



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ – UFC**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**EDSON JOSÉ CAVALCANTE AMARO**

**EFEITO DO GRADIENTE DE ESTRESSE NO PROCESSO DE FACILITAÇÃO EM  
DUNAS ARENOSAS TROPICAIS**

**FORTALEZA**

**2017**

EDSON JOSÉ CAVALCANTE AMARO

EFEITO DO GRADIENTE DE ESTRESSE NO PROCESSO DE FACILITAÇÃO EM  
DUNAS ARENOSAS TROPICAIS

Dissertação apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientadora: Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli

Co-orientador: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa

FORTALEZA  
2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal do Ceará  
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

A522e Amaro, Edson José.  
Efeito do gradiente de estresse no processo de facilitação em dunas arenosas tropicais /  
Edson José Amaro. – 2017.  
40 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa  
de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2017.

Orientação: Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli.

Coorientação: Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa.

1. Interações entre plantas. 2. Hipótese do gradiente de estresse. 3. Competição. I. Título.

CDD 577

---

EDSON JOSÉ CAVALCANTE AMARO

EFEITO DO GRADIENTE DE SEVERIDADE NO PROCESSO DE FACILITAÇÃO EM  
DUNAS ARENOSAS TROPICAIS

Dissertação apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

BANCA EXAMINADORA

---

Profa. Dra. Roberta Boscaini Zandavalli  
Universidade Federal do Ceará – UFC

---

Profa. Dra. Susana Churka Blum  
Universidade da Integração Internacional da Lusofonia Afro-Brasileira - UNILAB

---

Prof. Dr. Waldir Mantovani  
Universidade Federal do Ceará – UFC

Aos meus pais, Severina Cavalcante Amaro  
e Edmundo Amaro de Souza

## **AGRADECIMENTOS**

À minha família, pelo apoio dado desde momentos antes da maternidade e pelo amor incondicional que me ajuda a enfrentar todos os desafios da vida.

Aos meus orientadores, Roberta Boscaini Zandavalli e Rafael Carvalho da Costa pela confiança, pela dedicação e por terem aceitado esse desafio e compartilhado comigo um pouco dos seus conhecimentos.

Ao Dr. Carlos Alberto Kenji Taniguchi por me receber, me orientar e dar todo suporte durante às análises de solos realizadas nos laboratórios da Embrapa Agroindústria Tropical.

À professora Francisca Soares de Araújo pela disponibilização de diversos equipamentos indispensável a realização da pesquisa.

Aos meus colegas de academia por terem tornado essa jornada muito mais fácil e alegre. Agradeço em especial a Weleida Carvalho de Abreu, parceira inseparável de campo.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da UFC.

## RESUMO

A presença de plantas adultas muitas vezes melhora o desempenho de mudas de plantas lenhosas em condições ambientais estressantes, mas essa relação de facilitação pode se transformar em neutra ou competitiva, dependendo da intensidade da severidade ambiental. A hipótese inicial do gradiente de estresse prevê que a facilitação deve aumentar de forma contínua junto com a severidade ambiental. No entanto, um refinamento teórico recente da hipótese do gradiente de estresse postula que facilitação é mais intensa sob estresse moderado, se tornando menos intensa nos ambientes extremamente severos. Foram conduzidos experimentos em campo ao longo de um gradiente de severidade ambiental na costa do nordeste do Brasil para verificar como *Byrsonima crassifolia* atua como planta facilitadora. E testar o efeito do estresse na intensidade e importância destas interações ecológicas. Primeiro, foram comparadas as variações na temperatura, umidade, concentração de sais e de matéria orgânica sob a copa de *B. crassifolia* e na área descampada para verificar se essa planta melhora as condições abióticas para o desenvolvimento de outras espécies. Também foram analisadas variações nesses parâmetros físico-químicos e na velocidade do vento em diferentes distâncias do mar a fim de ratificar a existência de um gradiente de severidade ambiental. Mudas de *Pilosocereus catingicola* foram transplantadas sob a copa de *B. crassifolia* e fora dela para verificar a existência e a intensidade da facilitação ao longo do gradiente de severidade ambiental. A diversidade de espécies localizadas sob a copa de *B. crassifolia* foi determinada a fim de verificar a importância dessa espécie na estruturação da comunidade vegetal local. Em geral, nossos resultados mostraram que *B. crassifolia* atua como planta facilitadora proporcionando melhores condições as espécies associadas, principalmente através do sombreamento, melhorando as taxas de umidade e temperatura, e do incremento de matéria orgânica. Também comprovamos a existência do gradiente de severidade ambiental ao longo da costa e que a facilitação varia ao longo desse gradiente, diminuindo sua intensidade e importância no extremo do gradiente de severidade.

**Palavras chave:** Interações entre plantas. Hipótese do gradiente de estresse. Competição.

## ABSTRACT

The presence of adult plants often increases the performance of woody seedlings under stressful environmental conditions, but this facilitation relationship may become neutral or competitive, depending on the intensity of the environmental severity. Early stress gradient hypothesis predicts that facilitation should increase continuously along with environmental severity. However, a recent theoretical refinement of the stress gradient hypothesis proposes that facilitation is more intense under moderate stress, becoming less intense in extremely severe environments. Field experiments across a gradient of environmental severity in the northeast coast of Brazil were carried out to verify how *Byrsonima crassifolia* acts as a facilitation plant, and to test the effect of stress on the intensity and importance of ecological interactions. First, we compared variations in temperature, humidity, salt and organic matter concentrations underneath *B. crassifolia* canopy and in the open area to verify whether this plant improves abiotic conditions in the environment that facilitates the development of other species. We also analyzed variations in these physical-chemical parameters and wind speed at different distances from the sea in order to verify the existence of a gradient of environmental severity. *Pilosocereus cattingicola* seedlings were transplanted to the area underneath *B. crassifolia* canopy and to the open area to confirm the existence and intensity of facilitation along the gradient of environmental severity. The diversity of species located under the canopy of *B. crassifolia* was determined in order to verify the importance of the species in the structuring of the local plant community. In general, our results showed that *B. crassifolia* acts as a facilitating plant providing better conditions as associated species, mainly through shading, improving as moisture and temperature rates, and organic matter production. We also verified the existence of the gradient of environmental severity along the coast and that facilitation varies along the gradient, reducing the intensity and importance at the extreme of the gradient severity.

**Keywords:** Plant interactions. Stress gradient hypothesis. Competition.



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Indivíduo de *Byrsonima crassifolia* isolado, na região de dunas arenosas do litoral de Caucaia. (Foto: Edson Amaro) ..... 14
- Figura 2 – Mapa do litoral do município de Caucaia. Os retângulos vermelhos correspondem ao espaço amostral de cada uma das três áreas utilizadas no experimento. (Adaptado de *Google Earth image 2017 Digital Globe*) ..... 16
- Gráfico 1 – Dados de temperatura atmosférica (a), temperatura do solo (b), umidade atmosférica (c) e umidade do solo (d) nos microambientes “sob a copa” e “fora da copa” nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes de uma mesma área para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ) ..... 22
- Gráfico 2 – Comparação da velocidade do vento entre as três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras distintas indicam diferença significativa entre as áreas para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ) ..... 23
- Gráfico 3 – Dados de condutividade elétrica (CE) e matéria orgânica (MO) nos microambientes “sob a copa” e “fora da copa” nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes diferentes de uma mesma área para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ) ..... 25

- Gráfico 4 – Comparação da sobrevivência de *Pilosocereus catingicola* transplantados sob a copa e fora da copa de *Byrsonima crassifolia* nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes de uma mesma área para os contrastes de Tukey realizados a posteriori ( $P < 0,05$ ) ..... 27
- Gráfico 5 – Comparação entre médias do índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras distintas indicam diferença significativa entre as áreas para os contrastes de Tukey realizados a posteriori ( $P < 0,05$ ) ..... 29

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO .....	11
2	MATERIAL E MÉTODOS .....	14
2.1	Área de estudo .....	14
2.2	Espécies alvo .....	15
2.3	Desenho experimental .....	16
2.4	Parâmetros físico-químicos .....	18
2.4.1	<i>Temperatura</i> .....	18
2.4.2	<i>Umidade atmosférica</i> .....	18
2.4.3	<i>Umidade do solo</i> .....	18
2.4.4	<i>Velocidade do vento</i> .....	18
2.4.5	<i>Análise química do solo</i> .....	18
2.5	Sobrevivência de <i>Pilosocereus cattingicola</i> .....	19
2.6	Análise estatística .....	20
3	RESULTADOS .....	21
3.1	Tamanho de <i>Byrsonima crassifolia</i> .....	21
3.2	Parâmetros físico-químicos .....	21
3.2.1	<i>Temperatura e umidade</i> .....	21
3.2.2	<i>Análise química do solo</i> .....	24
3.3	Sobrevivência de <i>Pilosocereus cattingicola</i> .....	26
3.4	Diversidade .....	28
4	DISCUSSÃO .....	30
	REFERÊNCIAS .....	35

