ^{aa}	GLN (65) other (15) ARG (10)	GLN (52) ARG (23) other (13)
		PII	2	2	3.3 (3.1) ^{aa}	1.5 (0.8) ^{aa}	7.8 (6.2) ^{aa}	8.5 (0.3) ^{ba}	GLN (72) other (9) ARG (0)	GLN (68) other (8) ARG (0)
		PIII								
Asp	LSsp	PI PII PIII	1	1	17.2	3.7	0.9	4.6	ASN (62) ARG (19) GLN (12)	ASN (39) ARG (23) GLN (5)
Chr	LSsp	PI PII PIII	1	1	28.6	7.3	2.7	2	ASN (95)	ASN (91)
Nec	LSsp	PI PII PIII	1	1	31.60	15.8	1.8	1.8	ASN (95) other (2)	ASN (92) other (5)
Oco	LSsp	PI PII PIII	1	1	20.4	8.8	2.5	0.1	ASN (90) other (5)	ASN (89) other (8)
Rou	LSsp	PI PII PIII	1	1	11.4	6.5	1.2	0.2	ARG (67) ASN (20) GLN (3)	ARG (46) ASN (17) GLN (17)

Table 7 – Xylem Sap characteristics of sampled species. Average of Xylem Sap total N (μmol N ml⁻¹) and Xylem Sap NO₃⁻ content (%); Average Main Xylem Sap N compounds (% of total N). Standard deviation in parenthesis; species key as in table 2; RS - Regeneration Strategies as in table 4. Stages as in table 1. n – number of samples. For each species statistically significant differences at the p < 0.05 level are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row.

Regeneration Strategy	Xylem Sap NO ₃ ⁻ content (%)			
	DRY	n	WET	n
Pioneer	10.7 (9.5) ^{A a}	9	26.6 (17.2) ^{A b}	9
ES Leguminosae	13.4 (14.6) ^{A a}	14	10.0 (13.7) ^{B a}	15
ES non-Leguminosae	4.6 (6.7) ^{B a}	15	6.3 (6.5) ^{C a}	13
<i>Guapira opposita</i>	88.7 (3.1) ^{C a}	2	35.8 (25.0) ^{A b}	2
Late Secondary	1.8 (0.8) ^{B a}	5	1.7 (1.8) ^{C a}	5

Table 8 – Average xylem sap NO₃⁻ content for regeneration strategies across seasons. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row. n – number of samples.

The xylem sap NO₃⁻ content calculated for the regeneration strategy guilds was not correlated with NRA ($r = 0.006$; data not shown). Even when absolute NO₃⁻ concentration were used the correlation was still very poor ($r = 0.17$; data not shown). The xylem sap NO₃⁻ content of *C. glaziovii*, was negatively correlated with NRA ($r = -0.80$), while in *C. pachystachya* there was no correlation between xylem sap NO₃⁻ and NRA ($r = -0.03$). All ESsp but *G. opposita*, showed no increase in either NRA or xylem sap NO₃⁻ content through the seasons. In *G. opposita*, NRA did not change significantly between seasons, while in the dry season, xylem sap NO₃⁻ content was 2-fold higher. In the wet season, LSsp showed an increase in NRA but not in xylem sap NO₃⁻ content.

The xylem sap NO₃⁻ content calculated for the regeneration strategy guilds was only weakly correlated with leaf NO₃⁻ content ($r = 0.48$; data not shown)

The xylem sap total N content (low molecular weight N compounds) calculated for the regeneration strategy guilds (table 9) indicate that only LSsp showed a seasonal change in the nitrogen transported through xylem vessels, with significant ($p < 0.05$) lower values during the wet season. Total xylem N was poorly correlated with Leaf %N ($r = -0.25$; data not shown).

Xylem sap N composition shown for the regeneration strategy guilds (figure 5) indicate clearly the different classes of N compounds transported through the xylem vessels: Psp transported mainly ASN-N and NO₃⁻, accounting for 62% (dry season) and 69% (wet season) of xylem sap N-compounds. ESsp Leguminosae transported several unusual compounds (djenkolic acid – DJE-N; serine – SER-N and lysine – LYS-N), ureides (UR-N) and asparagine (ASN-N), accounting in both seasons for 82% of xylem sap N-compounds. ESsp non-Leguminosae transport mainly glutamine (GLN-N) and arginine

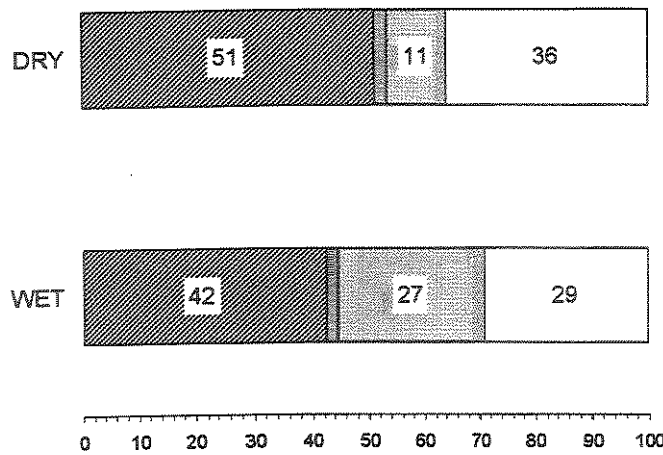
(ARG-N), accounting for 72% (dry season) and 65% (wet season) of xylem sap N-compounds. *G.opposita* transported mainly NO_3^- , especially during the dry season (89% of xylem sap N-compounds). *LSsp* transported mainly ASN-N and ARG-N, accounting for 85% (dry season) and 79% (wet season) of xylem sap N-compounds.

Regeneration Strategy	Xylem sap N content ($\mu\text{mol N ml}^{-1}$)			
	DRY	n	WET	n
Pioneer	6.0 (4.6) ^{A a}	9	10.6 (11.4) ^{A B a}	9
Early Secondary - Leguminosae	7.5 (5.9) ^{A a}	13	13.6 (14.3) ^{A a}	14
Early Secondary - no Leguminosae	6.8 (5.8) ^{A a}	14	4.1 (2.9) ^{B a}	12
Early Secondary - <i>Guapira opposita</i>	5.5 (0.0) ^{A a}	2	5.1 (0.0) ^{A B a}	2
Late Secondary	21.8 (8.2) ^{B a}	5	8.4 (4.5) ^{A B b}	5

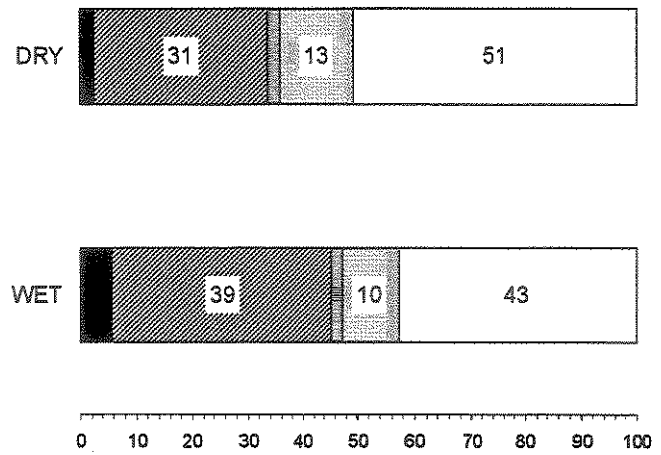
Table 9 – Average xylem sap N content for regeneration strategies across seasons. Statistically significant differences at the $p < 0.05$ level between groups are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test or t test): A – within column; a – within row. n – number of samples.

With regard to families for which more than one species was sampled, a number of clear patterns emerge with respect to the kind of nitrogenous compounds transported in the xylem sap and the way in which these vary seasonally. In the Cecropiaceae (*Psp*), NO_3^- increased during the wet season (14 to 32%), while ASN-N remained unchanged (46% and 44%). In the Leguminosae (*ESsp*), all three species showed a similar pattern of ASN-N concentration, which remained high during both seasons, except for *Piptadenia gonoacantha* (Mimosoideae) at PIII. This species showed a complex xylem sap N composition throughout succession and seasons, with DJE-N being one of the main N-compound transported by the xylem (ranging from 12 to 38%), and with UR-N comprising only 3 to 9 % of xylem sap N-compounds. At the PIII, ASN-N decreased dramatically while the proportion of ARG-N doubled. *Inga marginata* (Mimosoideae) showed an increase of ASN-N (34 to 58%) and a decrease in UR during the wet season (18 to 4%), while in *Schizolobium parahyba* (Caesalpinioideae; a putative non-fixing species), ASN-N remained almost unchanged during seasons (37 and 43%), UR-N doubled (10 to 21%) and NH_4^+ -N decreased markedly (19 to 1%) in the wet season.

