

LEVANTAMENTO DA HABILIDADE NODULÍFERA E FIXAÇÃO SIMBIÓTICA DE N₂ NAS FABACEAE DA REGIÃO AMAZÔNICA

Luiz Augusto Gomes de Souza¹

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Coordenação de Pesquisas em Ciências Agrônômicas, Caixa Postal 478, Manaus, AM – Brasil
e-mail souzalag@inpa.gov.br

RESUMO

As Fabaceae compõem um grupo numeroso de espécies de importância econômica e ecológica. A fixação biológica de N₂ pela maioria das Fabaceae favorece a potencialidade do seu aproveitamento agrícola ou silvicultural. Há maior frequência de espécies noduladas em Papilionoideae > Mimosoideae > Caesalpinioideae. Foi efetuado um levantamento das informações já existentes sobre a habilidade nodulífera de leguminosas da Amazônia, reunindo-se informações sobre estágio atual do conhecimento sobre o Tema. As pesquisas feitas na Amazônia contribuíram para os estudos de filogenia da família, por identificar vinte novos registros sobre a habilidade nodulífera de espécies, sendo 10 gêneros nodulíferos e 10 não nodulíferos. Foram descritos como novos gêneros nodulíferos: *Abarema*, *Acosmium*, *Campsiandra*, *Cedrelinga*, *Dicorynea*, *Etaballia*, *Plathymenia*, *Poecilanthe*, *Vouacapoua* e *Zollernia* e como não nodulíferos: *Aldina*, *Bocoa*, *Dinizia*, *Dipteryx*, *Elizabetha*, *Heterostemon*, *Lecointea*, *Marmaroxylon*, *Monopteryx* e *Taralea*. São relacionados 22 gêneros das Fabaceae ainda indefinidos em sua habilidade de nodular e fixar N₂, classificados nas subfamílias Papilionoideae e Caesalpinioideae, estimando-se que 67% das Fabaceae amazônicas ainda não foram avariadas quando a fixação biológica de N₂.

PALAVRAS CHAVE: Leguminosae, Filogenia da nodulação, Amazônia.

RISING OF THE NODULATION HABILITY AND SIMBIOTIC NITROGEN FIXATION IN FABACEAE OF THE AMAZON REGION

ABSTRACT

Fabaceae compose numerous groups of species of economical and ecological importance. The biological fixation of N₂ for most of Fabaceae favors the potentiality of your agricultural use or silvicultural. There is adult frequency of species with nodulation in Papilionoideae > Mimosoideae > Caesalpinioideae. A rising of the information was already made existent on the ability of nodulation from legumes of the Amazonian, meeting information on current apprenticeship of the knowledge on the theme. The researches done in the Amazonian they contributed to the studies of phylogeny of the family, for identifying twenty new registrations about the nodulation ability of species, being ten genera with nodulation and ten without nodulation. They were described as new genera with nodulation: *Abarema*, *Acosmium*, *Campsiandra*, *Cedrelinga*, *Dicorynea*, *Etaballia*, *Plathymenia*, *Poecilanthe*, *Vouacapoua* and *Zollernia* and as without nodulation: *Aldina*, *Bocoa*, *Dinizia*, *Dipteryx*, *Elizabetha*, *Heterostemon*, *Lecointea*, *Marmaroxylon*, *Monopteryx* and *Taralea*. They are still related 22 genera of Fabaceae indefinite in your nodulation ability and N₂ fixation,

classified in the subfamily Papilionoideae and Caesalpinioideae, being considered that 67% of Amazon Fabaceae were not still averaged when the biological fixation of N_2 .

KEYWORDS – Leguminosae, Nodulation Phylogeny, Amazonia.

INTRODUÇÃO

A família Fabaceae (antes Leguminosae), das Magnoliopsidas, tem origem tropical e distribuição mundial. Na Amazônia, formam um dos grupamentos botânicos mais numerosos com 1241 espécies nas três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae (SILVA *et al.*, 1989), representadas em formas arbóreas, arbustivas, cipós, herbáceas e até mesmo subaquáticas e aquáticas. Lewis *et al.*, (2005), estimaram a biodiversidade global das Fabaceae em 727 gêneros e 19.325 espécies. Estima-se que 15% destas espécies são encontradas nos ecossistemas brasileiros (SOUZA & AGUIAR, 2009).

A teoria evolutiva mais aceita para a diferenciação das Fabaceae é a publicada por Norris (1958), que sugeriu a origem da família na era Mesosóica, no período Cretáceo superior, há cerca de 97 milhões de anos. Até recentemente os estudos sobre registros fósseis de Fabaceae ofereciam grandes dificuldades para uma avaliação geral, devido ao tamanho e diversidade da família. Infelizmente os principais estudos e levantamentos fósseis desenvolvidos no mundo não alcançaram à bacia Amazônica.