## 1 INTRODUÇÃO

Durante o século passado o entendimento das interações negativas como a predação, competição por recursos e alelopatia, foram fundamentais para o desenvolvimento da ecologia e evolução (Callaway, 2007). No entanto, ao longo da história do conhecimento nessa área, as interações positivas foram pouco salientadas (Bruno et al., 2003; Callaway, 2007). Pesquisas mais recentes deixaram claro que as comunidades vegetais podem ser estruturadas através de interações positivas (Bruno et al., 2003; Callaway, 2007; Vieira; Araújo; Zandavalli, 2013; Castanho; Oliveira; Prado, 2015). Hoje é sabido que grande parte das comunidades vegetais contêm espécies que não estariam presentes, ou estariam presentes em abundância muito menor, se não fosse pela presença de outras espécies vegetais (Callaway & Walker, 1997, Cavieres et al., 2016). As interações positivas entre plantas, ou facilitação, ocorrem quando a presença de uma planta aumenta o crescimento, sobrevivência, reprodução ou aptidão de outra espécie associada (Callaway, 2007). A maioria dos casos observados de interações positivas ocorreram em ambientes hostis, onde a severidade ambiental é amenizada por uma planta facilitadora (Vieira; Araújo; Zandavalli, 2013; Castanho; Oliveira; Prado, 2015)

A facilitação é um importante mecanismo envolvido no processo de sucessão ecológica. Através do processo de nucleação, em que o estabelecimento de espécies colonizadoras e facilitadoras melhoram as condições ambientais locais para outras espécies, pode ocorrer a transição de um estado herbáceo para um estado de vegetação lenhosa (Callaway & Walker, 1997; Franks, 2003; Forey et al. 2010). Essa interação possui aplicações práticas podendo ser usada, por exemplo, como uma ferramenta para melhorar a sobrevivência de mudas transplantadas na restauração de áreas degradadas (Gómez-Aparicio et al., 2004; Padilla & Pugnarie, 2006).

As interações positivas pode ocorrer de diversas formas. Uma planta pode atuar na ascensão hidráulica, levando água do subsolo em direção à superfície, aumentando a disponibilidade de água para a planta associada beneficiada (Dawson, 1993). As copas das plantas também podem melhorar as condições ambientais dos seus vizinhos através do sombreamento, promovendo a diminuição das altas temperatura e consequente manutenção dos tecidos

vegetais, a diminuição dos custos de respiração, a redução da irradiação ultravioleta e o aumento da umidade do solo devido à menor demanda evaporativa ( RIGG et al., 2002; CALLAWAY, 2007; VIEIRA; ARAÚJO; ZANDAVALLI, 2013). A facilitação também pode atuar no melhoramento do solo. A quantidade de nutrientes geralmente é aumentada pela queda de material vegetal no solo sob à copa (CALLAWAY, 2007). Além disso os animais são atraídos para as árvores ou arbustos de áreas abertas, utilizando-os como poleiros e abrigo, defecando no solo e transportando nutrientes e sementes das áreas circundantes (MCNAUGHTON, 1983). Todos esses mecanismos podem atuar em conjunto ou separadamente melhorando as condições locais para uma espécie associada.

As interações planta-planta não ocorrem de forma constante. O estágio ontogenético, por exemplo, pode alterar o tipo de relação entre os envolvidos. Plantas adultas podem facilitar o desempenho de mudas e juvenis e competir com indivíduos mais velhos (MIRITI, 2006; ARMAS; KIKVIDZE; PUGNAIRE, 2009). Alterações nas interações planta-planta também podem ser provocadas por diferenças no fenótipo da planta facilitadora que pode variar em função das condições ambientais.

Os mecanismos de facilitação e competição podem atuar de forma simultânea e mudar de importância e intensidade à medida que as condições abióticas mudam (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; MICHALET et al., 2006; ARMAS; KIKVIDZE; PUGNAIRE, 2011). Bertness e Callaway (1994), propuseram um modelo em que a importância relativa da competição e da facilitação variam inversamente entre si ao longo de um gradiente de estresse abiótico. À medida que as condições abióticas que restringem a aquisição de recursos se tornam suficientemente severas, os efeitos da diminuição do estresse proporcionados por uma planta no desempenho de seu vizinho compensam os efeitos competitivos da interação (CALLAWAY, 2007). Dessa forma, o modelo propõem que a frequência e a importância da facilitação aumenta à medida que a severidade ambiental se intensifica (BERTNESS; CALLAWAY, 1994). Esse modelo tem sido apoiado por vários trabalhos (CALLAWAY et al., 2002; ARMAS; KIKVIDZE; PUGNAIRE, 2011; HE; BERTNESS; ALTIERI, 2013), enquanto outros contradizem a ideia inicial e demonstram que a facilitação pode não aumentar ao longo de todo gradiente de

severidade (KOYAMA; TSUYUZAKI, 2013; CASTANHO; OLIVEIRA; PRADO, 2015). Em condições ambientais extremas a facilitação pode sofrer um colapso ou mudar para competição, principalmente em ecossistemas com escassez de água (TIELBÖRGER; KADMON, 2000; MAESTRE; CORTINA, 2004; MICHALET, 2006). De acordo com essa nova perspectiva a facilitação não aumenta linearmente com o aumento do estresse, na extremidade do gradiente ocorre uma diminuição nas interações positivas e graficamente forma-se uma curva unimodal (MICHALET, 2006; KOYAMA; TSUYUZAKI, 2013). Este novo modelo propõe que em condições extremamente severas as plantas não conseguem melhorar os fatores limitantes de seus vizinhos e as interações diminuem, se tornam neutras ou negativas (MAESTRE et al., 2009). Dessa forma, os dois modelos entram em conflito quando o extremo do gradiente de severidade ambiental é observado e ainda faltam dados para entender como as interações funcionam. Por isso, experimentos que levam em conta o extremo do gradiente de severidade são fundamentais para melhorar nossa compreensão a respeito dessa relação (BROOKER et al., 2008).

A região costeira apresenta um gradiente natural de severidade ambiental que torna as comunidades ali localizadas ideais para estudos sobre a hipótese do gradiente de estresse (LANE et al., 2008; FOREY; TOUZARD; MICHALET et al., 2010). As condições abióticas como os nutrientes do solo, a exposição ao vento, a salinidade e a maresia variam e criam um gradiente de perturbação onde as condições vão se tornando mais amenas a medida que adentramos no continente (WILSON; SYKES, 2001; LANE et al., 2008). Em algumas praias cearenses do litoral brasileiro a espécie *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae) é dominante em determinadas paisagens e apresenta diversas espécies sob sua copa. O ponto mais próximo do mar onde essa espécie ocorre representa o fim da distribuição desses organismos ao longo do gradiente e representa as condições ambientais mais severas enfrentadas pela comunidade vegetal local (CASTANHO; OLIVEIRA; PRADO, 2015).

As contradições que envolvem a hipótese do gradiente de estresse, relacionadas principalmente ao extremo do gradiente, fazem parte de um momento de reviravoltas científicas marcadas por uma espécie de crise no paradigma proposto por Bertness e Callaway (1994). Dessa forma nosso trabalho tenta contribuir para a solução desse problema, já que atualmente existe

uma incompatibilidade entre as duas perspectivas conflitantes. Nesse estudo foram realizados experimentos de transplante e medida a diversidade de espécies em uma comunidade ao longo de um gradiente de estresse natural em dunas costeiras do nordeste do Brasil para testar as seguintes hipóteses: (1) *Byrsonima crassifolia* atua como planta facilitadora melhorando as condições abióticas sob sua copa e (2) o resultado da facilitação diminui no extremo do gradiente de severidade ambiental. Nós esperávamos: (1) melhoramento do microambiente e maior sobrevivência de mudas de uma espécie transplantadas sob à copa de *B. crassifolia* em comparação ao microambiente de área aberta; e (2) que a diversidade de espécies locais e a sobrevivência de mudas transplantadas não aumentaria no extremo do gradiente de severidade.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

O estudo foi realizado no litoral do município de Caucaia, próximo à fronteira com o município de São Gonçalo do Amarante, na região localizada entre a Barra do Rio Cauípe e o Porto do Pecém, Ceará, Brasil (3°33'S, 38°47'O). O clima da região pode ser caracterizado como uma sobreposição entre o semiárido e o subúmido (Nimer, 1972). A precipitação média do município de Caucaia no ano de 2016 foi de 1325.6 mm com chuvas concentradas entre os meses de janeiro e junho (FUNCEME, 2017) (Figura 1).

Figura 1 - Mapa do litoral do município de Caucaia. Os retângulos vermelhos correspondem ao espaço amostral de cada uma das três áreas utilizadas no experimento.