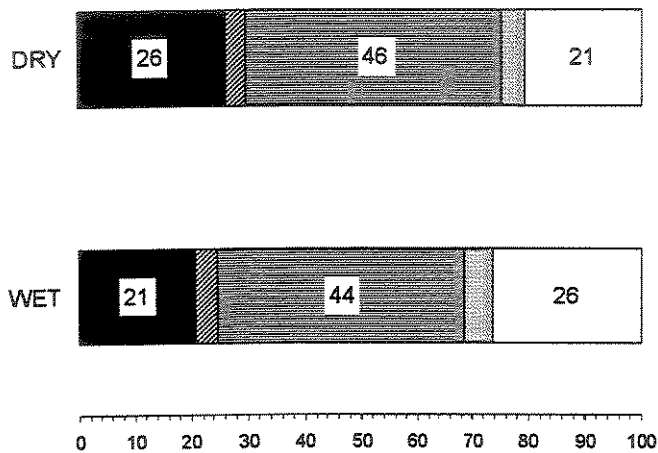
Pioneer Species



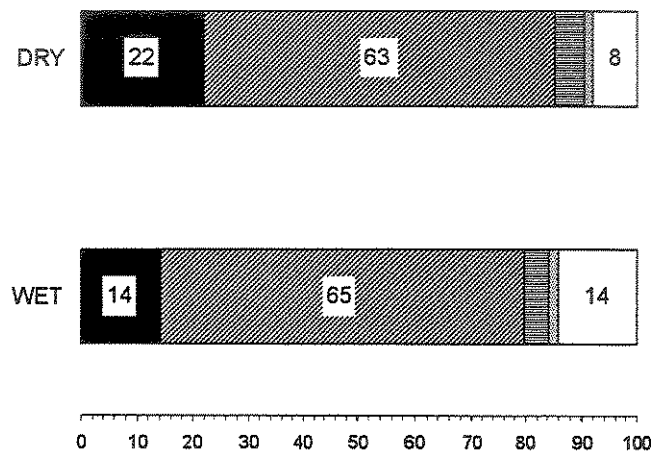
Early Secondary Species - Leguminosae



Early Secondary Species no Leguminosae



Late Secondary Species



■ ARG-N ▨ ASN-N ▩ GLN-N □ NO₃⁻ □ other

Guapira opposita (Early Secondary Species)

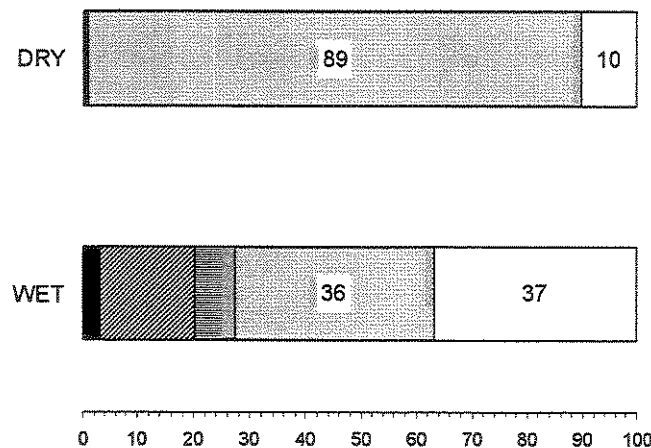


Figure 5 – Average xylem sap composition (%N) across the regeneration strategy guilds and seasons.

In the Myrtaceae (ESsp) ARG-N decreased slightly (48 to 41%) and GLN-N increased (19 to 27%) in the wet season. In the Lauraceae (LSsp), the xylem sap composition almost remained unchanged across seasons, with ASN-N being the major xylem sap N-compound (93 and 91% at dry and wet seasons, respectively).

In the others families sampled, only one species was investigated: Ulmaceae (*Trema micranta*; Psp) showed an increase of NO_3^- -N (4 % to 17%) and a decrease in ASN-N (60 to 33%) at the wet season. In addition, an unknown compound was detected that accounted for 24% (dry season) and 40 % (wet season) of total xylem sap N-compound (calculated using leucine as standard). In families belonging to the non-Leguminosae early secondary guild, there were small changes trough the seasons: in the Myrsinaceae (*Rapanea ferruginea*) ARG-N and GLN-N remained high and unchanged during seasons (dry 40% and wet 37%; dry 43% and wet 41%, respectively); in the Euphorbiaceae (*Tetrorquideum rubrivenium*), GLN-N and ARG-N decreased during the wet season (47% to 30%; 13% to 8%, respectively). In the Melastomataceae (*Tibouchina pulchra*), GLN-N showed a slightly decrease during the wet season (69 to 60%) and ARG-N a slightly increase (5 to 11%). In families belonging to the late secondary guild: Apocynaceae (*Aspidosperma ramiflorum*), ASN-N decreased (62 to 39%) and ARG-N increased (19 to 23%) during the wet season; Sapotaceae (*Chrysophillum inornatum*) ASN-N was the major N-compound transported in both seasons (95 and 91%); and Proteaceae (*Roupala brasiliensis*) ARG-N decreased (67 to 46%) at the wet season and ASN-N remained unchanged (20 and 17%).

Relationship between xylem sap N and soil N availability

Xylem sap NO_3^- content of species occurring across the successional stages and in different seasons were well correlated with soil NO_3^- availability ($r = 0.80$; data not shown), but xylem sap total N was less strongly correlated with soil N availability ($r = 0.57$; data not shown.)

DISCUSSION

The resin bag technique indicates that both mineralisation and ammonification rates were higher during the wet season in all successional stages investigated. This could be associated with the drying-rewetting cycle that can accelerate the N replenishment from microbial, recalcitrant and physically protected N pools (Logde et al. 1994). An interesting aspect that contrast with the notion that nitrification is higher in early succession and that NH_4^+ would be more available in late succession are that NH_4^+ availability was higher in the PI during both seasons, while there is no difference between NH_4^+ and NO_3^- at PII. On the other hand, NO_3^- availability in PII changed dramatically between seasons, with the value for the wet season being 19-fold higher than for the dry season.

In relation to other Brazilian ecosystems, comparisons are difficult because of a lack of similar work, especially about studies of soil N availability. However, we can consider the study site as having a relatively rich soil compared to other sites in southeast and east Brazilian Atlantic Forest, including here all forestry physiognomic types (see Oliveira Filho et al. 1999; Joly et al. 1999), where soils are characterized by low fertility and high acidity.

The measurement of NRA indicates that the average for **Psp** were the highest and did not change significantly across seasons, suggesting that NO_3^- availability during the dry season was great enough to maintain the maximum potential for NR in these species. These high NRA found in **Psp** suggest also that they are in fact shoot NO_3^- assimilators, confirming previous observations (Stewart et al. 1992, 1990, 1988, 1983; Fredeen et al. 1991).

ESsp (Leguminosae) showed moderate NRA that also did not change between seasons. It can be speculated that these species have constitutive NR which complement their N budget through NO_3^- assimilation (Sprent, 1994). The results obtained for Mimosoideae (Ingeae and Mimoseae) and Ceasalpinioideae (Caesalpinieae) sub-families (and Tribes) contrast those found by Andrews et al. (1990), who suggest that constitutive nitrate reductase is only present in Papilionoideae (Phaseolaceae). The inducible NRA was found not to be expressive in the studied leguminous tree species, contrasting with the suggestion of a widespread feature in the Leguminosae (Sprent, 1994). Nevertheless, these results should be taken with caution, because it can be an inability to maintain their physiological function as a cut shoot rather than a low potential to induced reduction of NO_3^- (Schmidt, 1996).

ESsp non-Leguminosae showed the lowest NRA for all assays, confirming that the preference for NO_3^- is a characteristic feature within taxonomic groups (Havill et al. 1974; Lee et al. 1978; Smirnov et al. 1984), and may be a feature associated with particular ecological groups.

In contrast, **LSsp** showed a significant induction of NRA suggesting that these species can actually use NO_3^- as a potential source of N when it is available. This is similar to the observations of opportunistic species in natural Australian communities (Schmidt, 1996).

It is of interest that the species that seem to be predominantly nitrate assimilating occurred in sites where higher VAM infection was observed, contrasting with the observations made by Turnbull et al. (1996) for Australian plant communities.