Langenheim *et al.*, (1973), investigaram sob uma perspectiva evolucionária e ecológica o gênero *Hymenaea* (Caesalpinioideae) da Amazônia, evidenciando a origem Africana das espécies do Neotrópico, possivelmente pela migração através do Atlântico ocorrida durante o começo do Terciário (Paleoceno inferior), quando os continentes estavam mais próximos e a vegetação da mata pluvial tropical tinha uma distribuição geográfica bem maior que a atual.

Em termos primitivos, a subfamília Caesalpinioideae originou as demais subfamílias e, considera-se, atualmente, que os representantes das Papilionoideae formam um grupamento mais evoluído, e também, numericamente predominante dentro da família, com 441 gêneros e cerca de 12.300 espécies distribuídas em todo o mundo (CORBY, 1981).

Na Amazônia, há registros da ocorrência de 75 gêneros das Papilionoideae, com 478 espécies, duas subespécies, 84 variedades e seis formas (SILVA *et al.*, 1989). Para as Mimosoideae são citados 23 gêneros, 288 espécies, três subespécies e 18 variedades e, para as Caesalpinioideae, 48 gêneros, 475 espécies, 22 subespécies e 175 variedades. Tais números, entretanto, ainda subestimam o total de espécies de Leguminosae presentes na região, dada a sua predominância, plasticidade, adaptabilidade, endemismo, etc., bem como da existência de numerosos táxons não definidos preservados nos herbários regionais.

Uma das características mais importantes das Leguminosae é a propriedade da fixação biológica de N_2 quando em associação com bactérias do solo do grupo dos rizóbios. A relação simbiótica ocorre nas raízes das plantas hospedeiras, resultando no desenvolvimento de estruturas nodulares, que são o sítio adequado para reações bioquímicas e enzimáticas que permitem a fixação de N_2 , suprindo a planta com nitrogênio fixado. A forma dos nódulos é uma propriedade constante das plantas hospedeiras e as diferenças morfológicas dos nódulos entre espécies evidenciam possíveis relações evolutivas dentro das Fabaceae (CORBY, 1981).

Os levantamentos efetuados sobre a nodulação de Leguminosas comprovaram o maior número de espécies noduladas na seqüência: Caesalpinioideae < Mimosoideae < Papilionoideae. É possível que a evolução dos rizóbios tenha ocorrido concomitantemente com a evolução das plantas. O mais extenso levantamento da habilidade nodulífera das leguminosas pode ser encontrado em Allen & Allen, (1981), existindo outras listagens reconhecidas mundialmente como a de Hallyday & Nakao, (1982).

Na região amazônica, tais levantamentos foram enriquecidos nos últimos anos, com novos dados, muito especialmente para espécies de leguminosas nativas encontradas em ecossistemas naturais ou alterados pelo homem (MOREIRA *et al.* 1992; SOUZA *et al.*, 1994), mas também da região sudeste do Brasil (FARIA *et al.*, 1989). Há estimativas de que, nos levantamentos já efetuados sobre a habilidade nodulífera de leguminosas da Amazônia, não há registros ou observações para 67 % das espécies (SOUZA & SILVA, 1997).

Na ausência de evidências fósseis, as tendências evolucionárias podem ser estimadas através de “órgãos individuais” para que seja compreendida sua função e significância adaptativa, com fins de avaliar o grau de avanço de um organismo sobre o outro. Assim, algumas das principais tendências evolutivas podem ser utilizadas como instrumento de avaliação do grau de evolução ou primitividade de uma dada característica. Para a nodulação das Leguminosas, Davis & Heywood, (1963), registraram que, embora na sua morfogênese todos os nódulos sejam inicialmente esféricos, característica que pode ou não se manter com a evolução do desenvolvimento nodular definido pelo hospedeiro, considera-se que nódulos ramificados (ou coralóides) são mais primitivos que nódulos esféricos.

Estudos de filogenia referem-se à evolução das unidades taxonômicas e a história evolucionária das espécies. Assim, alguns autores como Corby (1981) e Polhill, (1981), consideram o valor sistemático da morfologia nodular e propriedade da fixação de nitrogênio como um caractere taxonômico estável, e, portanto relacionado com as características evolutivas dentro da família. A nodulação das leguminosas tem coerência no tratamento taxonômico das tribos e subtribos da família, o que reforça a hipótese do uso desta característica no tratamento sistemático das leguminosas (FARIA & SPRENT, 1994). Quanto à forma dos nódulos, Corby (1981) classificou a tipologia em tipos ramificados (Astragalóides, Crotalarioides e Lupinoides) e tipos não ramificados (Aeschynomenoides, Desmodioides, Mucunoides e Dimórficos), definindo as características específicas de cada um dos tipos e suas relações filogenéticas nas Fabaceae.

