



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS**

**CAROLINA BRACHO VILLAVICENCIO**

**AS HERBÁCEAS *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) E *Batis maritima*  
(BATACEA) FACILITAM O ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO DE  
*Avicennia germinans* (ACANTHACEAE) EM UM MANGUEZAL EM  
RECUPERAÇÃO NA APA DO ESTUÁRIO DO RIO PACOTI, CEARÁ, BRASIL**

**FORTALEZA**

**2020**

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)

---

V777h Villavicencio, Carolina Bracho.

As herbáceas *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) e *Batis maritima* (BATACEA) facilitam o estabelecimento e crescimento de *Avicennia germinans* (ACANTHACEAE) em um manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, Ceará, Brasil / Carolina Bracho Villavicencio. – 2020.  
61 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2020.

Orientação: Prof. Dr. Luis Ernesto Arruda Bezerra.

Coorientação: Prof. Dr. Marcelo Freire Moro.

1. Facilitação. 2. *Avicennia*. 3. Manguezal. 4. Restauração. 5. Crescimento. I. Título.

CDD 551.46

---

CAROLINA BRACHO VILLAVICENCIO

AS HERBÁCEAS *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) E *Batis maritima*  
(BATACEA) FACILITAM O ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO DE *Avicennia*  
*germinans* (ACANTHACEAE) EM UM MANGUEZAL EM RECUPERAÇÃO NA APA  
DO ESTUÁRIO DO RIO PACOTI, CEARÁ, BRASIL

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais do Instituto de Ciências do Mar (Labomar) da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Utilização e Manejo e Ecossistemas Marinhos e Estuarinos.

Orientador: Prof. Dr. Luis Ernesto Arruda Bezerra.

Co-orientador: Prof. Dr. Marcelo Freire Moro.

FORTALEZA

2020

---

Página reservada para ficha catalográfica.

Utilize a ferramenta *online* [Catalog!](#) para elaborar a ficha catalográfica de seu trabalho acadêmico, gerando-a em arquivo PDF, disponível para download e/ou impressão.

(<http://www.fichacatalografica.ufc.br/>)

---

CAROLINA BRACHO VILLAVICENCIO

**AS HERBÁCEAS *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) E *Batis maritima* (BATACEA) FACILITAM O ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO DE *Avicennia germinans* (ACANTHACEAE) EM UM MANGUEZAL EM RECUPERAÇÃO NA APA DO ESTUÁRIO DO RIO PACOTI, CEARÁ, BRASIL**

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais do Instituto de Ciências do Mar (Labomar) da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Marinhas Tropicais. Área de concentração: Utilização e Manejo e Ecossistemas Marinhos e Estuarinos.

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

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Luis Ernesto Arruda Bezerra (Orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Marcelo Freire Moro (Co-orientador)  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Prof. Dr. Rafael Carvalho da Costa  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

---

Profa. Dra. Julia Caram Sfair  
Universidade Federal do Ceará (UFC)

## AGRADECIMIENTOS

A CAPES, pelo apoio financeiro com a manutenção da minha bolsa de auxílio.

Ao Labomar, instituição que me recebeu de braços abertos por todo o seu corpo docente, administrativo, obreiro e estudantil.

Especiais agradecimentos a minha mãe brasileira Isabela Agadir Abreu, assim como aos professores Marcelo Soares, Luis Ernesto Arruda Bezerra, Cristina Rocha, Marcelo Freire Moro, Michael Barbosa e pessoal técnico Francisco Jailton N. Silva Filho (Jota), Francisco Gleidson da Costa Gastão e Wilson Franklin Junior, por seu apoio durante a realização desta dissertação.

Ao pessoal dos laboratórios de Plâncton, Didático, Oceanografia Física, Oceanografia Geológica, Macro-algas, do Centro de Estudos em Aquicultura Costeira (CEAC) e em especial à família do Laboratório de Zoobentos.

Também gostaria agradecer aquela equipe de trabalho que me apoiou em cada coleta no campo, especialmente a Letícia, Luisa, Eduarda e Mariana por sua constancia e interesse na pesquisa. Demonstrando que o futuro da ciência vai se reforçar cada dia mais nas mulheres!

Aos meus amigos antigos da Venezuela e aqui adquiridos no Brasil, por me ensinar que mesmo na distância ou na proximidade pode se compartilhar momentos únicos e inesquecíveis. Ao Carlos, por me ensinar que o amor tem um lugar no mundo.

Finalmente e não menos importante, a Deus e a minha família, minha mãe Benis e o meu irmão Abraham, por seu apoio distante, porém constante e primordial na realização desta etapa importante na minha história de vida.

Gracias.

É hora de trazer à teoria ecológica até a atualidade, incluindo a facilitação. Esse processo não será indolor, porque mudará fundamentalmente muitas previsões básicas e desafiará alguns dos nossos paradigmas mais apreciados (Bruno *et al.*, 2003).

**AS HERBÁCEAS *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) E *Batis maritima* (BATACEA) FACILITAM O ESTABELECIMENTO E CRESCIMENTO DE *Avicennia germinans* (ACANTHACEAE) EM UM MANGUEZAL EM RECUPERAÇÃO NA APA DO ESTUÁRIO DO RIO PACOTI, CEARÁ, BRASIL**