The average leaf N content (%) for species occurring across the successional stages showed a close relation with soil N availability, as was found by Schmidt (1996) in natural communities at Northern Australia and Stewart et al. (1992) for Brazilian tree seedlings. However, the average leaf N content of the different regeneration strategy guilds was not correlated with N availability. The **Psp** and **ESsp** Leguminosae increased significantly their N content with higher N availability, by 38% and 18% respectively, but **ESsp** non Leguminosae and **LSsp** showed no significant increase.

These differences in behavior can be explained through an analysis of their respective lifestyles: *Psp* is specialized in rapid occupation of open areas (forest gaps), where faster growth is crucial for ecological success. In this condition, *Psp* maximizes carbon gain through a high photosynthetic capacity (Chazdon et al. 1996), which in turn, is highly dependent on nutritional status (Reich et al. 1994). Species from genus like *Cecropia* and *Trema*, normally show leaf N values higher than 1.5%, which can reach up to 3.5%. Our results are in similar range to those found in the Amazonian Forest (Kern et al. 1998; Ellsworth et al. 1996) and in sites of southeastern Brazilian Atlantic Forest, Seasonal and Gallery Forest (Stewart; Aïdar; Joly and Schmidt, unpublished).

Species belonging to Leguminosae have typically nitrogen-rich leaves, which imposes a high N requirement and consequently when N is available, tend to maximize the N uptake increasing overall N content. The advantages of this lifestyle may only be realized in particular habitats with relatively rich soils, where ambient temperature, light and water availability are high (McKey 1994), as occurs in the summer at the study site. In addition, our results are consistent with those found for the Amazonian Forest (Kern et al. 1998) and Atlantic Forest (Stewart; Aïdar; Joly and Schmidt, unpublished). Stewart et al. (1999) indicate that members of the Mimosaceae appear to have highly diverse nitrogen-use strategies, with ability to fix N, access to organic N via mycorrhizal association and assimilation of NO_3^- and NH_4^+ .

Species belonging to families such as Myrtaceae, Melastomataceae (*ESsp*) and Proteaceae (*LSsp*) had typically low N content (Vitousek et al. 1986; Ellsworth et al. 1996; Tanner 1977; Nogueira et al. 1997; Schmidt et al. 1998; Stewart et al. 1999). These data are very similar to those found for these oligotrophic families in Australian plant communities by Foulds (1993) and Pate et al. (1983).

The average leaf NO_3^- content across the regeneration strategy guilds, species and seasons were very low or below detection limit. They showed no relation with soil N availability, but with leaf NO_3^- content in *Psp*. *G.opposita* (Nycataginaceae; *ESsp*) was the only species that showed considerable leaf NO_3^- levels, where highest concentrations occurred during the dry season when soil NO_3^- availability was lower. In addition, *Guapira*'s NRA was not associated with NO_3^- storage, because the average values were not significantly different between seasons and the substrate-free NRA was higher in the wet season. These results suggest the possibility that NO_3^- accumulation might have a role as an osmotic solute contributing to adjustment to lower soil water content, as proposed by Smirnoff et al. (1985). Alternatively, accumulation might be a strategy to provide sufficient nitrogen to maintain growth during less favorable periods (Pate 1983; Erskine et al. 1996).

Several authors have reported that the natural abundance method of determining the extent of N_2 fixation does not always discriminate putative N_2 -fixing plants and those non-fixing. The problem is that so-called reference plants often exhibit $\delta^{15}\text{N}$ values lower than those of putative nitrogen fixers. One explanation of this is that the $\delta^{15}\text{N}$ values are influenced by the mycorrhizal status of non-fixing

plants (Roggy et al. 1999), with ectomycorrhizal species being depleted in ^{15}N . However, in the rain forest of French Guyana and in the Brazilian Atlantic Forest (Aidar et al. in prep. 2000a) ectomycorrhizas symbiosis are rare and Vesicular-Arbuscular mycorrhiza (VAM) symbiosis predominate. It would seem unlikely then that low $\delta^{15}\text{N}$ values are the result of ectomycorrhizal colonization.

We tested the proposition made by Roggy et al. (1999), where natural leaf $\delta^{15}\text{N}$ and %N can indicate functional groups and the type of plant N nutrition in rain forest trees. What we found was that these parameters could not discriminate between N_2 -fixing and non-fixing tree species in our study site. Indeed, our results for $\delta^{15}\text{N}$ suggest that the plant-available soil N pools had high homogeneity in their signatures not allowing the definition of uniform relationships among $\delta^{15}\text{N}$ and % leaf N, corroborating the results found by Handley et al. (1994) in Africa. Handley et al (1999) working with global and seasonal data, postulate a proximate mechanism for the overall relationship between water availability and ecosystem $\delta^{15}\text{N}$, suggesting that leaf and soil values appear to be related to the residence time of whole ecosystem N. This appears to be the case in the study area, where an apparent trend to enrichment of leaf $\delta^{15}\text{N}$ signature with succession evolution and forest maturation was observed. Similar results were found in the Amazonian Forest by Thielen-Klinge et al. (1999).

An interesting result was that the contrasting $\delta^{15}\text{N}$ for found for species that utilize NO_3^- : the negative $\delta^{15}\text{N}$ values found for *C.pachystachya* at PI (range of xylem sap NO_3^- -N from 18.5 to 41.9%), intermediate values for *C.glaziovii* at PII (xylem sap NO_3^- -N from 17.1 to 33.3%) and highly positive values for *G.opposita* at PIII (xylem sap NO_3^- from 88.7 to 35.8%) that showed the highest $\delta^{15}\text{N}$ values sampled. These results contrast with the suggestion made by Pate et al. (1993) that high $\delta^{15}\text{N}$ values may relate directly to utilization of NO_3^- in pioneer species in Australia.

The increased values for xylem sap NO_3^- content found in *Psp* during the wet season, when soil N availability was higher suggest that the *Psp* takes up NO_3^- more efficiently than the species belonging to others regeneration strategies, excepting *Guapira opposita*, corroborating the previous observations that these species are NO_3^- assimilators.

Besides the unchanged NRA averages between seasons in *Psp*, and the differential behavior found for the different species regarding the relationship between NRA and xylem sap NO_3^- content are difficult to explain. *C.glaziovii* showed some leaf NO_3^- storage during the wet season as shown by leaf NO_3^- content. In this species, the xylem sap NO_3^- content was negatively correlated with NRA, suggesting that "accumulation" (higher leaf storage and xylem sap loading) occurred when NRA was below the maximum values observed. In contrast, *C.pachystachya* showed no relationship between NRA and xylem sap NO_3^- content, and no accumulation of NO_3^- in leaves. Uptake of NO_3^- by roots is a complex event. In barley, it is carried out by three different systems (Aslam et al. 1992; Wirén et al.

1997; Crawford et al. 1998): a constitutive low affinity system operates when NO_3^- availability is high, and two high affinity systems when NO_3^- availability is low (one constitutive and other induced). The regulation of NR enzyme is a complex process that involves light, sugars, amides, ATP and inactivation by phosphorylation. Additionally, strong diurnal variations in NRA have been observed (Lea 1997).

The xylem sap total N content only showed seasonal variation in **LSsp**, which was more than 2-fold higher during the dry season. This behavior suggests that these species are recycling stored N, probably for supporting reproductive effort, since all species are flowering (*Nectandra megapota mica*) or producing fruits (*Chrysophyllum inornatum*, *Ocotea catharinensis* and *Roupala brasiliensis*) during wintertime (dry season). In addition, *Aspidosperma* and *Roupala* are winter deciduous species, which reinforce this hypothesis, since they may remobilize nutrients from senescent shoots before discarding them. The higher N load in xylem occurs when soil N and water availability is lower suggesting again that the origin of this N is from remobilization rather than from new assimilation.

Similar results were obtained by Schmidt et al. (1998) in northern Australia for *Eucalyptus* and some Proteaceae species, which showed higher xylem sap total N content in the dry season. However, the present results contrast with those of Stewart et al. (1992) and Dambrine et al. (1995), who report a close relationship between leaf N and xylem sap N content.

Only **Psp** and **ESsp** Leguminosae species showed increases in leaf N content with higher soil N availability. **ESsp** non-Leguminosae and **LSsp** did not respond to this higher N availability by increasing leaf N content. It is of interest that species belonging to these latter two guilds are very common in Atlantic Forest over oligotrophic acidic soil, with *Tibouchina pulchra* (**ESsp** non-Leguminosae) being the dominant tree species in the early secondary succession. These results suggest that the domination of Leguminosae species in the secondary succession at the study site is consequence of the occurrence of a richer soil (eutrophic calcareous soils), where the higher nutrient availability, especially N, favor the success of these species over those adapted to oligotrophic substratum (Aidar et al. in prep. 2000a; McKey, 1994).