Fonte: Adaptado de *Google Earth image 2017 Digital Globe*.

A área estudada está inserida na unidade geoambiental caracterizada como planície litorânea e é composta pelas geofácies do tipo dunas fixas e dunas móveis (CAMPOS et al., 2003). O terreno é formado por sedimentos de origem holocênica pertencente à Formação Barreiras (CAMPOS et al., 2003). A área de estudo se estende da praia até aproximadamente 2000 m em direção ao interior do continente com altitude variando entre 0 m e 40 m. Ela é coberta por diferentes fisionomias vegetais que se transformam à medida que o observador se desloca da praia ao interior do continente. Próximo do mar o substrato arenoso é desprovido de vegetação. Alguns metros continente a dentro o solo nu passa a ser coberto por herbáceas rastejantes e por conjunto de arbustos isolados entre si. Continuando a entrada no continente a vegetação arbustiva aberta origina uma mata fechada de tabuleiro típica. O experimento foi conduzido na área aberta onde os arbustos formam moitas de vários tamanhos, esparsas entre si, isoladas umas das outras a uma distância que varia entre 5 m e 150 m.

## 2.2 Espécies alvo

As moitas encontradas na área arbustiva aberta são formadas principalmente pela associação entre indivíduos da espécie *Byrsonima*



*crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae) com outras espécies locais. A grande quantidade de indivíduos presentes na área e sua frequente associação com outras espécies locais foi determinante na escolha de *Byrsonima crassifolia* como espécie alvo potencial facilitadora. Essa espécie possui hábito arbóreo-arbustivo e uma copa que se estende rente ao solo. Diversas espécies são encontradas sob sua copa, entre elas está *Pilosocereus catingicola* subsp. *salvadorensis* (Werderm.) Zappi (Cactaceae Juss.), uma cactácea tipicamente litorânea que ocorre em todo o litoral do nordeste brasileiro (Taylor & Zappi, 2004). A escolha de *Pilosocereus catingicola* como potencial facilitada foi devido à sua constante associação com *B. crassifolia* e à quantidade razoável de frutos com grande quantidade de sementes disponíveis para coleta e produção de plântulas na casa de vegetação. Assim como outras espécie locais, praticamente não se encontram indivíduos de *P. catingicola* isolados na área arbustiva aberta. Quase sempre elas estão associadas a *B. crassifolia* (Figura 2).

Figura 2 - Indivíduo de *Byrsonima crassifolia* isolado, na região de dunas arenosas do litoral de Caucaia.



Foto: Edson Amaro.

### 2.3 Desenho experimental

Para determinar se *Byrsonima crassifolia* realmente possui um efeito

facilitador sobre a diversidade vegetal local, e se essa interação varia ao longo de um gradiente de severidade ambiental foram analisados em campo: parâmetros físico-químicos; sobrevivência de mudas de *Pilosocereus catingicola*; e diversidade de espécies locais. Essas análises foram feitas sob à copa de *B. crassifolia* e na área adjacente à copa, assim como ao longo do gradiente de severidade ambiental formado pela distância do mar. A área adjacente à copa é definida como o local distante 3 m da borda da copa de *B. crassifolia* e distante pelo menos 3 m da borda da copa de qualquer outro indivíduo. O gradiente de severidade ambiental é formado por um conjunto de fatores estressantes às plantas locais estudadas que se tornam mais amenos a medida que os organismos se encontram mais distantes do mar (LANE et al., 2008).

Foram amostrados 90 pontos no campo, em três áreas distribuídas em três diferentes distâncias do mar. Todas as áreas estão localizadas na região com vegetação arbustiva aberta, possuindo fitofisionomias semelhantes. A área mais próxima do mar representa a parte mais extrema do gradiente de severidade ambiental, o limite de sobrevivência de *B. crassifolia*. Cada uma das áreas possui 30 pontos amostrados, totalizando os 90 blocos experimentais. Em cada uma das três áreas foi traçada uma linha de 800 m de comprimento paralela ao mar. Na primeira área, mais estressante, essa linha fica a 300 m de distância do mar. Na área intermediária a linha fica a 1400 m de distância do mar e na área mais distante a linha fica a 1900 m de distância do mar. Em cada uma dessas linhas foram marcados 16 pontos separados por uma distância de 50 m um do outro. Foram sorteados 6 pontos dentre os 16 de cada linha. A partir de cada um dos 6 pontos sorteados foi traçada uma linha de 200 m transversal ao mar em direção ao interior do continente. Em cada uma dessas linhas de 200 m foram marcados 20 pontos separados um do outro por uma distância de 10 m. Foram sorteados 5 pontos dentre os vinte, totalizando 30 pontos em cada área e 90 no total. A moita mais próxima do ponto foi a selecionada para a realização do estudo. Dessa forma a escolha dos pontos amostrais (moitas) foi feita de forma aleatória evitando qualquer viés que pudesse atrapalhar nos resultados. O espaço amostral de cada uma das três áreas foi de 160.000 m<sup>2</sup>, totalizando 480.000 m<sup>2</sup> de área amostrada no experimento (Figura 2).

## 2.4 Parâmetros físico-químicos

Para caracterizar o gradiente ambiental, foram mensuradas algumas variáveis ambientais tanto sob à copa de *Byrsonima crassifolia* como na área adjacente.

### 2.4.1 Temperatura

A temperatura atmosférica e do solo foram medidas com termohigrômetros nos 90 pontos amostrados, tanto sob à copa como na área adjacente nos dias 11, 12 e 13 de novembro de 2016 entre 8 e 16 horas.

### 2.4.2 Umidade atmosférica

A umidade atmosférica foi medida com termohigrômetros nos 90 pontos amostrados, tanto sob à copa como na área adjacente nos dias 11, 12 e 13 de novembro de 2016 entre 8 e 16 horas.

### 2.4.3 Umidade do solo

As medidas de umidade foram feitas a partir de 20 cm da superfície de solo coletado nos 90 pontos amostrados tanto sob à copa como na área adjacente nos dias 11, 12 e 13 de novembro de 2016 entre 8 e 16 horas. O armazenamento do solo, transporte e o cálculo da umidade gravimétrica foi feito de acordo com Embrapa (2011).

### 2.4.4 Velocidade do vento

Foi registrada a velocidade máxima do vento durante um período de 5 min através de um anemômetro em cada um dos 90 pontos amostrados a fim de verificar diferenças entre as três áreas do gradiente de severidade ambiental. As medidas foram feitas nos dias 11 e 12 de novembro de 2016 entre 10 e 14 horas.

### 2.4.5 Análise química do solo

As amostras de solo foram coletadas na camada de 0-20 cm da superfície, tanto sob à copa de *B. crassifolia* como na área adjacente. Foram sorteados 60 pontos dentre os 90 amostrados no desenho experimental, sendo 20 pontos em cada uma das três áreas. Totalizando 120 pontos amostrados. Foram determinadas as concentrações de matéria orgânica (MO), determinada através do método de oxidação de  $K_2Cr_2O_7-H_2SO_4$  de Walkley-

Black (EMBRAPA, 2011). A salinidade do solo, estimada pela condutividade elétrica do extrato, preparado na forma de pasta de saturação.

## **2.5 Sobrevivência de *Pilosocereus cattingicola***

Os frutos de *Pilosocereus cattingicola* foram colhidos na própria área experimental durante os meses de novembro e dezembro de 2015. Posteriormente as sementes foram retiradas dos frutos, lavadas, secas à sombra e depois germinadas em uma mistura de vermiculita e húmus na proporção 1:1 em casa de vegetação, localizada na Universidade federal do Ceará, Brasil. As plantas foram cultivadas por 3 meses na casa de vegetação e depois transplantadas para o campo experimental. Foram utilizados os 90 pontos do desenho experimental e plantadas uma planta sob a copa de *B. crassifolia* e uma na área adjacente, totalizando 120 mudas transplantadas. A sobrevivência das mudas foi monitorada todos os meses e ao final do experimento, em novembro de 2016, foram contabilizados o número de sobreviventes.

## **2.6 Diversidade**

A diversidade da comunidade vegetal que cresce sob à copa de *Byrsonima crassifolia* mostra a importância da facilitação dentro do processo de estruturação da comunidade local. Dessa forma foram identificados e contabilizados os indivíduos arbóreos que crescem sob a copa de *B. crassifolia*. Para isso foram utilizados os 90 pontos descritos no desenho experimental e demarcadas duas parcelas de 1 m x 2 m sob à copa de *B. crassifolia*. Cada parcela estava distante 50 cm do tronco e 50 cm da borda da copa, dispostas em linha reta no sentido norte-sul. Foram contabilizados apenas os indivíduos de caule lenhoso com altura superior a 20 cm para facilitar a identificação taxonômica. Sendo assim, não foram distribuídas parcelas na área adjacente à copa já que o número de indivíduos com hábito arbóreo nessa área é zero para todos os pontos amostrados. Os espécimes que não puderam ser reconhecidos em campo foram levados ao Herbário Prisco Bezerra da Universidade Federal do Ceará para identificação. Os indivíduos que se encontravam sob à copa e foram identificados e contados, estavam dentro de uma área delimitada, dessa forma o esforço amostral foi idêntico, independentemente do tamanho da moita,

não sendo esperado nenhuma confusão por efeito do esforço amostral nos resultados e conclusões. Com os dados de número de indivíduos por espécie foi aplicado o índice de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ), método que considera tanto a uniformidade quanto a riqueza de espécies.