Relativo ao outro par simbiote, a taxonomia de Rhizobia tem sido acrescida de numerosos registros recentes, favorecidos por novas técnicas de biologia molecular, que permitem a classificação dos rizóbios em várias famílias de bactérias. Segundo Moreira (2008), os registros de gêneros e espécies de bactérias fixadoras de N₂ que nodulam Fabaceae são: na Família Rhizobiaceae os gêneros *Rhizobium*, *Sinorhizobium* e *Allorhizobium*; na família Bradyrhizobiaceae, os gêneros *Bradyrhizobium* e *Blastobacter*.; na família Xanthobacteraceae o gênero *Azorhizobium*; na família Hyphomicrobiaceae o gênero *Devosia*, na família Phyllobacteriaceae os gêneros *Phyllobacterium* e *Mezorhizobium*; na família Methylobacteriaceae, o gênero *Methylobacterium*; na família Brucellaceae o gênero *Ochrobactrum* e, finalmente, na família Burkholderiaceae os gêneros *Burkholderia* e *Ralstonia*. A existência de 13 gêneros de bactérias fixadoras de N₂, reconhecida em anos recentes sugere que este número ainda está em elevação, o que será comprovado por novas descrições originais.

NOVOS REGISTROS DE GÊNEROS NODULÍFEROS EM LEGUMINOSAS DA AMAZÔNIA

As informações sobre a propriedade da nodulação e fixação de N₂ em muitas leguminosas são ainda escassas ou recentes, e foram intensificadas nos últimos 30 anos, especialmente no Brasil, em programas científicos institucionais organizados a partir do Plano Nacional de Biologia do Solo (EMBRAPA, 1984). Nas pesquisas realizadas na Amazônia Central, espécies de importância econômica, sobretudo valorizadas pela produção de madeira de lei foram prospectadas em sua habilidade nodulífera e fixadora de N₂, e confirmadas como capazes de se associar a rizóbios (SYLVESTER-BRADLEY *et al.*, 1980; MAGALHÃES *et al.*, 1982; MOREIRA *et al.*, 1992; SOUZA *et al.*, 1994), dentre elas a paricarana (*Albizia polyantha* (Spreng.) Lewis), sucupira preta (*Andira parviflora* Ducke), sucupira (*Diptotropis purpurea* (Rich.) Amsh.), angelim da mata (*Hymenolobium petraeum* Ducke), macacaúba (*Platymiscium trinitatis* Benth.), tachi branco (*Sclerolobium paraense* Ducke), faveira orelha de macaco (*Enterolobium schomburgkii* Benth.), mucunã (*Dioclea malacocarpa* Ducke), etc.

Como já afirmado, vários autores têm correlacionado a nodulação das leguminosas com etapas evolutivas em estudos de filogenia das leguminosas, especialmente no nível das tribos e subtribos (CORBY, 1981; POLHILL, 1981). Nestes estudos, informações sobre a habilidade da nodulação em gêneros pertencentes às tribos e subtribos têm valor taxonômico dentro das Leguminosae. Em alguns gêneros como *Inga*, *Acacia* e *Cassia* há espécies que nodulam e outras que parecem não ter esta capacidade, o que sugere novos arranjos no nível tribal em estudos futuros, como os que foram feitos, por exemplo, por Irwin & Barneby (1982), ao revisarem o gênero *Cassia*, distribuindo as espécies em *Cassia*, *Senna* e *Chamaecrista*, sendo este último constituído por espécies predominantemente herbáceas e arbustivas com habilidades nodulíferas.

As pesquisas realizadas na região amazônica apresentaram novas informações sobre a fixação biológica de nitrogênio em dez gêneros de leguminosas com ocorrência regional, conforme apresentado no Quadro 1. Sylvester-Bradley *et al.* (1980), ao registrar a nodulação em leguminosas da Amazônia e de matas da Bahia, publicaram as primeiras observações da nodulação para os gêneros *Plathymenia* e *Poecilanthe*. Os nódulos em vinhático (*Plathymenia foliolosa* Benth.), foram verificados em escavações de campo, onde se constatou nodulação abundante, que posteriormente foi confirmada em outra espécie do gênero, o pau de candeia (*P. reticulata* Benth.) por Faria *et al.* (1984). Estes autores também efetuaram o registro de nódulos em carrancudo (*Poecilanthe grandiflora* Benth.), posterior à descrição feita para o gênero por Sylvester-Bradley *et al.* (1980), em mudas que cresciam em viveiros florestais.