The profile of nitrogenous compounds in xylem sap was characteristic for the different regeneration strategy guilds, and was relatively constant between seasons. The diagnostic characteristics of the different regeneration strategy guilds are shown in figure 6. **Psp** is typified by the presence of ASN-N and NO_3^- -N; **ESsp** Leguminosae by the presence of unusual compounds (UR-N, DJE-N, SER-N and LYS-N) and ASN-N; **ESsp** non-Leguminosae by the presence of GLN-N and ARG-N; **LSsp** by the presence of ASN-N and ARG-N; and *Guapira opposita* by the presence of NO_3^- -N and others compounds.

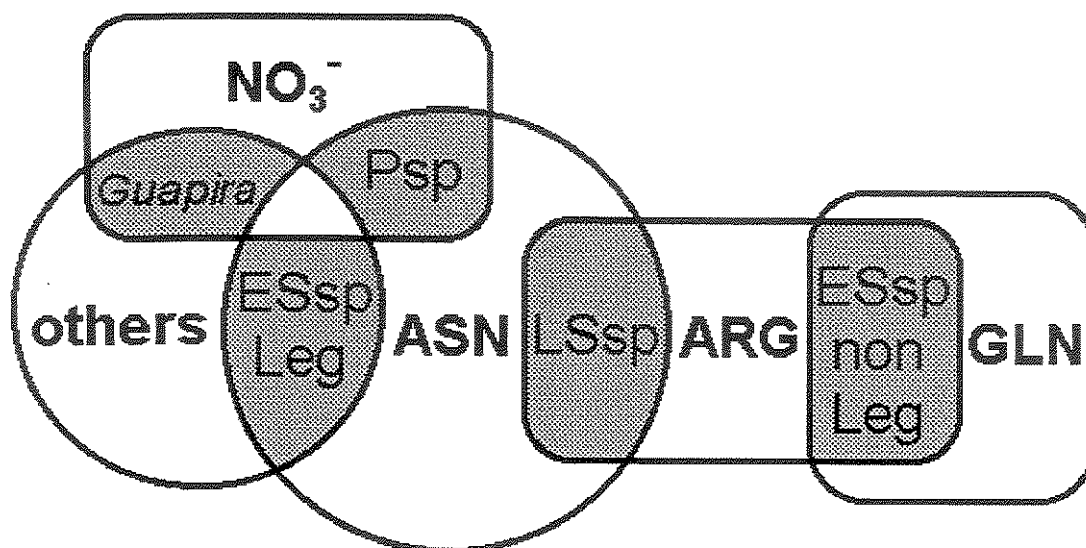


Figure 6 – Schematic draw of the main N-compounds transported by the different regeneration strategy guilds. **Psp** – pioneer species; **ESsp Leg** – early secondary leguminosae species; **ESsp non Leg** - early secondary non-leguminosae species; **LSsp** – late secondary species; **Guapira** – *Guapira opposita* (**ESsp**).

From the summarized data presented in table 10 we can clearly distinguish the differential strategies of N utilization among the different regeneration strategy guilds:

Psp were positive in NRA and xylem sap NO_3^- , increased leaf %N, negative in leaf $\delta^{15}\text{N}$, and neutral in xylem sap total N; transport of ASN and NO_3^- .

ESsp Leguminosae were neutral in NRA, xylem sap NO_3^- , leaf $\delta^{15}\text{N}$, and xylem sap total N; and increased leaf %N; transport other compounds and ASN.

ESsp non-Leguminosae were neutral in leaf %N, leaf $\delta^{15}\text{N}$ and xylem sap total N; and negative in NRA and xylem sap NO_3^- ; transport GLN and ARG.

Guapira opposita (**ESsp**) were positive in leaf %N, leaf $\delta^{15}\text{N}$ and xylem sap NO_3^- ; neutral in NRA; and negative in xylem sap total N; transport NO_3^- and others compounds.

LSsp non-Nyctaginaceae were positive leaf %N and xylem sap total N; neutral in leaf $\delta^{15}\text{N}$; and negative in NRA and xylem sap NO_3^- ; transport ASN and ARG.

Regeneration Strategies	NRA		Leaf %N		Leaf $\delta^{15}\text{N}$		NO_3^- XS		XS tot N		main XS comp.	
	dry	wet	dry	wet	dry	wet	dry	wet	dry	wet	dry	wet
Pioneer	+	+	-	±	-	-	+	+	±	±	ASN / NO_3^-	ASN / NO_3^-
Early Secondary – Leguminosae	±	±	±	+	±	±	±	±	±	±	others / ASN	others / ASN
Early Secondary non Leguminosae	-	-	-	-	±	±	-	-	±	±	GLN / ARG	GLN / other
<i>Guapira opposita</i>	-	±	+	+	+	+	+	+	-	-	NO_3^-	NO_3^- / others
Late Secondary	-	-	-	-	+	+	-	-	+	±	ASN / ARG	ASN / ARG
unit												
pKat gFW ⁻¹												
%												
‰												
%												
µmoles N ml ⁻¹												
symbol key												
+												
±												
-												

Table 10 – Regeneration strategy guilds and the leaf and xylem sap parameters distributed in classes.

BIBLIOGRAPHY

- Aidar MPM, Godoy RFL, Bergmann J, Schmidt S, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000a) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. I. Characterization of Atlantic Forest Successional Communities over calcareous soil.
- Aidar MPM, Godoy RFL, Bergmann J, Schmidt S, Stewart GR & Joly CA (in prep. 2000b) Ecophysiology of nitrogen use strategies in neotropical rainforest trees. II. Architectural analysis of succession and characterization of species' regeneration strategies.
- Anderson JM & Spencer T. (1991) Carbon, nutrient and water balances of tropical rain forest ecosystems subject to disturbance. MAB Digest 7, UNESCO, Paris, 95p.
- Andrews M, de Faria SM, McInroy SG & Sprent JI. (1990) Constitutive nitrate reductase activity in the Leguminosae. *Phytochemistry* 29, 49-54.
- Aslam M, Travis RL & Huffaker RC (1992) Comparative kinetics and reciprocal inhibition of nitrate and nitrite uptake in roots of uninduced and induced barley seedlings. *Plant Physiology* 99:1124-1133.
- Attiwill P.M. & Adams M.A. 1993. Tansley Review No. 50. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124: 561-582.
- Bajwa R & Read DJ (1985) The biology of mycorrhiza in the Ericaceae: IX. Peptides as nitrogen sources for the ericoid endophyte and for mycorrhizal and non-mycorrhizal plants. *New Phytologist* 101:459-467

- Budowski G (1965) Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15(1):40-42
- Chapin III FS, Moilanen L & Kielland K (1993) Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361:150-153.
- Chapin III, F.S. (1995). New cog in the nitrogen cycle. *Nature* 377, 199-200.
- Chazdon, R.L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N., 1996 - Photosynthetic responses of tropical forest plants of contrasting light environments. , NY. pp. 5-55.
- Crawford NM & Glass ADM. (1998) Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Review Trends in plant science* 3(10):389-395
- Dambrine E, Martin F, Carisey N, Granier A, Hällgren JE, Bishop K (1995) Xylem sap composition: A tool for investigating mineral uptake and cycling in adult spruce. *Plant and Soil* 168-169:233-241
- Ellsworth DS & Reich PB (1996) Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77(2):258-581.
- Erland S, Finlay R & Soderstrom B (1991) The influence of substrate pH on carbon translocation in ectomycorrhizal and non-mycorrhizal pine seedlings. *New Phytologist* 119:235-242.
- Erskine PD, Stewart GR, Schmidt S, Turnbull MH, Unkovich M & Pate JS. (1996). Water availability - a physiological constraint on nitrate utilisation in plants of the Australian semi-arid mulga woodlands. *Plant, Cell Environ.* 19:1149-1159.
- Erskine PD, Bergstrom, Schmidt S, Stewart GR, Tweedie CE & Shaw JD (1998) Subantarctic Macquarie Island – a model ecosystem for studying animal-derived nitrogen sources using ¹⁵N natural abundance. *Oecologia* 117:187-193.
- Eviner VT & Chapin FS III (1997) Nitrogen cycle: plant-microbe interactions. *Nature* 385:26-27.
- Foulds W. 1993. Nutrient concentrations of foliage and soil in South-western Australia. *New Phytologist* 125, 529-546.
- Fredeen A.L., Griffin K. & Field C.B. 1991. Effects of light quality and quantity and soil nitrogen status on nitrate reductase activity in rainforest species of the genus *Piper*. *Oecologia* 86, 441-446.
- Gandolfi S, Leitão Filho HF & Bezerra CLF (1995) Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos. *Revista Brasileira de Biologia* 55(4):753-767
- Gutjahr MR (1993) Critérios relacionados à compartimentação climática de Bacias Hidrográficas: A Bacia do Rio Ribeira de Iguape. Master Degree Dissertation – Department of Geography University of São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Gutschick VP (1981) Evolved strategies in nitrogen acquisition by plants. *The American Naturalist* 118(5):607-637