## 2.7 Análise estatística

Para verificar diferenças na temperatura atmosférica, temperatura do solo, umidade atmosférica, temperatura do ar e condutividade elétrica ao longo das três áreas do gradiente de severidade ambiental e entre os microambientes formados sob a copa de *Byrsonima crassifolia* e fora dela, foram feitas análises de variância (two-way ANOVA) e testes de Tukey post hoc. Para testar diferenças na velocidade do vento, área da copa e altura de *B. crassifolia* ao longo das três áreas do gradiente, foram realizadas one-way ANOVAs e testes de Tukey post hoc.

Para analisar diferenças na sobrevivência de *Pilosocereus catingicola* sob a copa de *B. crassifolia* e fora dela ao longo das três áreas do gradiente de severidade foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLMs). Foram construídos três modelos. O modelo 1 foi construído tendo a sobrevivência de *P. catingicola* como variável resposta e áreas do gradiente de severidade e os microambiente sob ou fora da copa de *B. crassifolia* como variáveis explicativas. O modelo 2 foi construído tendo a sobrevivência de *P. catingicola* como variável resposta e áreas do gradiente de severidade como variável explicativa. O modelo 3 foi construído tendo a sobrevivência de *P. catingicola* como variável resposta e os microambiente sob ou fora da copa de *B. crassifolia* como variáveis explicativas. Os modelos 2 e 3 foram comparados com o modelo 1 para verificar a importância das variáveis respostas. A família de erros foi ajustada para binomial. Contrastes de Tukey foram realizado posteriormente para verificar as diferenças de sobrevivência entre os microambientes entre as áreas.

Para verificar diferenças na diversidade de espécies sob a copa de *B. crassifolia* entre as três áreas do gradiente de severidade foram utilizados GLMs. Para a construção do modelo 1 foi utilizado o índice de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Equação A1) como variável resposta e áreas do gradiente de severidade como variável explicativa. Esse modelo foi comparado com o modelo

nulo a fim de verificar a importância das distâncias das áreas na diversidade. A família de erros foi ajustada para quasipoisson. Contrastes de Tukey foram realizados a posteriori para verificar diferenças na diversidade entre áreas. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa R (R CORE TEAM, 2015).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Tamanho de *Byrsonima crassifolia*

Nossos resultados demonstraram que não houve variação significativa no tamanho dos indivíduos de *B. crassifolia* entre as três áreas do gradiente de severidade ambiental, tanto para área da copa (ANOVA;  $F_{2,87}=0,523$ ;  $P=0,595$ ) como para altura dos indivíduos (ANOVA;  $F_{2,87}=0,032$ ;  $P=0,969$ ).

#### 3.2 Parâmetros físico-químicos

##### 3.2.1 Temperatura e umidade

Houve diferença significativa entre os microambientes “sob a copa” e “fora da copa” para temperatura atmosférica (ANOVA;  $F_{1,174}=81,780$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 3a), temperatura do solo (ANOVA;  $F=165,884$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 3 b), umidade atmosférica (ANOVA;  $F=47.623$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 3c) e umidade do solo (ANOVA;  $F=55.805$ ;  $P<0,001$ ; Fig. 3d) em todas as três áreas do gradiente de severidade ambiental. As temperaturas do ar e do solo foram maiores no microambiente fora da copa e as umidades atmosférica e do solo foram maiores no microambiente sob a copa.

Houve variação significativa na temperatura atmosférica entre as áreas do gradiente (ANOVA;  $F_{2,174}=6,439$ ;  $P<0,01$ ; Fig. 3a), porém quando comparados separadamente através do teste post hoc de Tukey, os mesmos microambientes de áreas diferentes não mostraram variação significativa.

Para a temperatura do solo não houve variação significativa entre áreas do gradiente (ANOVA;  $F_{2,174}=1,609$ ;  $P=0,203$ ; Fig. 3b).

Também houve variação significativa na umidade do ar entre as áreas do gradiente (ANOVA;  $F_{2,174}=4,894$ ;  $P<0,01$ ; Fig. 3c), porém quando comparados separadamente através do teste post hoc de Tukey, os mesmos microambientes

de áreas diferentes não mostraram variação significativa.

Na umidade do solo houve diferença significativa entre as áreas (ANOVA;  $F_{2,173}=32,849$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 3d). O teste de Tukey post hoc mostrou que existe diferença significativa nos microambientes “sob a copa” entre as áreas 1 e 3 e entre as áreas 2 e 3, onde a umidade do solo foi menor na área 3.

Também houve diferença significativa entre os microambientes “fora da copa” entre as áreas 1 e 3 e entre as áreas 2 e 3, onde a umidade do solo foi menor na área 3. Esses resultados em conjunto demonstram que *Byrsonima crassifolia* transforma o microambiente sob sua copa (Gráfico 1).

A análise da velocidade do vento mostrou que existe diferença significativa entre as áreas do gradiente de estresse (ANOVA;  $F_{2,87}=17$ ;  $P<0,0001$ , Fig. 4). O teste de Tukey post hoc mostrou que na área 1 a velocidade do vento é significativamente maior que nas áreas 2 e 3 (Gráfico 2).

Gráfico 1 - Dados de temperatura atmosférica (a), temperatura do solo (b), umidade atmosférica (c) e umidade do solo (d) nos microambientes “sob a copa” e “fora da copa” nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes de uma mesma área para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ).

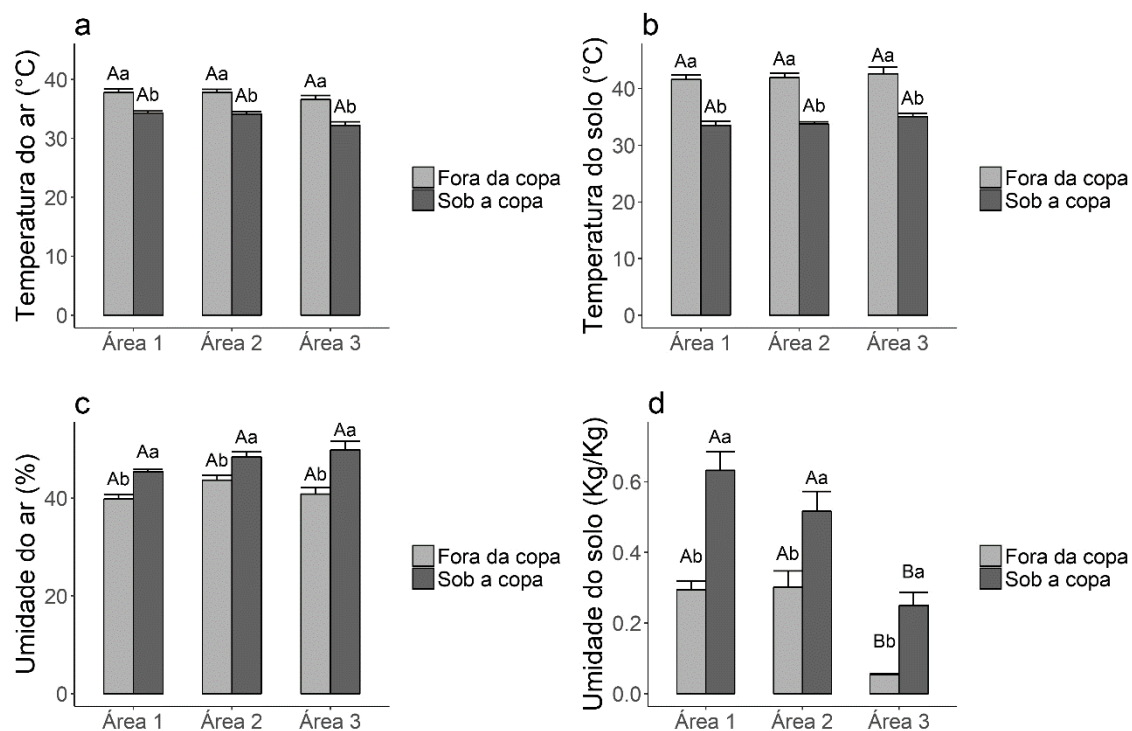
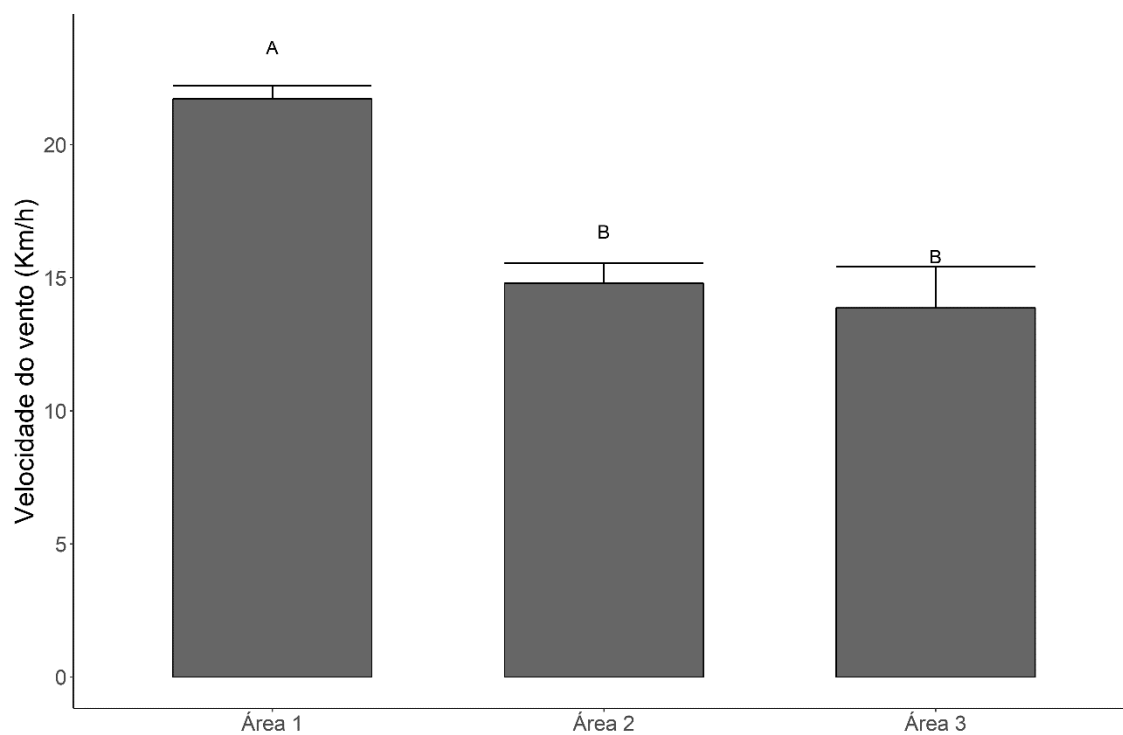