**RESUMO**

O papel exercido por halófitas pioneiras na facilitação do estabelecimento de árvores de mangue em ambientes degradados é um tema importante, embora pouco estudado, na recuperação de manguezais. Esse estudo se propõe avaliar padrões de densidade e crescimento de indivíduos de *Avicennia germinans* associados à presença das herbáceas halófitas *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* como facilitadoras. Foram setorizadas no Estuário do Rio Pacoti, Ceará, áreas com indivíduos juvenis de *A. germinans* com presença de manchas de cada espécie halófita e uma área controle adjacente às manchas, com solo sem halófitas. Foram estabelecidas aleatoriamente na área 15 parcelas de 4 m<sup>2</sup>, sendo 5 parcelas para manchas de cada espécie de facilitadora e 5 na área controle. Foram contabilizados indivíduos de *A. germinans* em cada parcela mensalmente, desde dez/2017 até nov/2019. Os indivíduos juvenis de *A. germinans* foram etiquetados com lacres seriados para ser medidos mensalmente em cada parcela. Foram medidos para cada indivíduo a altura com fita métrica, do solo até a gema apical em plantas com altura superior a 15 cm, desde fev/2019 até nov/2019. A taxa de crescimento foi calculada mensalmente para cada indivíduo subtraindo a altura final (Hf) da altura inicial (Hi), dividindo pelo número de dias transcorridos entre uma amostragem e outra (d). Salinidade, temperatura e amostras de sedimento foram analisadas para associá-las como parâmetros ambientais. A densidade de *A. germinans* foi sempre maior na mancha de *S. portulacastrum* com 14,89±7,41 ind/m<sup>2</sup> (méd±desv.p), seguido da *B. maritima* com 10,56±6,12 ind/m<sup>2</sup> e pelo Controle com 5,43±3,17 ind/m<sup>2</sup>, variando significativamente entre si (p<0,05). A taxa de crescimento foi sempre menor em *S. portulacastrum* com 2,30±2,70 cm/mês (méd±desv.p), 3,82±4,36 cm/mês no Controle. Obteve os maiores valores nas manchas de *B. maritima* com 4,66±3,91 cm/mês. Estes resultados descrevem uma relação inversamente proporcional entre densidade e crescimento de *A. germinans* entre tratamentos. O fator mês foi o que melhor explicou a tendências dos dados no modelo de relação entre as densidades e taxas de crescimento ajustadas ao log10, resultando maior proporção de tendências positivas no *S. portulacastrum* e no *B. maritima* quando comparado ao Controle. Assim que estas plantas pioneiras mudam as condições físicas do local, facilitam em diferentes aspectos a *A. germinans*: *B. maritima* promove e o seu

crescimento e *S. portulacastrum* promove o seu estabelecimento, assim como se mostraram tendências de denso-dependência positiva sobre taxas de crescimento ajustadas associadas às plantas facilitadoras estudadas.

**Palavras-chave:** Facilitação. *Avicennia*. Manguezal. Restauração. Crescimento

**HERBACEOUS *Sesuvium portulacastrum* (AIZOACEA) and *Batis maritima* (BATACEA) FACILITATE THE ESTABLISHMENT AND GROWTH OF *Avicennia germinans* (ACANTHACEAE) IN A MANGROVE IN RECOVERY AT RIO PACOTI PROTECTED AREA, CEARÁ, BRAZIL**

**ABSTRACT**

In restoration ecology, the role played by pioneering halophytes in facilitating the mangrove life cycle is little studied, being an important theme in the recovery of these ecosystems. This study aims to evaluate density and growth patterns of *Avicennia germinans* associated with the presence of *B. maritima* and *S. portulacastrum* as possible facilitators. 15 plots of 4 m<sup>2</sup> were randomly established, with 5 plots in one spot for each species of facilitator and 5 in an adjacent control area. Individuals of *A. germinans* were counted in each plot monthly, from Dec / 2017 to Nov / 2019. Individuals were also tagged with serial seals to be measured monthly in each plot. The height was measured with a tape measure, from the soil to the apical bud in plants greater than 15 cm in height, from Feb / 2019 to Nov / 2019. The growth rate was calculated by subtracting the final height (Hf) from the initial height (Hi) and dividing by the number of days sampled (d). Salinity, temperature and sediment samples were analyzed to associate them as environmental parameters. The density of *A. germinans* was always higher in the *S. portulacastrum* spot with  $14.89 \pm 7.41$  ind / m<sup>2</sup> (mean  $\pm$  dev.p), followed by *B. maritima* with  $10.56 \pm 6.12$  ind / m<sup>2</sup> and Control with  $5.43 \pm 3.17$  ind / m<sup>2</sup>, varying significantly between them (p <0.05). The growth rate was always lower in *S. portulacastrum* with  $2.30 \pm 2.70$  cm / month (mean  $\pm$  deviation),  $3.82 \pm 4.36$  cm / month in Control and higher in *B. maritima* with  $4.66 \pm 3.91$  cm / month. These results describe an inversely proportional relationship between *A. germinans* density and growth between treatments. The month factor was the one that best explained the data trends in the model of relationship between densities and growth rates adjusted to log<sub>10</sub>, resulting in a greater proportion of positive trends in *S. portulacastrum* and *B. maritima* when compared to Control. Once these pioneer plants change the physical conditions of the site, They facilitate *A. germinans* on different aspects: *B. maritima* and promotes their growth and *S. portulacastrum* promotes its establishment, as proved density-dependent positive trends on rates adjusted growth rates associated with the studied facilitating plants.