- Handley LL, Austin AT, Robinson D, Scrimgeour CM, Raven JA, Heaton THE, Schmidt S & Stewart GR (1999) The $\delta^{15}\text{N}$ natural abundance ($\delta^{15}\text{N}$) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* 26(2):185-199.
- Handley LL, Odee D. & Scrimgeour C.M. 1994. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ patterns in savanna vegetation: dependence on water availability and disturbance. *Functional Ecology* 8, 306-314.
- Havill D.C, Lee J.A. & Stewart G.R. 1974. Nitrate utilization by species from acidic and calcareous soils. *New Phytologist* 73, 1221-1231.
- Högberg P. (1997) ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *Tansley Review No. 95 New Phytologist* 137:179-203
- Inoue MT, Roderjan CV, Kuniyoshi YS (1984) Projeto madeira do Parana. Curitiba: FUPEF, 260p.
- Joly CA, Aïdar MPM, Klink CA, Mcgrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC, Oliveira A A, Pott A, Rodal MJN & Sampaio EVSB (1999) Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51 (5/6):331-348.
- Jordan CF (1985) Nutrient cycling in moist tropical forests. Wiley, Chichester, England.
- Kern J & Darwich A 1998 – Studies on the role of N_2 fixation and denitrification on the amazon floodplain. *Proceedings of the SHiFT-Workshop*. march 15-19, Manaus, Brazil p.272-282
- Kielland K (1994) Amino acids absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75:2373-2383
- Lea PJ (1997) Primary Nitrogen Metabolism. In: Dey PM & Harborne JB (ed) *Plant Biochemistry*. Academic Press. San Diego. pp. 273-313.
- Lee JA & Stewart GR (1978) Ecological aspects of nitrogen assimilation. *Advances in Botanical Research* 6, 1-43.
- Leitão Filho HF, Pagano SN, Cesar O, Timoni JL & Rueda JJ (1993) *Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão*. Paulista State University Ed/University of São Paulo Ed. 184p.
- Logde DJ, McDowell WH & McSwiney CP. (1994) The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Tree* 9(10):384-387.
- McKey D (1994) Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: Sprent JI, McKey D (eds) *Advances in legume systematics 5: the nitrogen factor*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 221-228
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London.
- Martinelli LA, Piccolo MC, Townsend AR, Vitousek PM, Cuevas E, McDowell IW, Robertson GP, Santos OC, Treseder K. (1999) Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry* 46 (1) : 45-65
- Näsholm T, Ekblad A, Nordin A, Giesler R, Högberg M & Högberg P. (1998). Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914-916.

- Nilsson LO, Hüttl RF, Johansson UT & Jochheim H (1995) Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems – present status and future research directions. *Plant and Soil* 168-169:5-13.
- Nogueira PE & Haridasan M 1997 – Foliar nutrient concentrations in tree species in four gallery forest in central Brazil. *Proceedings of International Symposium on Assessment and Monitoring of forest in tropical dry regions with special reference to gallery forests*. Nov 4 – 7, 1996. Brasilia, Brazil. p.309-321
- Nordin A. (1998) Physiological Ecology of nitrogen utilisation by forest plants. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvestria* 76:1-46.
- Norton JM, Smith JL & Firestone MK (1990) Carbon flow in the rhizosphere of ponderosa pine seedlings. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 449-455.
- Oliveira Filho AT & Fontes MAL (1999 in press) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica*.
- Pate J.S. 1983. Patterns of nitrogen metabolism in higher plants and their ecological significance. pp. 225-256. In: *Nitrogen as an Ecological Factor* (Lee J.A., McNeil S. & Rorison I.H., eds.). Blackwell, Oxford.
- Pate JS, Stewart GR & Unkovich M (1993) Nitrogen-15 natural abundance of plant and soil components of a *Banksia* woodland ecosystem in relation to nitrate utilization, life form, mycorrhizal status and nitrogen-fixing abilities of component species. *Plant-Cell-and-Environment* 16 (4) 365-373.
- Pate J.S., G. Woodall, W.D. Jeschke and G.R. Stewart 1994. Root xylem transport of amino acids in the roots of hemiparasitic shrub *Oxalophyllanthi* (Labill) R.Br. (Olacaceae) and its multiple hosts. *Plant, Cell Environ.* 17:1263-1273.
- Raab, T.K., Lipson, D.A., and Monson, R.K. (1996). Non-mycorrhizal uptake of amino acids by roots of the alpine sedge *Kobresia myosuroides*: implications for the alpine nitrogen cycle. *Oecologia* 108, 488-494.
- Raven JA & Smith FA 1976. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. *New Phytologist* 76: 415-431.
- Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47:376-391.
- Reich PB & Walters MB. (1994) Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species: II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expression. *Oecologia* 97 (1) 73-81.
- Reich PB, Ellsworth DS & Uhl C (1995) Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology* 9:65-76.

- Roggy JC, Prévost MF, Gourbiere F, Casabianca H, Garbaye J & Domenach AM. (1999) Leaf natural ^{15}N and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia* 120:171-182.
- Salisbury EJ (1921) The significance of calcicole habit. *Journal of Ecology* 8:202-215
- Silva CA, Vale FR, Anderson SJ & Kobal AR (1999) Mineralização de nitrogênio e enxofre em solos brasileiros. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34:1679-1689.
- Schmidt (1996) Nitrogen realtions in tropical and subtropical australian plant communities. PhD Thesis. Department of Botany, The University of Queensland, Australia. 181p.
- Schmidt S & Stewart GR (1997). Waterlogging and fire impact on nitrogen availability and utilization in a subtropical wet heathland (wallum). *Plant, Cell and Environment* 20, 1231-1241.
- Schmidt S & Stewart GR (1999) Glycine metabolism by plant roots and its occurrence in Australian plant communities. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 253-264.
- Schmidt S, Stewart GR, Turnbull MH, Erskine PD & Ashwath . (1998) Nitrogen relations of natural and disturbed communities in tropical Australia. *Oecologia* 117(1-2):95-104
- Sloan C.H. & Sublett B.J. 1966. Colorimetric method of analysis for nitrates in tobacco. *Tobacco Science* 10, 121-125.
- Smirnoff N & Stewart GR (1985) Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. *Physiologia Plantarum* 64, 133-140.
- Smirnoff N, Todd P & Stewart GR (1984) The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. *Annals of Botany* 54, 363-374.
- Sprent JI (1994) Nitrogen acquisition systems in the Leguminosae. pp. 1-16. In: Sprent JI & McKey D (eds) *Advances in Legume Systematics vol 5: The Nitrogen Factor*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Stewart G.R. (1991) The comparative ecology of plant nitrogen metabolism. pp. 91-97. In: *Plant Growth Interactions with Nutrition and Environment* (Porter J.R. & Lawlor D.W., eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Stewart GR, Orebamjo TO (1983) Studies of nitrate utilisation by the dominant species of regrowth vegetation of tropical West Africa: a Nigerian example. In: Lee JA, McNeill S, Rorison IH (eds) *Nitrogen as an Ecological Factor*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 167-188
- Stewart GR, Popp M, Holzapfel I, Stewart JI & Dickie-Eskew A (1986) Localization of nitrate reduction in ferns and its relationship to environment and physiological characteristics. *New Phytologist* 104, 373-384.
- Stewart GR, Hegarty EE & Specht RL (1988) Inorganic nitrogen assimilation in plants of Australian rainforest communities. *Physiologia Plantarum* 74, 26-33.