Gráfico 2 - Comparação da velocidade do vento entre as três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras distintas indicam diferença significativa entre as áreas para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ).





### 3.2.2 Análise química do solo

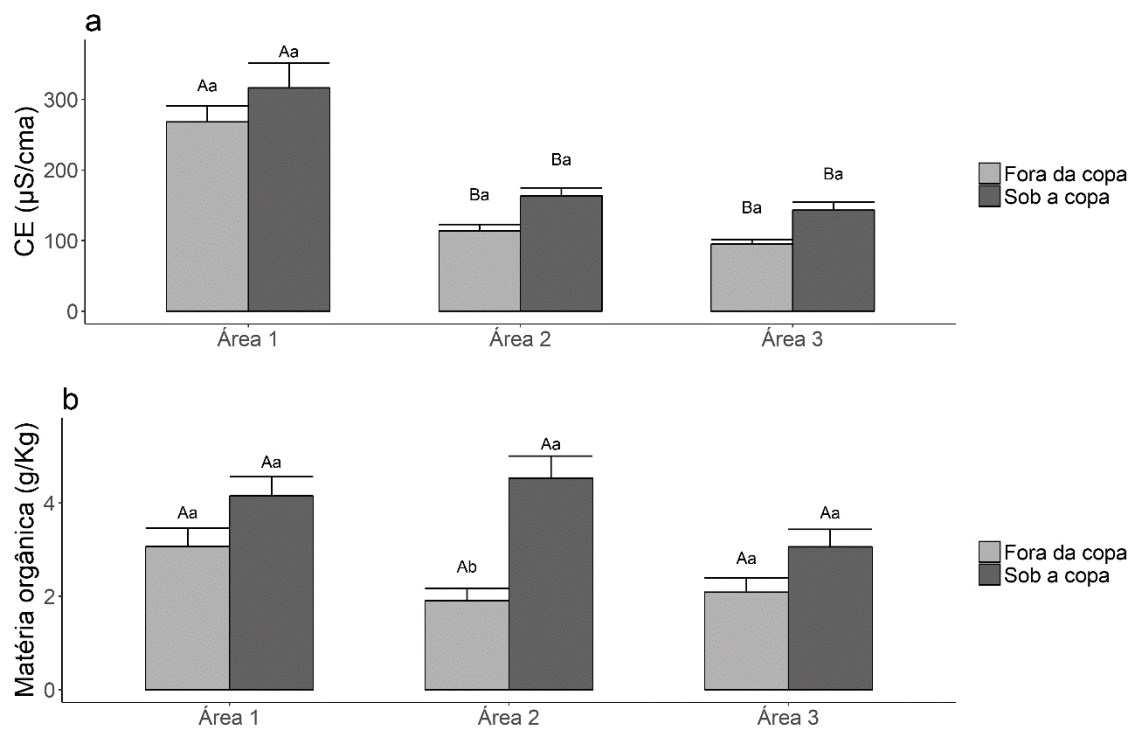
Houve diferença significativa entre as áreas do gradiente de severidade ambiental para a condutividade elétrica (CE) (ANOVA;  $F_{2,114}=49,995$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 5a), onde o teste post hoc de Tukey mostrou que existe diferença significativa nos microambientes “sob a copa” entre as áreas 1 e 2 e entre as áreas 1 e 3, e também existe diferença significativa entre os microambientes “fora da copa” entre as áreas 1 e 2 e entre as áreas 1 e 3, onde os valores de CE são maiores na área 1 para os dois microambientes.

Para a matéria orgânica também houve diferença significativa entre as áreas (ANOVA;  $F_{2,113}=3,801$ ;  $P<0,05$ ; Fig. 5b), porém o teste de Tukey não mostrou diferença significativa entre nenhum dos mesmos microambientes de áreas diferentes.

Diferença entre os microambientes “sob a copa” e “fora da copa” foi observada na CE (ANOVA;  $F_{1,114}=9,867$ ;  $P<0,01$ ; Fig. 5a), porém, quando comparados separadamente através do teste de Tukey, os microambientes da mesma área não mostraram variação significativa.

Ocorreu diferença significativa entre os microambientes “sob a copa” e “fora da copa” para a concentração de MO (ANOVA;  $F_{1,113}=26,149$ ;  $P<0,0001$ ; Fig. 5b). Após a realização do teste de Tukey essa diferença só foi observada na área 2, onde a concentração foi maior no microambiente “sob a copa”. Todos esses resultados demonstram que existe uma maior concentração de sais na área mais próxima do mar, o extremo do gradiente de severidade, e que a concentração salina e da matéria orgânica são maiores sob a copa de *B. crassifolia* que fora dela, na área aberta (Gráfico 3).

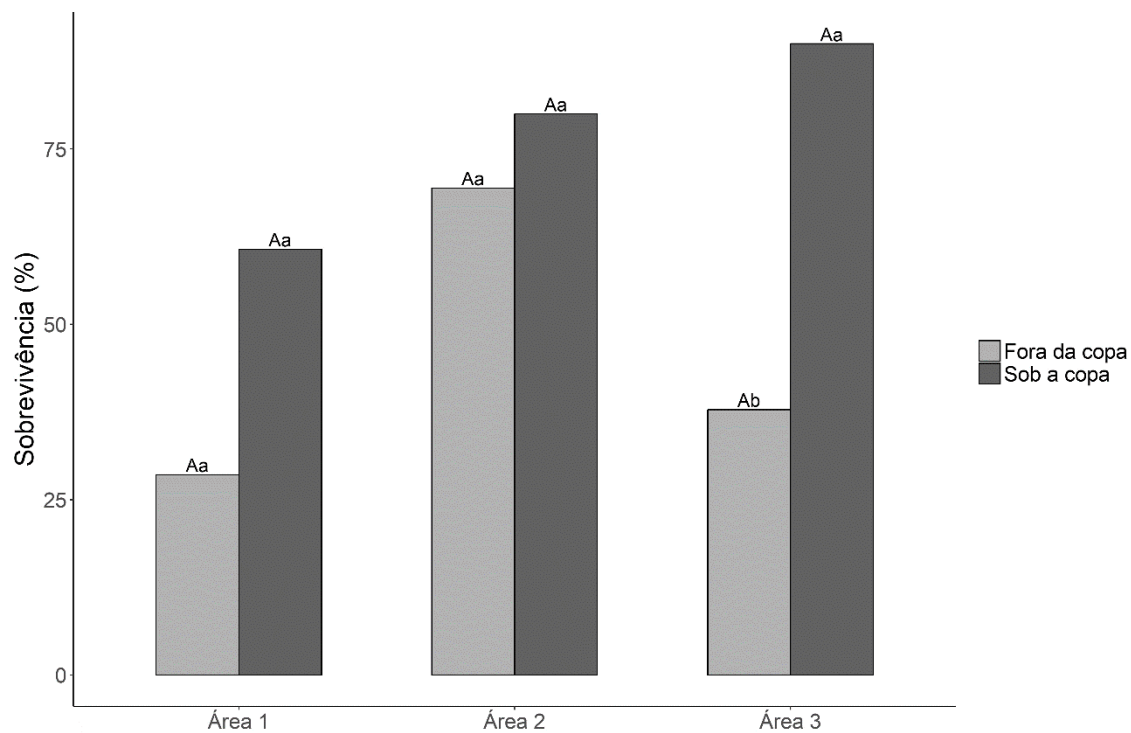
Gráfico 3 - Dados de condutividade elétrica (CE) e matéria orgânica (MO) nos microambientes “sob a copa” e “fora da copa” nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes diferentes de uma mesma área para teste post hoc de Tukey, ( $P < 0,05$ ).