Keywords: Facilitation. *Avicennia*. Mangrove. Restoration. Growth

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Local de estudo (A) inserido na APA do Estuário do Rio Pacoti (B).....	9
Figura 2	Dados de pluviometria mensal no Município Eusébio desde dezembro de 2017 até julho de 2019.....	10
Figura 3	Área de estudo no manguezal do Rio Pacoti. ....	11
Figura 4	Canais abertos para a recuperação hidrológica da área em restauração.....	12
Figura 5	Manguezal do Rio Pacoti-CE. ....	13
Figura 6	Gráfico de curva de coletor para taxas de crescimento.....	14
Figura 7	Boxplot de densidades de <i>A. germinans</i> associado à facilitação.....	22
Figura 8	Boxplot da serie temporal do estudo com densidades de <i>A. germinans</i> associadas à facilitação (tratamentos). ....	24
Figura 9	Boxplot de taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> associado à facilitação (tratamento).....	25
Figura 10	Boxplot de taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> nos meses amostrados associadas à facilitação (tratamentos).....	26
Figura 11	Correlações entre taxas de crescimento e altura de plantas de <i>A. germinans</i> (esquerda), distribuições de frequência de tamanhos de plantas de <i>A. germinans</i> (direita).....	27
Figura 12	Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> no tratamento de substrato com <i>S. portulacastrum</i> nos meses amostrados	31
Figura 13	Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> no tratamento de substrato com <i>B. maritima</i> nos meses amostrados.....	32
Figura 14	Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> no tratamento de substrato Controle nos meses amostrados.....	33
Figura 15	Correlações múltiplas entre variáveis biológicas e parâmetros ambientais.....	34
Figura 16	Análise granulométrica do sedimento no tratamento com presença de <i>S. portulacastrum</i> (superior), com presença de <i>B. maritima</i> (meio) e na área controle (inferior).....	35
Figura 17	Conteúdo de matéria orgânica do sedimento amostrado nos três tratamentos durante estações seca e chuvosa dos anos do estudo.....	36
Figura 18	Porcentagem de umidade do sedimento amostrado nos três tratamentos durante estações seca e chuvosa dos anos de estudo.....	36

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Esquema do desenho experimental.....	17
Tabela 2	PERMANOVA de densidades de <i>A. germinans</i> .....	21
Tabela 3	PERMANOVA de comparações múltiplas sobre densidades de <i>A. germinans</i> entre estações seca e chuvosa para tratamentos (Est(®) x Tr, p<0,05).....	22
Tabela 4	PERMANOVA de comparações múltiplas sobre densidades de <i>A. germinans</i> entre tratamentos para estações seca e chuvosa (Est(®) x Tr, p<0,05).....	23
Tabela 5	PERMANOVA aplicado a taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> .....	25
Tabela 6	PERMANOVA de comparações múltiplas sobre taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> entre tratamentos para meses amostrados (MexTr, p<0,05).....	27
Tabela 7	Sumario de modelos construídos e AIC resultantes para cada tratamento: <i>S. portulacastrum</i> (S), <i>B. maritima</i> (B) e Controle (C).....	29
Tabela 8	Teste de hipótese do modelo glm_3 pra dados do tratamento com <i>S. portulacastrum</i> .....	30
Tabela 9	Teste de hipótese do modelo glm_3 pra dados do tratamento com <i>B. maritima</i> .	31
Tabela 10	Teste de hipótese do modelo glm_3 pra dados do substrato Controle.....	32
Tabela 11	Valores médios e desvios padrão da temperatura e salinidade nos três tratamentos durante as estações seca e chuvosa. ....	34

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>OBJETIVOS .....</b>	<b>6</b>
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>9</b>
<b>3.1</b>	<b>Área de estudo.....</b>	<b>9</b>
<b>3.2</b>	<b>Métodos de amostragem.....</b>	<b>12</b>
<b>3.2.1</b>	<b><i>Coleta de dados biológicos.....</i></b>	<b>12</b>
<b>3.2.2</b>	<b><i>Coleta de parâmetros ambientais.....</i></b>	<b>14</b>
<b>3.2.2.1</b>	<b><i>Salinidade e temperatura.....</i></b>	<b>14</b>
<b>3.2.2.2</b>	<b><i>Análises sedimentológicas.....</i></b>	<b>15</b>
<b>3.3</b>	<b>Desenho experimental.....</b>	<b>16</b>
<b>3.4</b>	<b>Análises estatísticos.....</b>	<b>17</b>
<b>3.4.1</b>	<b><i>Avaliando a facilitação sobre densidades e taxas de crescimento de <i>A. germinans</i>.....</i></b>	<b>17</b>
<b>3.4.2</b>	<b><i>Avaliação do efeito de denso-dependência sobre taxas de crescimento associado à facilitação.....</i></b>	<b>18</b>
<b>3.4.2.1</b>	<b><i>Verificação de suposições estatísticas.....</i></b>	<b>18</b>
<b>3.4.2.2</b>	<b><i>Construção do modelo.....</i></b>	<b>18</b>
<b>3.4.2.3</b>	<b><i>Seleção do modelo.....</i></b>	<b>19</b>
<b>3.4.3</b>	<b><i>Parâmetros ambientais.....</i></b>	<b>20</b>
<b>4</b>	<b>RESULTADOS. ....</b>	<b>21</b>
<b>4.1</b>	<b>Facilitação sobre densidades de <i>A. germinans</i>.....</b>	<b>21</b>
<b>4.2</b>	<b>Facilitação sobre taxas de crescimento de <i>A. germinans</i>.....</b>	<b>25</b>
<b>4.3</b>	<b>Relações de denso-dependência sobre taxas de crescimento de <i>A. germinans</i> associada à facilitação. ....</b>	<b>28</b>
<b>4.4</b>	<b>Parâmetros ambientais .....</b>	<b>33</b>
<b>4.4.1</b>	<b><i>Salinidade e temperatura .....</i></b>	<b>33</b>
<b>4.4.2</b>	<b><i>Análises sedimentológicas .....</i></b>	<b>35</b>
<b>5</b>	<b>DISCUSÃO.....</b>	<b>37</b>
<b>6</b>	<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>44</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>45</b>
	<b>APÊNDICE A – INSTRUMENTO DE COLETA DE DADOS.....</b>	<b>50</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Apesar dos avanços na teoria da facilitação e interações positivas em pesquisas na ecologia, o papel das interações facilitadoras em comunidades vegetais tinha sido negligenciado, e recebeu atenção considerável só nas últimas três décadas sendo agora amplamente reconhecido (BROOKER *et al.*, 2008).