A primeira verificação da nodulação para o gênero monotípico *Cedrelinga* (Quadro 1), endêmico da Amazônia foi feita por Magalhães *et al.*, (1982), em cedrorana (*C. catenaeformis* Ducke), importante espécie madeireira, cujos nódulos alongados foram encontrados em plantios desta espécie, conduzida em solo arenoso da Reserva Ducke, próxima a Manaus. Para o gênero *Vouacapoua*, outra valiosa madeira da região, o primeiro registro foi feito por Bonetti *et al.*, (1982), quando efetuaram escavações nas raízes do acapu do Amazonas (*Vouacapoua pallidior* Ducke).

QUADRO 1. Gêneros de leguminosas da Amazônia, cujo registro sobre suas propriedades nodulíferas foi feito pela primeira vez na literatura científica.

Gênero	Subfamília ¹	Tribo, Subtribo	Fonte
<i>Abarema</i>	MIM	Ingeae	Moreira <i>et al.</i> , 1992
<i>Acosmium</i>	PAP	Sophoreae	Souza <i>et al.</i> , 1994
<i>Campsiandra</i>	CAE	Sclerobieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Cedrelinga</i>	MIM	Ingeae	Magalhães <i>et al.</i> , 1982
<i>Dicorynia</i>	CAE	Cassieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Etaballia</i>	PAP	Dalbergieae, Anomalae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Plathymentia</i>	MIM	Piptadenieae	Sylvester-Bradley <i>et al.</i> , 1980
<i>Poecilanthé</i>	PAP	Galegeae Tephrosiinae	Sylvester-Bradley <i>et al.</i> , 1980
<i>Voucacapoua</i>	CAE	Sclerobieae	Bonetti <i>et al.</i> , 1984
<i>Zollernia</i>	CAE	Swartzieae	Souza <i>et al.</i> , 1994

¹ – CAE – Caesalpinioideae, MIM – Mimosoideae, PAP – Papilionoideae.

Registros pioneiros também foram efetuados para quatro gêneros de leguminosas, que foram constatados como nodulíferos por Moreira *et al.*, (1992): *Abarema*, *Campsiandra*, *Dicorynea* e *Ettabalia*, o que inclui espécies das três subfamílias. Foram registrados nódulos em faveira (*Abarema adenophora* (Ducke) Barneby & Grimes) em solo de terra firme, acapurana (*Campsiandra comosa* var. *laurifolia* (Benth.) Cowan) e, Angélica do Pará (*Dicorynea paraensis* Benth.), ambas em vegetação de igapó, mas também para mututi (*Ettabalia dubia* (H.B.K.) Rudd.), na terra firme. Todas estas espécies arbóreas podem produzir madeira, de boa qualidade industrial, especialmente acapurana e Angélica do Pará.

Finalmente, as espécies taboarana (*Acosmium nitens* (Vog.) Yakov.) e pau santo (*Zollernia paraensis* Huber), encontradas noduladas por Souza *et al.* (1994), foram também o primeiro registro da propriedade da nodulação para os gêneros mencionados cujas espécimes foram avaliadas na vegetação do igapó do rio Negro e de matas ribeirinha do rio Uiraricoera, na Estação Ecológica de Maracá, em Roraima. A distribuição no nível de tribo e subtribo destes novos registros de gêneros nodulíferos foi bastante variada, e somente na tribo Ingeae das Mimosoideae e Sclerobieae das Caesalpinioideae dois gêneros foram classificados como nodulíferos (Quadro 1).

NOVOS REGISTROS DE GÊNEROS NÃO NODULÍFEROS EM LEGUMINOSAS DA AMAZÔNIA

O conhecimento da habilidade nodulífera e fixadora de N₂ em leguminosas da Amazônia é uma importante etapa para a adoção de tecnologias sustentáveis para os sistemas de produções agrícolas. Sabe-se que a tecnologia envolvida para a produção de inoculantes é de baixo custo e as técnicas usuais para o aproveitamento dos benefícios da fixação biológica de N₂ poderão ser empregadas em curto prazo, desde que haja investimentos e políticas de desenvolvimento adequadas, já que os resultados técnicos e resposta das espécies à inoculação com rizóbios eficientes têm sido demonstrados experimentalmente em diversos trabalhos. Entretanto, o grupo mais primitivo das leguminosas, especialmente abrigado na

subfamília Caesalpinioideae, não apresenta nódulos e registrar esta incapacidade para a simbiose com rizóbios também pode ser uma etapa importante nos estudos sobre nodulação. Assim, nas pesquisas efetuadas, dez gêneros foram apresentados pela primeira vez na literatura científica, como não nodulíferos (Quadro 2).