- Stewart GR, Gracia CA, Hegarty EE & Specht RL (1990) Nitrate reductase activity and chlorophyll content in sun leaves of subtropical Australian closed-forest (rainforest) and open-forest communities. *Oecologia* 82, 544-551.
- Stewart GR, Joly CA & Smirnoff N. (1992) Partitioning of inorganic nitrogen assimilation between the roots and shoots of cerrado and forest trees of contrasting plant communities of South East Brasil. *Oecologia* 91:511-517.
- Stewart GR, Pate JS & Unkovich M (1993) Characteristics of inorganic nitrogen assimilation of plants in fire-prone Mediterranean type vegetation. *Plant, Cell Environ.* 16:351-363.
- Stewart GR, Schmidt S, Handley LL, Turnbull MH, Erskine PD & Joly CA (1995) ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. *Plant, Cell and Environment* 18, 85-90.
- Stewart GR & Schmidt S (1999) Evolution and ecology of plant mineral nutrition. In: Press MC, Scholes JD & Barker MG (Ed) *Physiological Plant Ecology*. Blackwell Science. British Ecological Society Volume Series. p. 91 - 114.
- Stewart GR, Aïdar MPM, Joly CA & Schmidt S (in prep. 2000) Impact of point source pollution on nitrogen isotope signatures of plants in SE Brazil.
- Tanner EVJ (1977) Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of floristics, the soil and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of ecology* 65:883-918.
- Thielen-Klinge A, Paparçikova L, Cordeiro MR & Vlek PLG (1999) Quantification of biological fixation in primary forest and secondary vegetation in NE Amazonia. *Proceedings of the SHiFT-Workshop*. march 15-19, Manaus, Brazil p. 131-136
- Turnbull MH, Schmidt S, Erskine PD, Richards S, Stewart GR (1996) Root adaptation and nitrogen source acquisition in natural ecosystems. *Tree Physiol* 16:941-948
- Turnbull M.H., Goodall R. & Stewart G.R. 1995. The impact of mycorrhizal colonization upon nitrogen source utilization and metabolism in seedlings of *Eucalyptus grandis* Hill. ex. Maiden and *Eucalyptus maculata* Hook. *Plant, Cell and Environment* 18, 1386-1394.
- Uhl C (1987) Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407
- Uhl C, Nepstad D, Buschbacher R, Clark K, Kaufman B & Subler S (1990) Studies of ecosystem response to natural and anthropogenic disturbances provide guidelines for designing sustainable land-use system in amazonia. In: Anderson AB (ed.) *Alternatives to deforestation. Steps towards sustainable use of amazon rain forest*. p. 24-42
- Veloso HP, Rangel Filho ALR & Lima JCA (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira*, adaptada a um sistema universal. MEFP/IBGE/DRNEA, RJ. 123p.

- Vitousek PM, Gosz JR, Grier CC & Reiners WA (1982) A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52:155-177.
- Vitousek PM & Sanford RL (1986) Nutrient Cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:137-167
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* 7(3): 737- 750
- Vogels GD & van der Drift C (1970) Differential analysis of glyoxylate derivatives. *Analytical Biochemistry* 33, 143-157.
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22
- Wirén N van, Gazzarrini S & Frommer WB. (1997) Regulation of mineral nitrogen uptake in plants. *Plant and Soil* 196:191-199

DISCUSSÃO GERAL

A caracterização estrutural das fases sucessionais estudadas revelou um aumento da estratificação vertical e decréscimo de iluminação do subosque com a evolução da sucessão (figuras 2c e 3; cap. 1). O levantamento também demonstrou a dominância de espécies leguminosas ao longo da sucessão: *Piptadenia gonoacantha* (Mimosaceae) domina as fases secundárias iniciais e *Schizolobium parahyba* e *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae) a fase secundária tardia (figura 2a, b; cap.1).

Este resultado contrasta claramente com os padrões já identificados no início da sucessão secundária em Mata Atlântica sobre solos ácidos, onde a família Melastomataceae geralmente é dominante, especialmente *Tibouchina pulchra*. Um exemplo deste padrão foi apresentado no cap. 1 (tabela 2), onde o levantamento fitossociológico realizado em diferentes estágios de sucessão sobre solos ácidos em uma área distante apenas cerca de 10 km da área de estudo, indicou a dominância desta espécie (dominância relativa de 14.8 % em área com 5 anos após abandono da roça e de 26.4% em área com 15 anos).

É possível concluir que a alteração na estrutura e dinâmica da sucessão da Mata Atlântica sobre solos calcários é decorrente das características deste tipo de solo, pois quando comparado com o solo originado sobre substrato Filito (tabela 3; cap 1), apresenta pH, % matéria orgânica, saturação de bases e conteúdo de Ca mais altos e muito menor conteúdo de acidez trocável ($H + Al$). Estas características indicam a natureza eutrófica do solo calcário estudado. Estas diferenças sugerem então, que as comunidades associadas à sucessão sobre solos calcários podem ser consideradas como calcícolas, em oposição às plantas calcífugas que ocorrem sobre solos ácidos (Marschner, 1995). Plantas calcícolas necessitam de mecanismos para solubilização de Fe e P na rizosfera, e aparentemente estas apresentam maior capacidade na produção de ácidos orgânicos que são agentes quelantes.

Os resultados obtidos em relação à colonização por micorrizas (tabela 1; cap.1) corroboram os resultados de Zangaro Fo. (1997) e Siqueira et al. (1998), sugerindo que a dependência da associação micorrízica apresentadas pelas espécies arbóreas neotropicais decresce com a evolução da sucessão: nas fases iniciais de sucessão, as espécies arbóreas pioneiras são micotróficas obrigatórias; nas fases intermediárias da sucessão, as espécies arbóreas secundárias apresentam uma mistura de micotrofia obrigatória e facultativa; e nas fases mais avançadas, as espécies clímax (secundárias tardias) são micotróficas facultativas ou não micotróficas.

Apesar do fato de que solos calcários cobrem mais de 30% da superfície terrestre (Marschner 1995), esta ocorrência no Brasil é bastante restrita (cerca de 5% da área territorial brasileira), sendo que as maiores áreas estão situadas em zona árida ou semi-árida. Especialmente no Domínio Mata Atlântica (Joly et al. 1999) esta ocorrência é muito rara, só ocorrendo em pequenas áreas no sudeste

do Brasil. Esta formação florestal assume então, enorme importância em relação ao aprofundamento do conhecimento sobre a Biodiversidade Neotropical, configurando um banco genético inestimável, servindo ainda, de refúgio para espécies ameaçadas de extinção, tal como *Ocotea catharinensis* (SBB 1992). O conhecimento desta dinâmica sucessional é também uma ferramenta importante para subsidiar o desenvolvimento de projetos de recuperação de áreas deflorestadas e/ou degradadas e programas de gerenciamento ambiental no interior e entorno da Unidade de Conservação.

A análise arquitetônica realizada através da caracterização e composição das eco-unidades indicou o seguinte padrão na evolução da sucessão em Mata Atlântica sobre solos calcários após o abandono das roças: estabelecimento de eco-unidade herbácea-arbustiva dominada por *Vernonia polyanthes* Less – Asteraceae, logo após o abandono do cultivo através de chuva de semente e banco de semente do solo. Esta fase pioneira inicial (não inventariada) alcança a maturidade em três ou quatro anos. As sementes das espécies arbóreas pioneiras, provenientes de chuva de semente ou do banco de solo, iniciam seu desenvolvimento concomitantemente e/ou embaixo da fraca cobertura herbácea desta eco-unidade arbustiva, caracterizando a eco-unidade pioneira. Esta última é dominada por espécies pioneiras típicas, tais como *Cecropia pachystachya* e *C. glaziovi* – Cecropiaceae, e atinge a maturidade ao redor de 10 – 12 anos (figura 1A; cap. 2). Com a evolução da sucessão, a tendência é que haja a fragmentação desta eco-unidade grande em eco-unidades progressivamente menores. Assim, sobrevêm a eco-unidade secundária inicial, composta pelas espécies secundárias iniciais *Piptadenia gonoacantha* – Mimosaceae e *Rapanea ferruginea* – Myrsinaceae, que iniciam seu desenvolvimento embaixo do dossel relativamente aberto, composto pelas espécies pioneiras. Por sua vez, estas eco-unidades secundárias iniciais podem ser substituídas por outras eco-unidades secundárias iniciais compostas por espécies com ciclo de vida mais longo, como por exemplo, *Schizolobium parahyba* (Caesalpinaceae). Entretanto, com o avanço da sucessão, as eco-unidades secundárias iniciais são substituídas por eco-unidades secundárias tardias estruturadas por espécies mais tardias, tais como *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae), *Aspidosperma ramiflorum* (Apocynaceae) e *Ficus* spp. (Moraceae). Nas florestas mais maduras ocorrem as menores eco-unidades, o “chablis” ou clareira-de-uma-árvore (figura 1A, figura 3; cap. 2).