Desde os trabalhos seminais de Kropotkin (1842-1921), os ecólogos têm estudado a facilitação ou “ajuda mútua” que as espécies dão umas às outras nos ecossistemas. Na literatura o processo tem uma grande variedade de denominações entre as quais se podem encontrar os termos: facilitação, interações positivas, ajuda mútua ou mutualismo, plantas de efeito vivero, de berçário, plantas enfermeiras ou plantas vizinhas segundo a tradução (do inglês *nurse plants*, *nursery plants* e *neighbour plants*). Assim estes vários termos têm tido diversas aplicações, mas que em comum envolvem a ideia de um organismo se beneficiar da associação com outro organismo, podendo esse benefício ser mútuo, de uma via única ou, inclusive, negativo para um dos organismos envolvidos (no caso do modelo de facilitação da sucessão permite a exclusão da espécie pioneira por aquela que foi facilitada) (HUXHAM *et al.*, 2019).

Contudo, uma das definições mais recentes e aceitas é a exposta por Bruno, Stachowicz e Bertness (2003), eles definem o processo de facilitação como interações positivas ou facilitadoras, onde ocorrem encontros entre organismos que beneficiam pelo menos a um dos participantes sem causar danos a nenhum deles, ocorrendo geralmente quando um dos organismos torna o ambiente mais favorável para outro, seja direta (reduzindo estresse térmico, aquático ou de nutrientes por sombra ou por meio de simbiose nutricional) ou indiretamente (removendo competidores ou dissuadindo predadores).

Entretanto, estes conceitos têm falhado em fazer um impacto relevante na ecologia da restauração de manguezais (GUEDAN; SILLIMAN, 2009). É sabido que a vegetação de mangue consiste em uma comunidade de plantas halófitas que possuem uma série de adaptações a ambientes transicionais extremos, como nos estuários onde precisam suportar mudanças regulares de maré, condições de elevada salinidade e se desenvolver em um sedimento com baixa ou nula concentração de oxigênio (BASHA, 2018). Espécies de mangue têm desenvolvido certas adaptações que mitigam estas condições extremas, como projeções de raízes aéreas para captação de oxigênio, denominadas de pneumatóforos, filtram sal por meio de raízes e também a secretam por meio de glândulas nas suas folhas (LEVINTON; 2011; SCHOLANDER *et al.*, 1962).

Apesar destas adaptações desenvolvidas em espécies de mangue, fatores edáficos, como baixo potencial redox e alta salinidade do solo, são dos principais fatores que limitam o estabelecimento de propágulos e crescimento de plântulas de mangue, etapas de vida que determinam o seu êxito de sobrevivência (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; GEDAN; SILLIMAN, 2009).

Por isto, nos ecossistemas de manguezal se têm melhor êxito de estabelecimento das plântulas quando plantadas aglomeradas comparando quando são plantadas separadamente, já que um grupo de propágulos próximos entre si aumenta as possibilidades de modificar fisicamente o sedimento, permitindo maior oxigenação e intercâmbio de nutrientes, ao contrário da restauração de florestas em ecossistemas terrestres onde as sementes são plantadas equidistantes para evitar competição por luz como fator limitante (GEDAN; SILLIMAN, 2009). Neste sentido a presença de plantas facilitadoras causa um efeito semelhante às plantações de mangue em aglomerado ou plantas vizinhas, modificando e melhorando as condições anóxicas do solo com a sua presença, e aumentando assim a probabilidade de sobrevivência das plântulas de mangue (GEDAN; SILLIMAN, 2009; MCKEE; ROOTH; FELLER, 2007).

Mais detalhadamente, isto ocorre devido a que em ecossistemas costeiros dinâmicos como o ecossistema de manguezal, a facilitação forma parte do processo de sucessão ecológica onde plantas pioneiras invadem para dar passo a fases de construção, maduras ou clímax e posterior degradação do ecossistema. Assim, a presença de plantas aumenta a deposição de siltes (sedimentos muito finos) e influência no suplemento de nutrientes e água, trazendo consigo mudanças tanto na composição da microflora e fauna, quanto na criação de microclimas (CHAPMAN, 1964).

Assim, a facilitação toma um valor especial nas primeiras etapas de vida do mangue, quando o recrutamento e estabelecimento são frequentemente impedidos devido a condições de estresse físico e biológico no ambiente (HUXHAM *et al.*, 2019).

A reabilitação dos ecossistemas de manguezais, é definida como o restabelecimento da funcionalidade de um ecossistema de mangue degradado dando o retorno a um ecossistema de mangue totalmente funcional, independentemente do estado original da terra degradada (FIELD, 1999). Portanto o papel de espécies facilitadoras é um aspecto chave na reabilitação destes ecossistemas, ao influenciar sobre a condição física individual, na distribuição populacional, nas taxas de crescimento de espécies beneficiadas, assim como na composição de espécies e diversidade e a uma escala de paisagem na dinâmica comunitária de

ecossistemas facilitados (ALONGI; 2002; BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; GEDAN; SILLIMAN, 2009).

A inclusão da teoria da facilitação na teoria ecológica também mudaria a concepção da aplicação de conceitos ecológicos convencionalmente usados. Se a presença de uma espécie facilitadora melhora as condições ambientais para outra espécie beneficiada, o nicho ecológico realizado desta poderia aumentar seu espaço tridimensional e inclusive superar o seu próprio nicho ecológico fundamental. Igualmente ao avaliar o princípio de exclusão competitiva onde a presença de uma espécie diminuiria as densidades de outra, se mostraria uma situação diferente à comumente estudada já que, ocorrendo facilitação, a melhora das condições para ambas as espécies diminuiria os espaços de competição, dando oportunidade a outras espécies de se estabelecer (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003).

De esta forma não só aumentariam densidades, mas também a riqueza e diversidade em um ecossistema facilitado. Igualmente, mudaria a concepção de outros modelos como modelos de força de interação (modelos de estresse ambiental), onde a maior nível de estresse ambiental existe uma maior oportunidade de que ocorra a facilitação, que dependendo da capacidade de resposta das espécies a diferentes níveis de estresse ambiental, pode se converter em uma relação dinâmica entre competição e facilitação que pode mudar em diferentes etapas do ciclo de vida (MAESTRE *et al.*, 2009); a relação entre diversidade de espécies e na capacidade de invasão e dominância de espécies em comunidades, já que são conceitos que geralmente são baseados em interações negativas entre espécies, contrário ao proposto como facilitação ou interação positiva (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003).