QUADRO 2. Gêneros de Fabaceae da Amazônia, cujo registro sobre suas incapacidade de nodular foi feito pela primeira vez na literatura científica.

Gênero	Subfamília ¹	Tribo, Subtribo	Fonte
<i>Aldina</i>	CAE	Swartzieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Bocoa</i>	CAE	Swartzieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Dinizia</i>	MIM	Adenanthereae	Magalhães <i>et al.</i> , 1982
<i>Dipteryx</i>	PAP	Dalbergieae, Geoffraeinae	Sylvester-Bradley <i>et al.</i> , 1980
<i>Elizabetha</i>	CAE	Amherstieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Heterostemon</i>	CAE	Amherstieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Lecointea</i>	CAE	Swartzieae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Marmaroxylon</i>	MIM	Ingeae	Sylvester-Bradley <i>et al.</i> , 1980
<i>Monopteryx</i>	PAP	Sophoreae	Moreira <i>et al.</i> 1992
<i>Taralea</i>	PAP	Galegeae, Tephrosiinae	Moreira <i>et al.</i> 1992

¹ – CAE – Caesalpinioideae, MIM – Mimosoideae, PAP – Papilionoideae.

Cinco destes gêneros que não nodulam, foram registrados por Moreira *et al.*, (1992), e pertencem as Caesalpinioideae, que são reconhecidas como a mais primitiva das três subfamílias, onde a maioria das espécies não se associa com rizóbios: *Aldina*, *Bocoa*, *Elizabetha*, *Heterostemon* e *Lecointea*. A espécie macucu do igapó (*Aldina latifolia* Spruce ex Benth.) e muiragibóia amarela (*Bocoa viridifolia* (Ducke) Cowan) não apresentaram nódulos em observações de campo feitas no igapó e na terra firme, respectivamente. *Elizabetha bicolor* Ducke, também não apresentou nódulos na terra firme e, o aiari (*Heterostemon mimosoides* Desf.) e paracuúba (*Lecointea amazonica* Ducke), foram submetidas a observações no campo e em mudas enviveiradas, que, entretanto, não se mostraram aptas a nodular.

A ocorrência errática de nódulos em Caesalpinioideae é atribuída por Allen & Allen, (1981), ao habitat remoto da maioria das espécies, e somente nas tribos Sclerobieae (*Sclerobium*, *Campsiandra*), Amherstieae (*Tachigali*) e mais raramente Cassieae (*Chamaecrista*), a presença de nódulos tem sido registrada.

A principal razão da falta de estudos sobre a biodiversidade das leguminosas e suas propriedades nodulíferas, além de sua ampla distribuição na região tropical e subtropical, está na grande plasticidade dos hábitos de crescimento e nas características ecológicas das espécies. Muitos gêneros são monotípicos e somente conhecidos de modo aprofundado pelos botânicos. Outros são restritos a áreas remotas e algumas vezes inacessíveis. Sprent (2000) estimou que 84 do total de 256 gêneros das Caesalpinioideae ainda precisam ser investigados quanto à nodulação e sete deles tem registros ambíguos. A maioria é de Madagascar, oeste da África (especialmente o Golfo e Guiné), América do Sul tropical e América Central.

Nas pesquisas desenvolvidas por Moreira *et al.*, (1992), também não foram encontradas espécies nodulíferas de Papilionoideae dos gêneros *Monopteryx* e *Taralea*, sendo observadas respectivamente as espécies uacu (*Monopteryx inpaie* W. Rodr.) sem nódulos em solos de terra firme e cumaru da praia (*Taralea oppositifolia* (Willd.) Aubl.), em terra firme, mas também em mudas no viveiro, crescendo em diferentes substratos. Nas Mimosoideae, o gênero monotípico *Dinizia* foi registrado sem nódulos por Magalhães *et al.*, (1982), para a espécie angelim pedra (*Dinizia excelsa* Ducke), uma das grandes árvores madeiráveis da Amazônia cujo tronco pode chegar a 50 m de comprimento.