### 3.3 Sobrevivência de *Pilosocereus catingicola*

A comparação dos desvios dos modelos 1 e 2 revelou uma importância significativa das áreas do gradiente na sobrevivência de *P. catingicola* (Deviance=-17,973; Df=-4;  $P < 0,01$ ; Fig. 6), ou seja, a localização de *B. crassifolia* e *P. catingicola* ao longo do gradiente é relevante e influencia no processo de facilitação e conseqüentemente na sobrevivência da mudas. A comparação dos desvios dos modelos 1 e 3 revelou uma importância significativa dos microambientes formados sob a copa de *B. crassifolia* e fora dela (Deviance= -25.068; Df=-3;  $P < 0,0001$ ; Fig. 6). Isso demonstra que estar sob a copa é vantajoso pois aumenta as chances de sobrevivência. A análise dos dados em conjunto mostra que o processo de facilitação atua em todas as áreas do gradiente, porém os contrastes de Tukey realizados a posteriori mostraram diferença significativa na sobrevivência entre os microambientes ocorre apenas na área 3, mais distante do mar. As análise individuais através dos contrastes de Tukey relevam que a diferença na sobrevivência dos indivíduos no extremo do gradiente de severidade não foi significativa. O que indica que nesse ambiente o processo de facilitação diminui de intensidade (Gráfico 4).

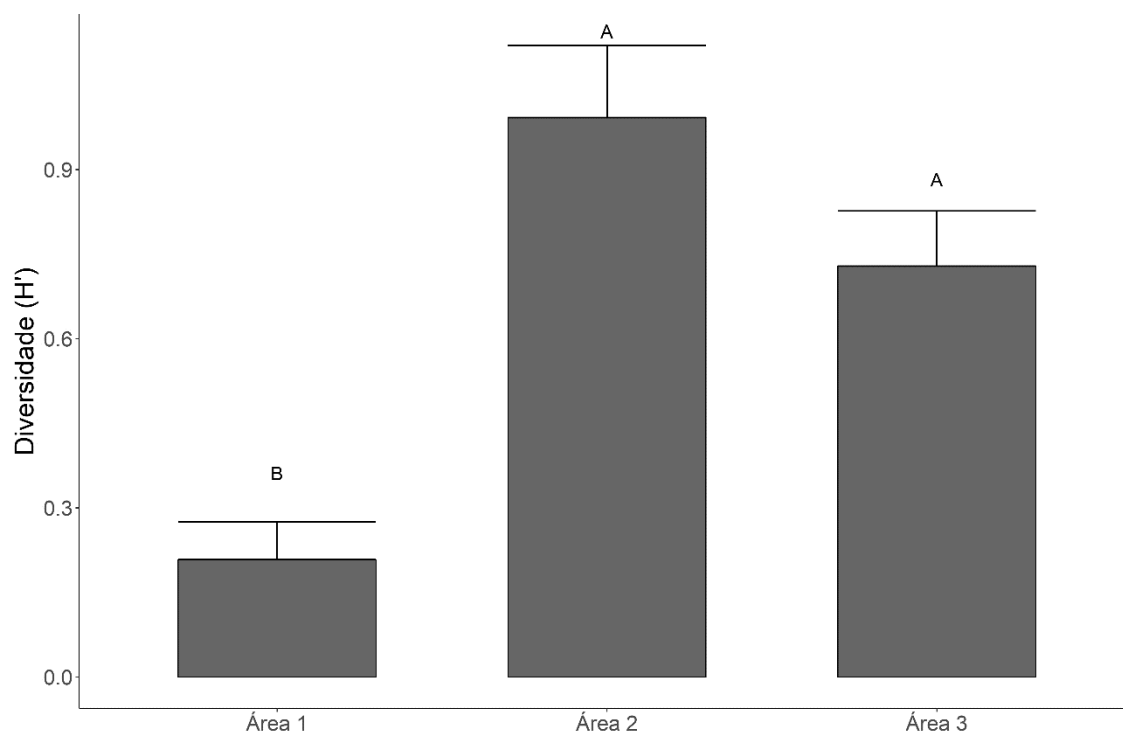
Gráfico 4 - Comparação da sobrevivência de *Pilosocereus cattingicola* transplantados sob a copa e fora da copa de *Byrsonima crassifolia* nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras maiúsculas distintas indicam diferença significativa entre os mesmos microambientes de áreas diferentes. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa entre os dois microambientes de uma mesma área para os contrastes de Tukey realizados a posteriori ( $P < 0,05$ ).



### 3.4 Diversidade

Ao serem comparados os desvios dos modelos 1 e do modelo nulo, a distância representada pelas áreas mostrou-se significativamente relevante (Deviance=-17,204; Df=-2;  $P < 0,0001$ ; Fig. 7). A realização dos contrastes de Tukey mostrou diferença significativa no índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) entre as áreas 1 e 2 ( $P < 0,0001$ ) e entre as áreas 1 e 3 ( $P < 0,001$ ). Não houve diferença significativa entre as áreas 2 e 3 ( $P = 0,265$ ). Esses resultados demonstram que a diversidade de espécies abrigadas sob a copa de *B. crassifolia* diminuiu no extremo do gradiente de severidade (Gráfico 5).

Gráfico 5 - Comparação entre médias do índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) nas três áreas do gradiente de severidade ambiental. Barras com letras distintas indicam diferença significativa entre as áreas para os contrastes de Tukey realizados a posteriori ( $P < 0,05$ ).



## 4 DISCUSSÃO

Foi descoberto que as plantas de *B. crassifolia* melhoram as condições ambientais sob sua copa e geram um efeito facilitador sobre a diversidade de espécies locais. Também foi mostrado que a facilitação varia ao longo do gradiente de estresse, diminuindo sua importância e intensidade no extremo da severidade ambiental. A ação transformadora promovida por *B. crassifolia* através da criação de um microambiente mais ameno às outras plantas ocorreu principalmente através da temperatura, umidade e concentração de matéria orgânica. Enquanto as diferenças na severidade ambiental, existentes ao longo da costa, foram causadas principalmente pela salinidade e velocidade do vento.

Assim como outras plantas lenhosas de ambientes quentes e estressantes, *B. crassifolia* promove um efeito protetor contra as altas temperaturas letais e a redução da perda de água por evapotranspiração através da sombra projetada por sua copa (CALLAWAY, 1995; YANG et al., 2010). Esse efeito facilitador promovido pelo sombreamento foi demonstrado em diversos ambientes estressantes, como na Caatinga semiárida brasileira (VIEIRA; ARAÚJO; ZANDEVALLI, 2013), em sistemas degradados que estão sendo submetidos a restauração (YANG et al., 2010) e também em regiões de dunas arenosas (KELLMAN; KADING, 1992; CASTANHO; PRADO, 2014).

A facilitação promovida por *B. crassifolia* não se limita ao melhoramento da temperatura e umidade pelo sombreamento. A concentração de matéria orgânica também foi maior sob a copa, onde o acúmulo de serapilheira é provavelmente o responsável pelos maiores valores encontrados. A copa de plantas lenhosas também funciona como uma armadilha de partículas carregadas pelo vento em que a interceptação realizada pelas copas auxilia na deposição de nutrientes particulados, como carbono e sais carregados pela maresia (PUGNAIRE; ARMAS; MAESTRE et al., 2011). Esse fenômeno explica em parte as concentrações um pouco mais elevadas de sais, medidos através da condutividade elétrica (CE), sob à copa de *B. crassifolia*.