Nesse sentido, a aplicação da teoria da facilitação na restauração de ecossistemas inclui a obtenção de benefícios da comunidade de espécies pioneiras facilitando condições de estabelecimento e sobrevivência da espécie beneficiada, uma relação de denso-dependência positiva ao aumentar densidades da espécie beneficiada graças à presença e aumento de densidades da espécie facilitadora, e cascatas de facilitação como um efeito acumulado de resultados dos primeiros processos de facilitação que incidirão na constituição desse ecossistema a futuro, o que se traduz em menor competição entre espécies (GEDAN; SILLIMAN, 2009).

Atualmente encontram-se estudos que abordam o processo de facilitação em diferentes escalas espaciais e temporais. Desde facilitações entre indivíduos da mesma espécie (coespecífica ou intra-específica), entre indivíduos de diferentes espécies (inter-específica), entre comunidades e entre ecossistemas a diferentes gradientes de altitude e gradientes

latitudinais. Assim como são encontrados estudos que avaliam este processo em diferentes etapas de vida dos organismos estudados quanto em diferentes escalas de tempo da avaliação. Este processo também tem sido analisado por meio de variáveis específicas como porcentagem de sobrevivência, estabelecimento, crescimento e densidade de propágulos e plântulas e juvenis. Assim como também tem sido avaliada por meio de respostas mais complexas como modelos ecológicos de regeneração de nichos, modelos de densidade-dependência, modelos de mudanças entre processos de facilitação-competição por estresse ambiental, entre outros (BROOKER *et al.*, 2008; HUXHAM *et al.*, 2019).

Em uma revisão sobre facilitação no ecossistema de manguezal, 41 estudos abordaram o tema nestes ecossistemas (DONELLY; WALTERS, 2014; ELLISON; FARNSWORTH; TWILLEY, 1996; VOGT *et al.*, 2014; PRANCHAI *et al.*, 2017), e só 11 avaliaram a facilitação de plantas pioneiras sobre o manguezal nas primeiras etapas de vida, ainda que poucos, estes estudos onde são avaliadas herbáceas pioneiras como *Batis maritima*, *Sesuvium portulacastrum*, *Distichlis spicata*, *Salicornia virginica*, *Sporobolus virginicus*, entre outras, têm demonstrado que : i) existe uma facilitação destas sobre o recrutamento, estabelecimento, crescimento e sobrevivência de propágulos de espécies de mangue, por meio da retenção física de propágulos, de mudanças de salinidade e nutrientes no sedimento e pelo suporte físico que as facilitadoras oferecem (MCKEE; ROOTH; FELLER, 2007; PETERSON; BELL, 2012; PICKENS; SLOEY; HESTER, 2019; TEUTLI-HERNÁNDEZ *et al.*, 2017); e ii) que a ocorrência da facilitação dependerá de que se o nível de estresse ambiental que esteja tolerando a espécie facilitada supere sua capacidade de resposta, o que poderia tornar a presença da espécie facilitadora em um efeito negativo ou competição, o que acontece particularmente em etapas mais precoces de vida do mangue como são os propágulos e plântulas quando comparado com indivíduos juvenis e adultos (COLDREN; PROFFITT, 2017; GUO *et al.*, 2013).

Conhecer as condições nas que estas interações ocorrem em ecossistemas de manguezal degradados na região, aportaria ferramentas importantes para sua reabilitação/restauração e para melhorar nosso entendimento da resposta das espécies e comunidades de plantas aos fatores de mudança ambiental (BROOKER *et al.*, 2008). Atualmente tem sido possível a incorporação sistemática das interações positivas ou facilitação entre espécies em trabalhos de restauração a futuro, e existe uma discussão sobre como essa incorporação pode ajudar no restabelecimento da biota de manguezais costeiros através de: 1) facilitação trófica, 2) redução de estresse e 3) defensas por associação; ressaltando que a ausência de facilitação em desenhos de restauração pode explicar

parcialmente as disparidades significantes entre o funcionamento de ecossistemas vegetais costeiros restaurados quando comparados com os naturais (RENZI; HE; SILLIMAN, 2019).

Finalmente, a importância do estudo de interações facilitadoras nos ecossistemas de manguezal não só recairia no seu uso para aprimorar projetos de restauração ou reabilitação dos mesmos, mas também poderia ajudar a explicar processos que ainda não estão totalmente resolvidos nestes ecossistemas, por exemplo, a alta produtividade dos ecossistemas de manguezais quando ainda não se tem um entendimento completo de como essa produtividade é alcançada nestes ecossistemas (HUXHAM et al., 2019). A facilitação adota assim uma importância particular na atualidade, quando a restauração destes ecossistemas toma maior valor no seu papel para combater os efeitos das mudanças climáticas, que em grande parte são potenciados pela poluição, desmatamentos, entre outros impactos sucedidos nestes ecossistemas de manguezal.

## 2 OBJETIVOS

*Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum*, herbáceas pioneiras citadas como facilitadoras no recrutamento, estabelecimento, crescimento e sobrevivência de propágulos, plântulas e juvenis de várias espécies de mangue, estão presentes em uma área degradada no manguezal em recuperação na APA do estuário do rio Pacoti onde junto com as mencionadas espécies o mangue preto *Avicennia germinans* predomina. Partindo da aplicação das interações positivas entre espécies ou teoria da facilitação anteriormente exposta são estabelecidas as seguintes hipóteses: Primeiramente, para confirmar que exista um efeito de facilitação direto ou indireto por parte de ambas as espécies de herbáceas pioneiras sobre o mangue preto, se esperariam maiores valores das densidades e crescimento do mangue em presença das herbáceas facilitadoras, aumento de valores que não ocorreria na ausência delas.