Não obstante, as espécies selecionadas terem sido classificadas nas três diferentes guildas de regeneração, elas mostram distribuição sobrepostas ao longo de sucessão (figura 2; cap. 2), caracterizando o gradiente proposto por Whitmore (1996).

A técnica de sacos de resina de troca iônica indicou que as taxas de mineralização e amonificação foram mais significativas durante o período de clima mais úmido (verão; dezembro) em todas as fases sucessionais avaliadas, provavelmente decorrente do ciclo de secagem-reumidecimento que acelera a reposição de N originados de microorganismos e fontes recalcitrantes fisicamente protegidas. Durante a estação úmida a disponibilidade de NH_4^+ foi de 1.6 a 3 vezes maior, enquanto para NO_3^- ela foi de 1.7 a 20 vezes maior. A disponibilidade total de N inorgânico durante o

verão foi duas vezes maior nas fases pioneira tardia (PI) e secundária tardia (PIII), e quase 7 vezes na fase secundária inicial (PII). Estes resultados confirmam que o solo pode ser caracterizado como eutrófico, assim como indicado pelas análises químicas (tabela 3; cap.1).

A tabela 1 apresenta uma avaliação qualitativa dos principais parâmetros do metabolismo de N investigados entre as diferentes estratégias de regeneração. Os padrões de utilização de N entre as diferentes guildas de regeneração e as espécies que as compõem são sumarizadas a seguir.

Estratégias de regeneração	ANR		%N foliar		$\delta^{15}\text{N}$ foliar		NO_3^- SX		Ntotal SX		principal composto SX	
	seco	úmido	seco	úmido	seco	úmido	seco	úmido	seco	úmido	seco	úmido
Pioneira	+	+	—	±	—	—	+	+	±	±	ASN / NO_3^-	ASN / NO_3^-
Secundária Inical - Leuminosae	±	±	±	+	±	±	±	±	±	±	others / ASN	others / ASN
Secundária Inical não leguminosae	—	—	—	—	±	±	—	—	±	±	GLN / ARG	GLN / other
<i>Guapira opposita</i>	—	±	+	+	+	+	+	+	—	—	NO_3^-	NO_3^- / others
Late Secondary	—	—	—	—	+	+	—	—	+	±	ASN / ARG	ASN / ARG
unit pKat gFW⁻¹ % ‰ % μmoles N ml⁻¹ + > 400 > 3 > 2 > 15 > 12 symbol key ± 200 – 400 2 – 2.5 1 – 2 5 – 15 6 – 12 — < 200 < 2.5 < 1 < 5 < 6												

Tabela 1 – Comparação qualitativa entre os principais parâmetros do metabolismo de N analisados e as estratégias de regeneração ao longo das estações. ANR – atividade da enzima de nitrato redutase; SX – seiva do xilema; ASN – asparagina; GLN – glutamina; ARG – arginina; NO_3^- – nitrato.

Espécies pioneiras

ANR (atividade de nitrato redutase) alta indicando grande importância deste processo na aquisição de N; concentração de N foliar maior na estação úmida, quando há maior disponibilidade de N no solo; composição isotópica N negativa; alto conteúdo relativo de NO_3^- na seiva do xilema, indicando que a redução deste ocorre principalmente ao nível foliar; conteúdo total de compostos de N de baixo peso molecular na seiva do xilema mediano e não sazonal; transporte na seiva do xilema de ASP-N e NO_3^- -N.

Pequena diferenciação entre as espécies que compõem este grupo, exceto pela presença de um composto nitrogenado não identificado na seiva do xilema em *Trema micrantha*. Todas as três espécies são sempre-verdes, florescendo na primavera ou verão. *Cecropia pachystachya* e *Trema micrantha* apresentam ciclo de vida mais curto quando comparado à *C. glaziovii*.

Espécies secundárias iniciais leguminosas.

ANR moderada, indicando que as espécies não são assimiladoras típicas de NO_3^- como demonstrado pelas pioneiras, mas podem complementar sua nutrição quando este está disponível; assim como pioneiras, apresentam maior concentração de N foliar no verão, quando este está mais disponível no solo; composição isotópica com valores médios; conteúdo de NO_3^- -N na seiva do xilema moderado, reforçando a hipótese de complementação da nutrição através de NO_3^- ; conteúdo total de compostos de N de baixo peso molecular na seiva do xilema mediano e não sazonal; transporte na seiva do xilema de compostos pouco comuns (DJE-N; UR-N; SER-N; LYS-N) e ASP-N.

As espécies apresentam algumas variações em relação ao padrão, relacionadas à importância relativa da assimilação de NO_3^- e da associação simbiótica entre as espécies. Assim, *Inga marginata* apresenta maior contribuição da assimilação de NO_3^- -N e de UR-N, este último provavelmente originado da fixação simbiótica. Ainda, apresentou alta concentração de N foliar em todos os estágios e estações (em torno de 3%). *Piptadenia gonoacantha* apresenta contribuição mediana de NO_3^- -N e pouca contribuição de UR, mas grande importância de SER-N e DJN-N (aminoácido não proteico e sulfatado). A espécie apresentou concentração de N foliar de alta a muito alta (máximo de 4.6%). Ambas espécies citadas acima são Mimosoideae, e os padrões apresentados indicam sua capacidade de nutrição combinada em relação ao N, incluindo todas as fontes disponíveis (fixação simbiótica de N_2 ; assimilação de NO_3^- e provavelmente também de NH_4^+ e N orgânico através de associação micorrízica) reforçando a afirmação de Stewart et al. (1999) sobre as espécies desta família que apresentam estratégias de uso de nitrogênio muito diversificadas.

Schizolobium parahyba apresentou moderada ANR mas muito pouca concentração de NO_3^- -N e grande contribuição de LYS-N, UR-N e NH_4^+ -N na seiva do xilema. Como esta espécie é considerada não nodulante e é uma planta decídua, é possível que estes dois últimos compostos possam ser originados de reassimilação e/ou ciclagem de N como sugerido por vários autores para outras espécies leguminosas (Aveline et al. 1995; Hansen et al. 1995; Avery 1993; Schneider et al. 1996; Parsons et al. 1996). Durante o período seco, quando a concentração de N foliar foi mais baixa (1.5%), provavelmente as folhas coletadas já teriam iniciado seu processo de senescência, e portanto translocando seus nutrientes. Durante o verão, a concentração de N foliar foi de 2.2%, ainda muito abaixo da média observada para as outras leguminosas de 3.4 ± 0.6 (média durante a estação seca = 3.0 ± 0.3 e média geral = 3.2 ± 0.5 % N foliar). A composição da seiva do xilema durante o período seco indica alta concentração de NH_4^+ , sugerindo a ocorrência de translocação. Durante o período úmido, a ocorrência de UR poderia ser derivado de remobilização de N estocado durante o período de deciduidade.

Segundo McKey (1994) a ocorrência de valores significativamente menores no conteúdo foliar de N de espécies de Caesalpinoideae em relação às outras leguminosas é uma ocorrência frequente.

Entretanto, tais valores seriam maiores do que os valores médios característicos de espécies não leguminosas, o que não foi observado neste estudo. Os valores médios das espécies secundárias iniciais e tardias não leguminosas estudadas são mais elevados durante a estação seca (2.1 ± 0.5 %N foliar), e similares durante a estação úmida (2.2 ± 0.6 %N foliar) quando comparados aos valores apresentados pela espécie em questão. Talvez este fato esteja associado à maior disponibilidade de N que ocorre no solo calário eutrófico, favorecendo desse modo uma maior assimilação de N por todas as espécies presentes na floresta.

Espécies secundárias iniciais não leguminosas

Baixas ANR e de conteúdo de NO_3^- na seiva do xilema, indicando que NO_3^- não tem importância como fonte de N; valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliares moderados; e baixa concentração de N foliar, sendo estes os menores valores entre as espécies avaliadas; conteúdo total de compostos de N de baixo peso molecular na seiva do xilema mediano e não sazonal, transportando principalmente GLN-N e ARG-N.