Assim também, registros iniciais da incapacidade de nodular do cumaru (*Dipteryx odorata* (Aubl.) Ducke) e angelim rajado (*Marmaroxylon racemosum* (Ducke) Killip, sinonímia: *Pithecellobium racemosum* Ducke) foram verificados por Sylvester-Bradley *et al.*, (1980). Ambos possuem espécies de importância econômica local: para o cumaru, plantios pré-comerciais e coletas espontâneas de árvores nativas exploram além da madeira de qualidade superior seus frutos que contém cumarina nas sementes, substância empregada na indústria de cosméticos, charutos e de alimentos. Já o angelim rajado é uma das madeiras de lei comercializada nos mercados nacionais e externos. As observações de campo efetuadas com o emprego de escavações em floresta primária de terra firme, feitas para estas espécies, não resultaram na constatação da presença de nodulação e fixação de N₂.

As possíveis limitações impostas pelo ambiente no passado talvez possam ser comparadas com o presente para se tentar explicar a existência de leguminosas que não são capazes de promover a simbiose com rizóbios. Para Goi, (1994), a limitação à infecção por rizóbios em espécies leguminosas estaria ligada a fatores ambientais, características específicas do córtex da raiz, características ecofisiológicas das plantas ou uma combinação de todas essas possibilidades.

NECESSIDADES DE PESQUISAS SOBRE A FILOGENIA DA NODULAÇÃO E FIXAÇÃO DE N₂ EM LEGUMINOSAS DA AMAZÔNIA

Na região Amazônica, os levantamentos botânicos conduzidos por Silva *et al.*, (1989), listaram 148 gêneros das leguminosas. A partir da listagem de espécies nodulíferas apresentadas por Allen & Allen, (1981) e Hallyday & Nakao (1982), mas também em diversos trabalhos posteriores são possíveis estimar que alguns registros sobre as propriedades nodulíferas e fixadoras de N₂ já foram efetuadas para 126 gêneros das leguminosas. Entretanto, o conhecimento científico acumulado até o momento não permitem inferências sobre estas propriedades simbióticas para 22 gêneros (Quadro 3).

Os levantamentos sugerem que, para todos os gêneros de Mimosoideae da Amazônia algum registro sobre a fixação biológica de nitrogênio já foi efetuado, existindo ainda, necessidade de pesquisa específica, já que apenas 33% das espécies da região foram prospectadas quanto à nodulação (SOUZA & SILVA, 1997).

Para Sprent (2000), dos 66 gêneros pertencentes às Mimosoideae, 15 deles ainda não foram bem avaliados quanto à nodulação e poucos tem registros ambíguos. As espécies que precisam ser verificadas estão na África tropical oeste com a ocorrência de um grupo significativo na Argentina e Uruguai.

Os levantamentos feitos na Amazônia permitem inferir que nesta região o conhecimento sobre a filogenia da nodulação a nível genérico ainda não abrangeu

sete gêneros das Caesalpinioideae e 15 gêneros das Papilionoideae. A observação dos registros genéricos de Leguminosae em bancos de dados internacionais (ROSKOV et al., 2009), permite estabelecer que se trate de gêneros pequenos, nove deles com somente uma espécie, alguns com distribuição bem restrita ou com acentuado grau de endemismo nos limites da floresta amazônica.

A comparação de espécies pertencentes a estes gêneros, registradas na Amazônia, e no restante do mundo, apontam que somente os gêneros *Harpalyce*, *Camptosema*, *Nissolia* e *Fissicalyx* apresentam número de espécies superior a 10 (com 28, 16, 14 e 10 espécies, respectivamente). Quanto ao número total de táxones pertencentes aos gêneros de Fabaceae cujo potencial nodulífero das espécies ainda é desconhecido foi estimado em 35 espécies, no universo de 1241 espécies de Leguminosae referidas para os ecossistemas amazônicos, o que corresponde a menos que 3% do total.

QUADRO 3. Gêneros de leguminosae da Amazônia ainda sem registros conhecidos acerca de sua habilidade nodulífera. Posição taxonômica e número de espécies registradas.