Tem-se demonstrado igualmente que a facilitação em ecossistemas de manguezal por plantas pioneiras vêm dado principalmente de duas formas, uma quando a complexidade física das herbáceas serve para o recrutamento, retenção e suporte físico dos propágulos e estabelecimento de plântulas; e outra pela influencia das facilitadoras sobre a composição do sedimento de maneira que melhoram as condições para o estabelecimento e sobrevivência de propágulos e plântulas de mangue. No entanto a facilitação também pode estar condicionada a ocorrer dependendo do nível de estresse ambiental na área estudada e do grau de tolerância que tenham as espécies em esse ambiente.

Nesse sentido, no caso de ser comprovado um efeito de facilitação, podem ser estabelecidas hipóteses focadas em conhecer a forma e as condições nas que a facilitação ocorre no local. Por exemplo, se comprovaria que um possível aumento das densidades não só ocorreria pela estrutura física complexa que oferece a pioneira ao mangue, mas também poderia vir dada pela capacidade da facilitadora de mudar das condições do sedimento, isso seria provado se fossem encontradas diferenças significativas dos valores de salinidade e temperatura na presença das espécies facilitadoras quando comparados com valores sem a presença das mesmas ao longo do estudo.

Por outro lado, a particularidade climática da região por o período chuvoso estar concentrado em poucos meses do ano e se diferenciar claramente do período seco normalmente mais extenso, faz com que possam ser tomados como representações de estresse ambiental.

No caso das chuvas concentradas, elas causam uma maior dispersão dos propágulos de mangue fora do estuário, onde já as oportunidades de colonização e sobrevivência diminuem

em grande medida; ao tempo que a chuva gera um maior transporte de nutrientes, sal, matéria orgânica e diminui a temperatura do sedimento. No entanto, durante o período seco, a ausência quase total das chuvas traz um ambiente completamente extremo ao anterior, apresentando maior retenção de propágulos por falta de dispersão pela água de chuva, porém enfrentando condições de elevadíssimos valores de salinidade e temperatura, potenciando assim o impacto prévio do local onde as condições de hiper-salinidade já têm sido abonadas pelo estabelecimento e abandono de uma indústria de sal. Isto faz com que o estabelecimento e sobrevivência dos propágulos e plântulas de mangue estejam comprometidos ainda mais durante esta estação, razão pela qual o período seco poderia ser tomado em conta como o nível de estresse ambiental que impacta sobre a condição física do mangue (crescimento), enquanto a chuva poderia dispersar os propágulos longe do estuário e impactar sobre a dinâmica populacional do mangue (densidades).

Nessa mesma ideia, se a facilitação fosse condicionada pelo nível de estresse ambiental, no caso o período seco sobre o crescimento do mangue, seriam observadas respostas de facilitação sobre o crescimento do mangue que estariam condicionadas à estação seca como resultado da ação das herbáceas como mitigadoras das condições de estresse ambiental como altas temperaturas e salinidade; respostas positivas que não seriam observadas na ausência das herbáceas pioneiras onde não ocorreria facilitação. Igualmente se a ocorrência da facilitação sobre as densidades de mangue estivesse condicionada pela estação de chuva na presença de herbáceas pioneiras, se esperaria encontrar uma resposta positiva nelas que não seria observada na sua ausência.

De existir essa condicionalidade, se esperaria que fosse revelada com a detecção de uma interação entre o efeito de facilitação e as estações de chuva e seca, sobre valores de densidade e crescimento de *A. germinans*. Assim como seria igualmente interessante observar se essa condicionalidade ocorre de igual maneira nas duas espécies de herbáceas pioneiras.

Finalmente, precisa-se conhecer como a relação de denso-dependência sobre o crescimento do mangue preto pode mudar de interações positivas a negativas, ou vice-versa, por espécie de herbácea facilitadora quando comparada cada uma à ausência delas, e como essas mudanças seriam condicionadas por fatores de estresse ambiental (período seco e de chuva). Seria provado que existe um efeito de denso-dependência positiva, isto como aspecto importante no postulado pela teoria da facilitação, se resultasse uma relação positiva de maior crescimento de *A. germinans* quando maiores as densidades da mesma, neste ponto seria avaliado como essa relação muda em cada espécie de herbácea pioneira e em cada estação climática no local.

A partir das hipóteses anteriormente descritas, os objetivos do trabalho foram estabelecidos a continuação.

## 2.1 Objetivo geral

Estudar a influência das pioneiras facilitadoras *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* sobre o estabelecimento e crescimento de plântulas de *Avicennia germinans* em uma área de manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, CE.