O benefício proporcionado pela copa de *B. crassifolia* é atuante não só sobre a sobrevivência de *Pilosocereus cattingicola*. É um fenômeno que age também sobre as outras espécies locais, o que demonstra sua importância na

estruturação da comunidade. As plantas de *B. crassifolia* formam pequenas ilhotas isoladas umas das outras pelo solo exposto ou coberto em parte por herbáceas. Plantas lenhosas de diversas espécies não nascem em áreas expostas e só são encontradas sob a copa de *B. crassifolia*. Nesse ecossistema aberto de dunas arenosas costeiras, as plantas lenhosas adultas fornecem sombra, matéria orgânica e formam barreiras contra a ação danosa do vento às plantas mais jovens sob suas copas, independentemente da espécie beneficiada associada, diminuindo localmente o estresse promovido pelo ambiente (MAUN; PERUNAL, 1999; WILSON; SYKES, 2001; LANE et al., 2008; CASTANHO; OLIVEIRA; PRADO, 2015). A dependência de plantas facilitadoras para tornar as condições ambientais adequadas ao estabelecimento de plantas lenhosas implica que a falta de pelo menos alguns indivíduos facilitadores adultos dificulta o estabelecimento de novos indivíduos (HOLMGREN; SCHEFFER, 2010).

Como já foi demonstrado em diversos trabalhos, esse processo de facilitação atuante na estruturação de comunidades varia dependendo do nível de estresse ao qual a comunidade está submetido (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; BROOKER; CALLAGHAN, 1998; MICHALET, 2006; MAESTRE et al. 2009; HOLMGREN; SCHEFFER, 2010; KIKVIDZE; SUZUKI; BROOKER et al., 2011). Os resultados dessa e de outras pesquisas demonstraram que ambientes costeiros apresentam essas variações na severidade ambiental, promovendo diferenças nos níveis de estresse apresentados pelas plantas (LANE et al., 2008). Essa variação da severidade ambiental pode ser medido ao longo de um gradiente praia-interior através de fatores abióticos ou através da medição do desempenho de organismos (KAWAI; TOKESHI, 2007; LANE et al., 2008). No entanto, ao contrário de nossas expectativas a sobrevivência das mudas de *P. catiungicola* transplantadas fora da copa de *B. crassifolia* não variou ao longo do gradiente de severidade. Porém a concentração salina e a velocidade do vento foram muito maiores na área mais próxima do mar. Já foi demonstrado que esses dois fatores promovem estresse às comunidades localizadas em ambientes de dunas costeiras (MARTÍNEZ, 2003; LANE et al., 2008). O que confirma a premissa de que o ambiente de dunas litorâneas é um bom representante para o gradiente de severidade ambiental, principalmente porque apresenta o extremo do gradiente próximo ao mar. A presente pesquisa foi feita em uma região que se estende da praia até aproximadamente 2000 m em direção ao



interior do continente, abrangendo não só a parte mais severa do gradiente praia-interior, mas também outras áreas menos estressantes o que possibilita comparações no processo de facilitação entre o extremo do gradiente de severidade e outras áreas menos estressantes.

É no extremo do gradiente de severidade ambiental que encontra-se a incompatibilidade entre as duas hipóteses do gradiente de estresse. O paradigma inicial do gradiente de severidade ambiental afirma que a facilitação continua a aumentar junto com estresse ambiental, mesmo no extremo do gradiente de severidade (BERTNESS; CALLAWAY, 1994; BROOKER; CALLAGHAN, 1998). Já a proposta alternativa afirma que as interações positivas diminuem ou entram em colapso em regiões extremamente severas (MICHALET, 2006; MAESTRE et al, 2009; HOLMGREN; SCHEFFER, 2010; KIKVIDZE; SUZUKI; BROOKER, 2011). Nessa pesquisa a diversidade de espécies encontradas sob a copa de *B. crassifolia* e a comparação da sobrevivência de *P. catingicola* nos dois microambientes ao longo do gradiente, confirmam nossas expectativas e corrobora com a hipótese refinada do gradiente de estresse (MICHALET, 2006; MAESTRE et al. 2009; HOLMGREN; SCHEFFER 2010; KIKVIDZE; SUZUKI; BROOKER, 2011). No extremo do gradiente a diversidade de indivíduos sob a copa diminui em comparação a outras duas áreas, também estressantes, porém em menor grau que a primeira. E a diferença de sobrevivência de *P. catingicola* entre os dois microambientes, apesar de ser maior sob a copa de *B. crassifolia* de uma forma geral, não foi significativa no extremo do gradiente de severidade, ou seja, a facilitação ocorre na área mais distante do mar mas não é efetiva tanto na área intermediária quanto no extremo do gradiente.

Os resultados encontrados nessa pesquisa corroboram com diversos outros que demonstraram que no extremo do gradiente de severidade ambiental as interações positivas entre as plantas diminuem, tornam-se neutras ou podem inclusive transforma-se em interações competitivas, produzindo graficamente uma curva unimodal (FOREY; TOUZARD; MICHALET, 2010; DE BELLO et al. 2011; MAALOUF et al., 2012; KOYAMA; TSUYUZAKI, 2013). A diminuição no processo de facilitação em ambientes extremos ocorre provavelmente porque a melhoria promovida pelas espécies facilitadoras à espécie associada não atinge as condições mínimas que permitem a manutenção dos processos fisiológicos

fundamentais das espécies facilitada (MALKINSON; TIELBORGER 2010; FOREY; TOUZARD; MICHALET, 2010). Assim, na parte severa do gradiente, as condições ambientais são tão limitantes para o desempenho da planta que os efeitos positivos das plantas facilitadoras não são relevantes.

Uma distinção entre duas relações unimodais da hipótese do gradiente de estresse foi proposta com base no tipo de mudança de interação sob o estresse extremo e o mecanismo responsável por essa mudança (MICHALET et al., 2014). Dessa forma, o colapso da facilitação sob estresse extremo é devido a uma diminuição do efeito das espécies facilitadoras, enquanto a mudança da facilitação para a competição é conduzida pela resposta das espécies facilitadas a fatores ambientais (MICHALET et al., 2014). Uma maneira indireta de distinguir esses dois efeitos é medir a variação nos traços funcionais das plantas facilitadoras ao longo do gradiente, juntamente com a resposta da planta associada (BAGOUSSE-PINGUET et al., 2013). Estudos anteriores já mostraram que a variação arquitetônica e o aumento da área das copas das espécies facilitadoras pode induzir contrastantes efeitos competitivos e facilitadores em outras espécies de plantas (CALLAWAY; NADKARNI; MAHALL, 1991; PUGNAIRE; HAASE; PUIGDEFABREGAS, 1996; RUDGERS; MARON, 2003; MICHALET et al., 2011; VIEIRA; ARAÚJO; ZANDAVALLI, 2013). Foi verificado no nosso trabalho que o tamanho dos indivíduos de *B. crassifolia*, tanto em altura como em área da copa, não varia ao longo do gradiente de severidade. Isto indica que o colapso da facilitação medido através tanto da diversidade de espécies quanto da sobrevivência das mudas de *P. catingicola* não foi conduzida por mudanças no efeito de *B. crassifolia*, mas pela resposta da espécie associada à severidade ambiental.

Trabalhos como esse são importantes não apenas para desenvolvimento teórico e refinamento conceitual da hipótese do gradiente de estresse. O melhor entendimento das interações entre plantas pode ser de grande valor no processo de restauração de áreas degradadas. Plantas lenhosas isoladas em áreas degradadas ou em processo de sucessão, como os indivíduos de *B. crassifolia* usados em nosso experimento, têm alto valor de restauração porque podem proteger e fornecer nutrientes à mudas transplantadas usadas em programas de restauração, desencadeando a transição de um estado herbáceo para um estado lenhoso. Dessa forma o

aumento das populações de plantas facilitadoras é considerado uma estratégia promissora para restaurar áreas degradadas (GÓMEZ-APARICIO et al., 2004). E as técnicas tradicionais, muitas vezes utilizadas, que removem toda vegetação lenhosa pré-existente antes de plantar uma espécie desejada deve ser repensada quando o objetivo é restaurar um ambiente florestal (GÓMEZ-APARICIO, 2009).

## **5 CONCLUSÃO**

Nosso estudo mostra que *B. crassifolia* atua como planta facilitadora e influencia no processo de manutenção da comunidade local. De acordo com a hipótese refinada do gradiente de estresse a facilitação não continua a aumentar junto com a severidade ambiental, a interação positiva diminui ou torna-se neutra no extremo do gradiente.