Gênero	Informações taxonômicas		Espécies registradas na Amazônia (Mundo)
	Subfamília ¹	Tribo, Subtribo	
<i>Barbieria</i>	PAP	Galegeae, Tephrosiinae	1 (1)
<i>Camptosema</i>	PAP	Phaseoleae Diocleinae	2 (16)
<i>Candolleodendron</i>	CAE	Amherstieae	1 (1)
<i>Cleobulia</i>	PAP	Phaseoleae, Diocleinae	1 (4)
<i>Cyathostegia</i>	PAP	Swartzieae	1 (2)
<i>Cymbosema</i>	PAP	Phaseoleae, Diocleinae	1 (1)
<i>Diptychandra</i>	CAE	Sclerobieae	1 (1)
<i>Dussia</i>	PAP	Sophoreae	2 (10)
<i>Fissicalyx</i>	PAP	Dalbergieae, Geoffraeinae	1 (1)
<i>Geoffroea</i>	PAP	Dalbergieae, Geoffraeinae	1 (2)
<i>Harpalyce</i>	PAP	Galegeae, Brongniartiinae	2 (28)
<i>Jacqueshuberia</i>	CAE	Eucaesalpinieae	3 (4)
<i>Martiodendron</i>	CAE	Cassieae	3 (4)
<i>Nissolia</i>	PAP	Hedysareae	1 (14)
<i>Paloue</i>	CAE	Amherstieae	4 (4)
<i>Paloveopsis</i>	CAE	Amherstieae	1 (1)
<i>Paramachaerium</i>	PAP	Dalbergieae, Pterocarpinae	2 (5)
<i>Petaladenium</i>	PAP	Sophoreae	1 (1)
<i>Periandra</i>	PAP	Phaseoleae, Glycininae	2 (7)
<i>Recordoxylon</i>	CAE	Sclerobieae	2 (2)
<i>Soemmeringia</i>	PAP	Hedysareae, Aeschynomeninae	1 (1)
<i>Uleanthus</i>	PAP	Sophoreae	1 (1)

¹ – CAE – Caesalpinioideae, PAP – Papilionoideae.

Nos registros efetuados sobre a nodulação das Papilionoideae, Sprent (2000) estima que dos 677 gêneros conhecidos, 165 permanecem sem avaliação quanto à nodulação, e em pelo menos três gêneros existem dados ambíguos. A maioria das espécies examinadas nesta subfamília são plantas herbáceas ou pequenos

arbustos, mas existe um número importante de gêneros arbóreos que necessitam ser urgentemente examinados.

Os resultados já encontrados abrem novos caminhos sobre a significância evolucionária da habilidade nodulífera das leguminosas contribuindo para os estudos taxonômicos e filogenia desta importante família botânica e são fundamentais para o aproveitamento das espécies de maior potencial em sistemas de produção e manejo florestal sustentado para a região tropical.

CONCLUSÕES

As pesquisas com leguminosas da Amazônia contribuíram para os estudos de filogenia da família, por identificar, no grande estoque genético das plantas desta região, vinte novos registros sobre a habilidade nodulífera de espécies, sendo dez gêneros nodulíferos e dez não nodulíferos. Foram descritos como novos gêneros nodulíferos: *Abarema*, *Acosmium*, *Campsiandra*, *Cedrelinga*, *Dicorynea*, *Etaballia*, *Plathymenia*, *Poecilanthe*, *Vouacapoua* e *Zollernia*. Com espécies que parecem não possuir habilidade de associar-se aos rizóbios foram registrados pela primeira vez os gêneros: *Aldina*, *Bocoa*, *Dinizia*, *Dipteryx*, *Elizabetha*, *Heterostemon*, *Lecointea*, *Marmaroxylon*, *Monopteryx* e *Taralea*. Embora já se conheça alguma informação sobre processos simbióticos para todos os gêneros das Mimosoideae que ocorrem nesta região, há ainda uma escassez de informações sobre o potencial nodulífero de 22 deles, classificados nas subfamílias Papilionoideae e Caesalpinioideae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, O.N. & ALLEN, E.K. ***The Leguminosae: a source book of characteristics, uses and nodulation.*** The University of Wisconsin Press, 1981, 812p.
- BONETTI, R.; OLIVEIRA, L.A. & MAGALHÃES, F.M.M. População de *Rhizobium* spp. e ocorrência de micorriza V.A. em cultivos de essências florestais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 19 (s/Nº): 1984, 137-142.
- CORBY, H.D.L. *The systematic value of leguminous root nodules.* In: Advances in Legume Systematics. Part 2. POHLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. (Ed.) **Proceedings of the International Legume Conference.** Royal Botanical Gardens, London, 1981, p.657-670.
- DAVIS, P.H. & HEYWOOD, V.H. **Systematics after Darwin: its modern basis.** In: **Principles of Angiosperm Taxonomy.** D. Van Nostrand Company, Inc. Princeton, New Jersey, NY, Univ. de Edinburg, 1963, p.31-44.
- EMBRAPA/DDP. **Programa Nacional de Pesquisas em biologia do solo.** EMBRAPA/DDP, Brasília, 1984, 57p.
- FARIA, S.M.; FRANCO, A.A.; MENANDRO, M.S.; JESUS, R.M.; BAITELLO, J.B.; AGUIAR, O.T. & DOBEREINER, J. Levantamento da nodulação de leguminosas florestais nativas da região sudeste do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.19: 143-153, 1984.