## 2.1 Objetivos específicos

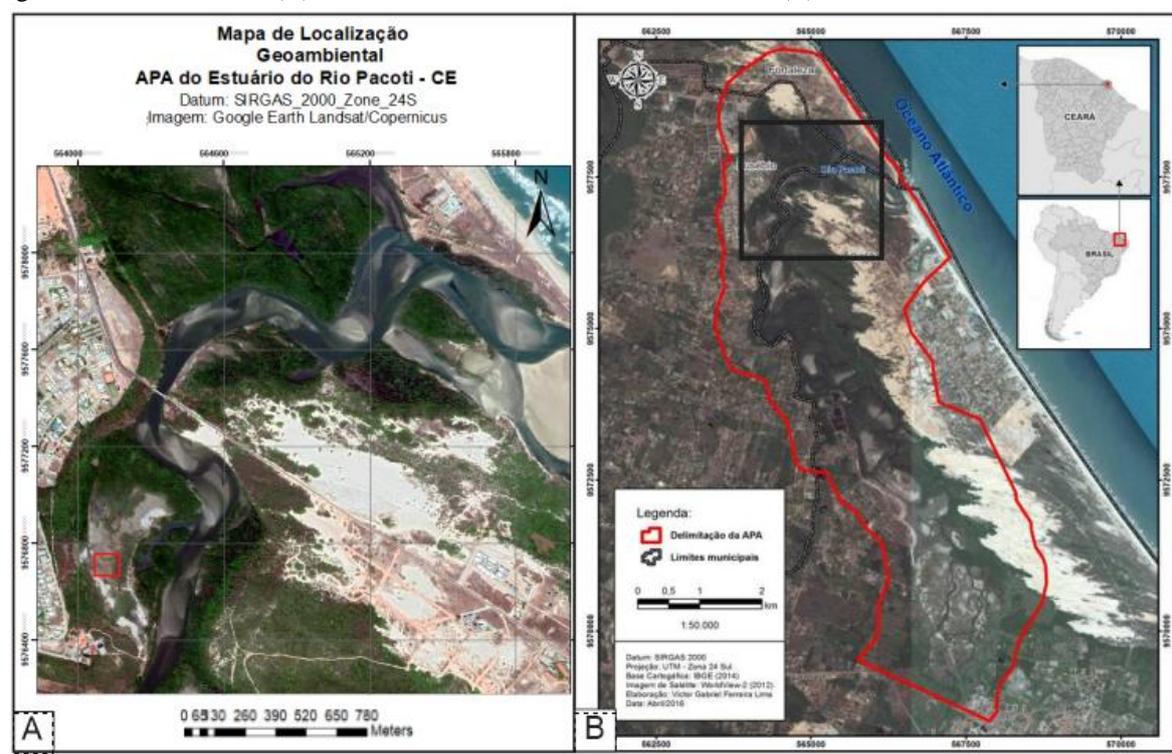
- 1- Avaliar a influência das pioneiras facilitadoras *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* sobre as densidades de *Avicennia germinans* em uma área de manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, CE.
- 2- Avaliar a influência das pioneiras facilitadoras *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* sobre as taxas de crescimento de *Avicennia germinans* em uma área de manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, CE.
- 3- Avaliar a influência das pioneiras facilitadoras *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* sobre a salinidade, temperatura, conteúdo de matéria orgânica, umidade e granulometria do sedimento associado a elas, em uma área de manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, CE.
- 4- Analisar a relação de denso-dependência sobre as taxas de crescimento de *Avicennia germinans*, associada às pioneiras facilitadoras *Batis maritima* e *Sesuvium portulacastrum* em uma área de manguezal em recuperação na APA do Estuário do Rio Pacoti, CE.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

O local de estudo compreende uma área de manguezal situada na Área de Proteção Ambiental (APA) do Estuário do Rio Pacoti, Município Eusébio, estado Ceará, no Nordeste do Brasil ( $3^{\circ} 43' 02''$  S /  $38^{\circ} 32' 35''$  W) (Figura 1). Na área apresentam-se cinco espécies de mangue: *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *A. schaueriana*, *Laguncularia racemosa* e *Conocarpus erectus* (GORAYEB; SILVA; MEIRELES, 2005).

Figura 1. Local de estudo (A) inserido na APA do Estuário do Rio Pacoti (B).

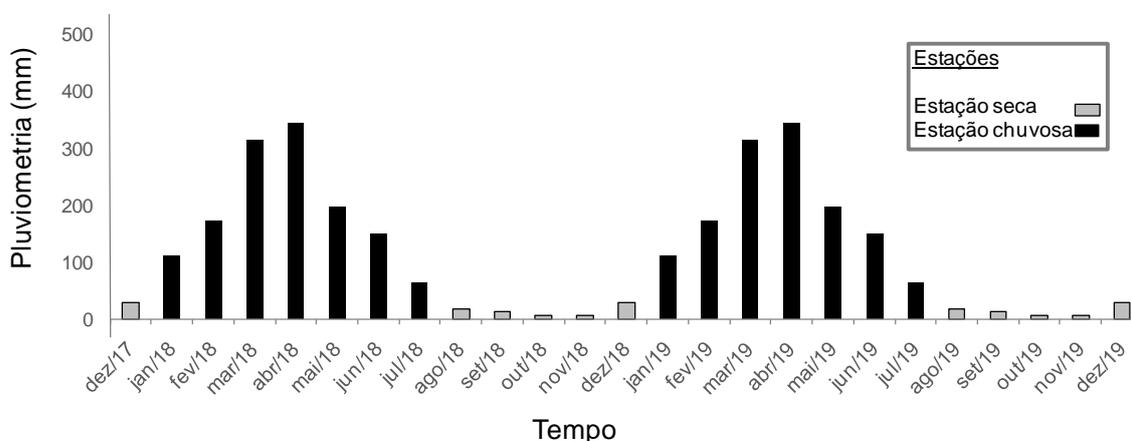


Fonte: A) Autor, B) BARBOSA *et al.* (2016).

As planícies flúvio-marinhas do rio Pacoti são áreas de inundação, possuem relevo plano e uma dinâmica condicionada ao regime pluviométrico e a oscilação das marés, sendo estas semidiurnas com uma amplitude média de 1,9 m na foz do estuário, com um mínimo de 0,9 m e máximo de 3,1 m, tendo um clima tropical com uma temperatura média de  $27^{\circ}\text{C}$  com máximas de  $34^{\circ}\text{C}$  e mínimas de  $22,5^{\circ}\text{C}$  (FREIRE, 1989; GORAYEB; SILVA; MEIRELES, 2005).