As espécies que compõem este grupo apresentaram algumas variações em relação ao padrão geral, sendo que *Myrcia cf. rostrata* e *Campomanesia guaviroba* (Myrtaceae) apresentaram significativa concentração de NO_3^- sendo transportado na seiva do xilema, especialmente durante a época úmida, mas entretanto, apresentando baixa ANR nas duas estações. Estas duas espécies além de *Rapanea ferruginea* (Nycatginaceae) apresentaram predominância de ARG-N na seiva do xilema, especialmente durante a estação úmida, sugerindo a reciclagem de N estocado, assim como sugerido por Schmidt et al. (1998), e também a ocorrência do transporte de GLN-N em ambas estações. *Tetrorquideum rubrivenium* (Euphorbiaceae) foi a espécie deste grupo que apresentou maior concentração de N foliar, que junto com *Tibouchina pulchra* (Melastomataceae) apresentaram predominância de transporte de GLN-N na seiva do xilema, e também uma importante contribuição de ARG-N. Este grupo de modo geral, foi o que apresentou o menor status em relação ao conteúdo de N. Segundo Lea et al. (1980), a GLN é o único composto de transporte de N que não requer nenhum gasto adicional de energia, pois está diretamente envolvida na assimilação de NH_4^+ . Assim, o transporte preferencial de GLN nestas espécies sugere uma economia de energia no transporte de N, cujo metabolismo poderia ser considerado “pobre em nitrogênio” em contraposição às espécies leguminosas com seu “estilo de vida rico em N” como sugerido por McKey (1994) e Stewart et al (1999). São espécies sempre-verdes, exceto *Myrcia cf. rostrata* que é semi-decídua.

Esta espécie apresentou comportamento bastante diferente de todas as outras, com NO_3^- sendo o principal composto transportado na seiva do xilema durante a estação seca, mas apresentando baixa ANR, sugerindo que o NO_3^- tem mais função osmótica do que nutricional. Durante a estação úmida, quando NO_3^- esteve mais disponível no solo, seu transporte na seiva diminuiu bastante, mas o acúmulo foliar foi significativamente aumentado. Foi a espécie que apresentou os maiores valores para o $\delta^{15}\text{N}$ e %N foliares, provavelmente decorrentes da grande presença e acúmulo deste composto. Entretanto, o conteúdo total de compostos nitrogenados de baixo peso molecular na seiva do xilema foi constante e relativamente baixo ao longo das estações. Comportamento semelhante foi verificado em *Ficus* spp em ecossistemas no norte da Austrália por Schmidt et al. (1998).

Espécies secundárias tardias

Baixas ANR e conteúdo de NO_3^- -N na seiva do xilema, indicando que NO_3^- não tem importância como fonte de N; concentração de N foliar baixa; $\delta^{15}\text{N}$ foliar intermediária; conteúdo total de compostos de N de baixo peso molecular na seiva do xilema alto e sazonal; transporte de ASN-N e ARG-N na seiva da xilema.

Todas as espécies apresentam maior conteúdo total de nitrogênio de baixo peso molecular (de duas a cinco vezes maior) na seiva do xilema durante a estação seca, apesar da maior disponibilidade no solo ocorrer durante a estação úmida, sugerindo que este acréscimo seja devido a ciclagem de N estocado. As espécies decíduas, *Aspidosperma ramiflorum* e *Roupala brasiliensis*, transportam ARG-N durante a estação seca, reforçando o argumento de ciclagem interna de N durante a estação desfavorável. Durante a estação úmida há um acréscimo no transporte de ASP-N. As outras espécies transportam principalmente ASN-N. Em todas as espécies a presença de NO_3^- -N é muito pouco significativa, tanto na seiva do xilema como nas folhas, entretanto *Aspidosperma ramiflorum* apresentou ANR bastante elevada. Exceto pelos valores apresentados por *Ocotea catharinensis* que foram significativamente elevados, a concentração de N foliar foram bastante baixos, tendo o menor valor sido verificado em *Roupala brasiliensis*.

Finalizando, a figura 1 apresenta o esquema proposto para o transporte de compostos nitrogenados na seiva do xilema das diferentes estratégias de regeneração estudadas, sugerindo que este pode ser uma ferramenta adicional no diagnóstico e classificação das espécies arbóreas tropicais nas diferentes guildas de regeneração que ocorrem na floresta tropical do sudeste do Brasil.

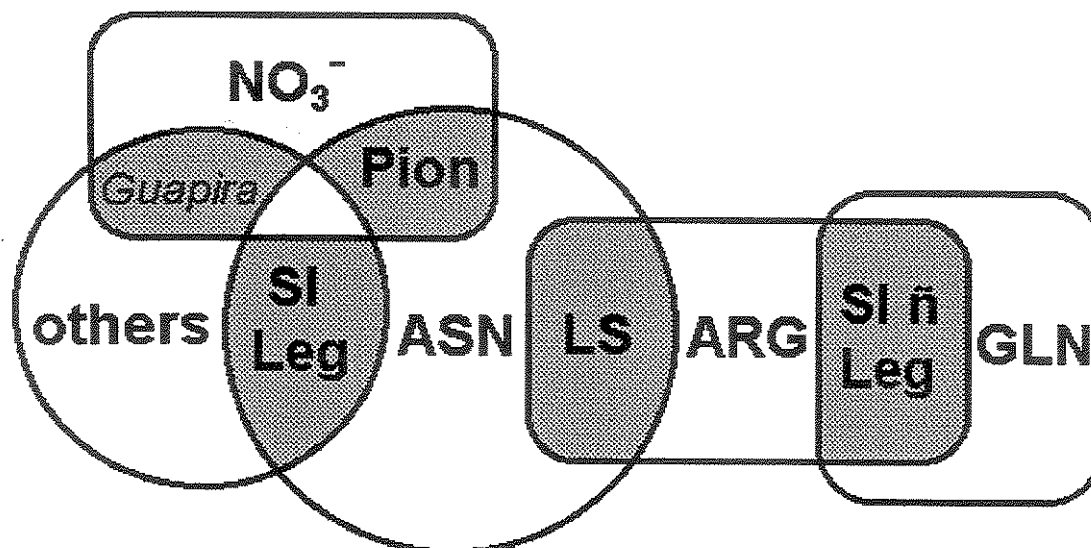


Figura 1 – Esquema do transporte de compostos nitrogenados nas espécies arbóreas das diferentes guildas de regeneração da floresta tropical. Pion – espécies pioneiras; SI Leg – espécies secundárias iniciais leguminosas; SI ñ Leg – espécies secundárias iniciais não leguminosas; LS – espécies secundárias tardias; Guapira – *Guapira opposita* (LSsp Nycatginaceae); NO_3^- – nitrato; ASN – asparagina; ARG – arginina; GLN – glutamina.

BIBLIOGRAFIA

- Aveline A, Crozat Y, Pinochet X, Domenach A M, Cleyet-Marel JC (1995) Early remobilization: A possible source of error in the ureide assay method for N-2 fixation measurement by early maturing soybean. *Soil-Science-and-Plant-Nutrition*. 1995; 41 (4) 737-751.
- Avery ME (1993) Characterization of nitrogenous solutes in tissues and xylem sap of *Leucaena leucocephala*. *Tree-Physiology* 12 (1) 23-40.
- Hansen AP, Rerkasem B & Lordkaew S (1995) Does ammonium uptake influence xylem sap composition in *Phaseolus vulgaris* L. and *Glycine max* (L.) Merrill? *Experientia* 51 (11) 1085-1089.
- Lea PJ & Mifflin BJ (1980) Transport and metabolism of asparagine and other nitrogen compounds within the plant. In: Stumpf PK & Conn EE (eds.) *The biochemistry of plants*. vol. 5 Mifflin BJ (ed.) *Amino acids and Derivatives*. Academic Press. p.569-607.
- McKey D (1994) Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: Sprent JI, McKey D (eds) *Advances in legume systematics 5: the nitrogen factor*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 221-228
- Parsons R, Baker A (1996) Cycling of amino compounds in symbiotic lupin. *Journal-of-Experimental-Botany* 47 (296) 421-429.

- Schmidt S, Stewart GR, Turnbull MH, Erskine PD & Ashwath . (1998) Nitrogen relations of natural and disturbed communities in tropical Australia. *Oecologia* 117(1-2):95-104
- Schneider S, Gessler A, Weber P, von Sengbusch D, Hanemann U, Rennenberg H (1996) Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: A comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New-Phytologist* 134 (1) 103-114.
- Stewart GR & Schmidt S (1999) Evolution and ecology of plant mineral nutrition. In: Press MC, Scholes JD & Barker MG (Ed) *Physiological Plant Ecology*. Blackwell Science. British Ecological Society Volume Series. p. 91 - 114.