- FARIA, S.M.; LEWIS, G.P.; SPRENT, J.I. & SUTHERLAND, J.M. Occurrence of nodulation in Leguminosae. **New Phytol.**, v. 111: 607-619, 1989.
- FARIA, S.M. & SPRENT, J.I. Legume nodule development: an evolutionary hypothesis. In: J.I. SPRENT & D. MCKEY (Eds.). **Advances in Legume Systematics**, 5: The nitrogen factor, Royal Botanical Garden, Kew, 1994, p.33-39.
- GOI, S.R. Evolução da nodulação em leguminosas. Simpósio Brasileiro de Microbiologia do Solo, 3., Londrina, IAPAR, **Resumos**, Nº 9, 1994, p.46-49.
- HALLIDAY, J. & NAKAO, P.L. **The symbiotic affinities of woody species under consideration as nitrogen fixing trees.** NifTAL Project, Univ. of Hawaii, 1982, 85p.
- IRWIN, H.S. & BARNEBY, R.C. The American Cassinae. A synoptical revision of Leguminosae, Tribe *Cassieae*, subtribe *Cassiinae* in the New World. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v.35, n.1-2, 1982, p.1-918.
- LANGENHEIM, J.H.; LEE, Y.-T. & MARTIN, S.S. An evolutionary and ecological perspective of Amazonian Hylaea species of *Hymenaea* (Leguminosae: Caesalpinioideae). **Acta Amazonica**, Manaus, v. 3 (1): 5-38, 1973.
- LEWIS, G.P.; SCHRIRE, B.; MACKINDER, B.; LOCK, M. **Legumes of the world.** Kew Publishing, 2005, 592p.
- MAGALHÃES, F.M.M.; MAGALHÃES, L.M.S.; OLIVEIRA, L.A. & DOBEREINER, J. Ocorrência de nodulação em leguminosas florestais de terra firme nativas da região de Manaus. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 12 (3): 509-514, 1982.
- MOREIRA, F.M.S.; SILVA, M.F. & FARIA, S.M. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. **New Phytol.**, 121: 563-570, 1992.
- MOREIRA, F.M.S. Bactérias fixadoras de nitrogênio que nodulam Leguminosae. In: **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros.** MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. & BRUSSAARD, L. (Eds.), Lavras, UFLA, 2008, p.621-680.
- NORRIS, D.O. Lime in relation to the nodulation of tropical legumes. In: HALLSWORTH, E.G. (Ed.). **Nutrition of Legumes.** London, Butterwoths, Sci. Publ., 1958, p.164-182.
- POLHILL, R.M. Papilionoideae. *Advances in Legume Systematics*. Part 1, POLHILL, R.M. & RAVEN, P.H. (Ed.) **Proceedings of the International Legume Conference.** R. Botanical Gardens, London, 1981, p.191-208.
- ROSKOV, Y.R.; BISBY, F.A.; ZARUCCHI, J.L.; SCHRIRE, B.D. & WHITE, R.J., (Eds.) 2009. **ILDIS World Database of Legumes:** Draft checklist, version 10 (November 2009). CD-ROM. ILDIS: Reading, U.K. (www.ildis.org)

- SILVA, M.F.; CARREIRA, L.M.M.; TAVARES, A.S.; RIBEIRO, I.C.; JARDIM, M.A.G.; LOBO, M.G.A. & OLIVEIRA, J.O. As leguminosas da Amazônia Brasileira. Lista prévia. **Acta Botânica Brasílica**, v. 2 (1): 193-237, 1989.
- SOUZA, L.A.G.; SILVA, M.F. & MOREIRA, F.W. Capacidade de nodulação de 100 leguminosas da Amazônia. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 24 (1-2) 9-18, 1994.
- SOUZA, L.A.G. & SILVA, M.F. Estimativa atual da avaliação da habilidade nodulífera das leguminosas da Amazônia associadas à rizóbios. Congresso Brasileiro de Ciência do Solo, 26., 1997, Rio de Janeiro, SBCS, Cd-Rom., **Resumos Expandidos**, 1997, 4p.
- SOUZA, L.A.G. & AGUIAR, A.M.C.S.P. **Contribuição para a chek-list das Fabaceae de Pernambuco**. Opção Gráfica, Natal, 2009, 172p.
- SPRENT, J.I. Nodulation in woody legumes our state of ignorance. IUFRO, NFT **News, Improvement and Culture of Nitrogen Fixing Trees**. v.3, n.1, p.4-5, 2000.
- SYLVESTER-BRADLEY, R.; OLIVEIRA, L.A.; PODESTÁ FILHO, J.A. & JOHN, T.V.S.T. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen fixing *Azospirillum* spp. in representative soils of central Amazônia. **Agroecosistemas**, v. 6: 249-266, 1980.