## REFERÊNCIAS

- ARMAS, C.; KIKVIDZE, Z.; PUGNAIRE, F. I. Abiotic conditions, neighbour interactions, and the distribution of *Stipa tenacissima* in a semiarid mountain range. **Journal of Arid Environments**. [S. l.], v. 73, n. 12, p. 1084–1089, 2009.
- ARMAS, C.; RODRÍGUES-ECHEVERRÍA, S.; PUGNAIRE, F.I. A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 22, p. 818–827, 2011.
- BAGOUSSE-PINGUET, Y. L. et al. Disentangling the effects of water and nutrients for studying the outcome of plant interactions in sand dune ecosystems. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 24, p. 375–383, 2013.
- BERTNESS, M. D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology and Evolution**. [S. l.], v. 9, n. 5, p. 187–191, 1994.
- BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. **Journal of Ecology**. [S. l.], v. 96, n. 1, p. 18–34, 2008.
- BROOKER, R.W; CALLAGHAN, T.V. The balance between positive and negative plant interactions and its relationships to environmental gradients: a model. **Oikos**. [S. l.], v. 81, n. 1, p. 196–207, 1998.
- BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**. [S. l.], v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003.
- CALLAWAY, R. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**. [S. l.], v. 61, n. 4, p. 306–349, 1995.
- CALLAWAY, R.M. **Positive interactions and interdependence in plant communities**. Dordrecht: Springer, 2007.
- CALLAWAY, R.M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**. [S. l.], v. 417, n. 6891, p. 844–848, 2002.
- CALLAWAY, R.M.; NADKARNI, N.M.; MAHALL, B.E. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. **Ecology**. [S. l.], v. 72, n. 4, p. 1484–1499, 1991.
- CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. Competition and Facilitation : A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. **Ecology**. [S. l.], v. 78, n. 7, p. 1958–1965, 1997.

CAMPOS, A. A. et al. **Zona Costeira do Ceará: diagnóstico para a gestão integrada**. Fortaleza: Aquasis, 2003.

CASTANHO, C. T.; OLIVEIRA, A. A.; PRADO, P. I. K. L. Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. **Oecologia**. [S. l.], v. 178, n. 3, p. 855–866, 2015.

CASTANHO, C.T.; PRADO, P.I. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. **Plos One**. [S. l.], v. 9, n. 8, 2014.

CAVIERES, L.A.; HERNÁNDEZ-FUENTES, C.; SIERRA-ALMEIDA, A.; KIKVIDZE, Z. Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in alpine communities. **Functional Ecology**. [S. l.], v. 30, n. 1, p. 52–59, 2016.

DAWSON, T. E. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. **Oecologia**. [S. l.], v. 95, n. 4, p. 565-574, 1993.

DE BELLO, F. et al. Cushions of *Thylacospermum caespitosum* (Caryophyllaceae) do not facilitate other plants under extreme altitude and dry conditions in the north-west Himalayas. **Annals of Botany**. [S. l.], v. 108, n. 3, p. 567–573, 2011.

EMBRAPA. **Manual de métodos de análise de solo**. Impressão online, 2011. Disponível em: < <http://www.cnps.embrapa.br/publicacoes/>>. Acesso em: 20 jan. 2017, 16:30:00.

FOREY, E.; TOUZARD, B.; MICHALET, R. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity-biomass gradient? **Plant Ecology**. [S. l.], v. 206, n. 2, p. 287–295, 2009.

FRANKS, S. J. Facilitation in multiple life-history stages: Evidence for nucleated succession in coastal dunes. **Plant Ecology**. [S. l.], v. 168, n. 1, p. 1–11, 2003.

FUNDAÇÃO CEARENSE DE METEOROLOGIA E RECURSOS HÍDRICOS. **Temperaturas médias anuais-municípios**. Disponível em :<<http://funceme.br/index.php/areas/23-monitoramento/meteorol%C3%B3gico/633-calend%C3%A1rio-das-chuvas>>. Acesso em: 12 de jun. de 2017.

GÓMEZ-APARICIO, L. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. **Journal of Ecology**. [S. l.], v. 97, n. 6, p.1202–1214, 2009.

GÓMEZ-APARICIO, L. et al. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. **Ecological Applications**. [S. l.], v. 14, n. 4, p. 1128–1138, 2004.

HE, Q.; BERTNESS, M.D.; ALTIERI, A.H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. **Ecology Letters**. [S. l.], v. 16, n. 5, p. 695–706, 2013.

HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M. Strong facilitation in mild environments: The stress gradient hypothesis revisited. **Journal of Ecology**. [S. l.], v. 98, n. 6, p. 1269–1275, 2010.

KAWAI, T.; TOKESHI, M. Testing the facilitation – competition paradigm under the stress-gradient hypothesis : decoupling multiple stress factors. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. [S. l.], v. 274, n. 1624, p. 2503–2508, 2007.

KELLMAN, M.; KADING, M. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 3, p. 679–688, 1992.

KIKVIDZE, Z.; SUZUKI, M.; BROOKER, R. Importance versus intensity of ecological effects: Why context matters. **Trends in Ecology and Evolution**. [S. l.], v. 26, n. 8, p. 383–388, 2011.

KOYAMA, A.; TSUYUZAKI, S. Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 24, p. 473–483, 2013.

LANE, C. et al. Characterizing Environmental Gradients and Their Influence on Vegetation Zonation in a Subtropical Coastal Sand Dune System. **Journal of Coastal Research**. [S. l.], v. 24, n. 4, p. 213–224, 2008.

MAALOUF, J. et al. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. **Annals of Botany**. [S. l.], v. 110, n. 4, p. 821–828, 2012.

MAESTRE, F. T. et al. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**. [S. l.], v. 97, n. 2, p. 199–205, 2009.

MAESTRE, F. T.; CORTINA, J. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**. [S. l.], v. 271, n. 5, p. S331–S333, 2004.

MALKINSON, D.; TIELB, K. What does the stress-gradient hypothesis predict ? Resolving the discrepancies. **Oikos**. [S. l.], v. 119, n. 10, p. 1546–1552, 2010.

MARTÍNEZ, M.L. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. **Plant Ecology**. [S. l.], v. 168, n. 2, p. 333–345, 2003.

MAUN, M.A.; PERUMAL, J. Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. **Ecology Letters**. [S. l.], v. 2, n. 1 p.14–18, 1999.

MCNAUGHTON, S. J. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. **Ecological Monographs**. [S. l.], v. 53, n. 3, p. 291-320, 1983.

MICHALET, R. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions?. **New Phytologist**. [S. l.], v. 169, n. 1, p 3–6, 2006.

MICHALET, R. et al. Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. **Ecology Letters**. [S. l.], v. 14, n. 5, p. 433–443, 2011.

MICHALET, R. et al. Two alternatives to the stress-gradient hypothesis at the edge of life: The collapse of facilitation and the switch from facilitation to competition. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 25, n. 2, 2014.

MIRITI, M. N. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. **Journal of Ecology**. [S. l.], v. 94, n. 5, p. 973-979, 2006.

PADILLA, F. M.; PUGNAIRE, F. I. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. **Frontiers in Ecology and Environment**. [S. l.], v. 4, n. 4, p. 196-202, 2006.

PUGNAIRE, F. I.; ARMAS, C.; MAESTRE, F. T. Positive plant interactions in the Iberian Southeast : Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. **Journal of Arid Environments**. [S. l.], v. 75, n. 12, p. 1310–1320, 2011.

PUGNAIRE, F.I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. **Ecology**. [S. l.], v. 77. n. 5, p. 1420–1426, 1996.

RIGG, L. S. et al. The role of cloud combing and shading by isolated trees in the succession from maquis to rain forest in New Caledonia. **Biotropica**. [S. l.], v. 34, n. 2, p. 199–210, 2002.

RUDGERS, J. A.; MARON, J. L. Facilitation between coastal dune shrubs : a non-nitrogen fixing shrub facilitates establishment of a nitrogen-fixer. **Oikos**. [S. l.], v. 102, n. 1, p. 75–84, 2003.

TAYLOR, N.; ZAPPI, D. **Cacti of Eastern Brazil**. [S. l.]. Royal Botanic Gardens: Kew, 2004.

TIELBÖRGER, K.; KADMON, R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. **Ecology**. [S. l.], v. 81, n. 6, p. 1544–1553, 2000.

VIEIRA, I. R.; DE ARAÚJO, F. S.; ZANDEVALLI, R. B. Shrubs promote nucleation in the Brazilian semi-arid region. **Journal of Arid Environments**. [S. l.], v. 92, p. 42–45, 2013.

WILSON, J. B.; SYKES, M. T. Is zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. **Ecology Letters**. [S. l.], v. 2, n. 4, p. 233–236, 1999.

YANG, L. et al. The shrub *Rhodomyrtus tomentosa* acts as a nurse plant for seedlings differing in shade tolerance in degraded land of South China. **Journal of Vegetation Science**. [S. l.], v. 21, n. 2, p. 262–272, 2010.