O índice de aridez do município é classificado como úmido sub-úmido (FUNCEME, 2020). O regime de chuvas do estado é controlado principalmente pela migração da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT) e pode ter início no mês de dezembro, com as chuvas de pré-estação, e estender-se até os meses de junho ou julho, conforme a atuação das condições oceânicas e atmosféricas (Figura 2). O maior registro de chuvas ocorre geralmente ao longo da quadra chuvosa, que se inicia em fevereiro e prolonga-se até o mês de maio (FUNCEME, 2020) ou durante os trimestres fevereiro/março/abril ou março/abril/maio (MMA, 2006). Altas e constantes temperaturas aumentam a evaporação durante este período o que aporta maior umidade à zona. Esta particularidade climática tem condicionado a quantidade e tipo de vegetação na região, tendendo o período seco a ser a estação mais crítica por trazer condições menos favoráveis para a sobrevivência de espécies sem adaptações, sendo os fatores climáticos nesta região mais marcantes que outros fatores ecológicos, na definição da cobertura vegetal. (LUCENA, s/d).

Figura 2. Dados de pluviometria mensal no Município Eusébio desde dezembro de 2017 até julho de 2019.



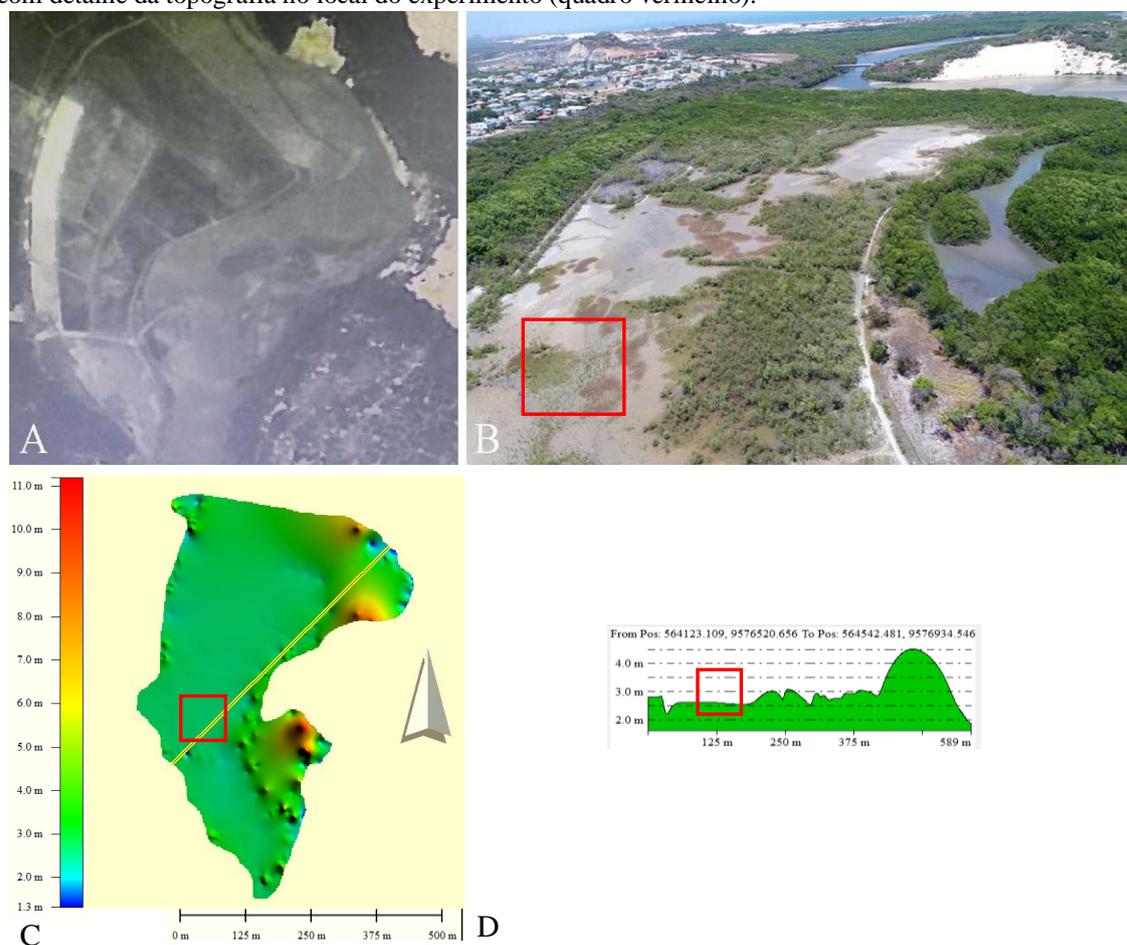
Fonte: FUNCEME (2020). <http://www.funceme.br/app/calendario/produto/municipios/maxima/mensal>

Por outra parte, vários impactos pretéritos e atuais têm sido observados no estuário do Rio Pacoti, tais como desmatamento do manguezal e instalação de empreendimentos imobiliários e industriais de mediano e grande porte (GORAYEB; SILVA; MEIRELES, 2005).

A área escolhida é contígua ao manguezal preservado do Rio Pacoti, mas onde anteriormente existia uma salina que entrou em operação no fim dos anos 1950 (Figura 3A) e que foi desativada no início da década de 1980, estando desde então sem nenhum

tipo de manejo, há cerca de 40 anos. Na área ainda é possível observar o restante da infra-estrutura da salina como paredes dos tanques de evaporação, o que impede a entrada de água do rio (Figura 3 C e D). Imagens atuais mostram que houve apenas um leve aumento natural da área de mangue nos últimos anos, revelando que a área não tem sido capaz de se recuperar de maneira natural (Figura 3B).

Figura 3. Área de estudo no manguezal do Rio Pacoti. A – Fotografia do fim dos anos 1950 evidenciando a salina que operou na área entre o fim dos anos 1950 e início dos anos 1980. B – Fotografia aérea de drone atual, com áreas parciais de recuperação natural com detalhe do local do experimento (quadro vermelho). C – Levantamento topográfico da área de estudo com detalhe do local do experimento (quadro vermelho) e linha de perfil topográfico (linha amarela). D – Perfil topográfico ao longo da área de estudo com detalhe da topografia no local do experimento (quadro vermelho).



Fonte: CPRM- Serviço Geológico do Brasil (A). Fotografia aérea de drone proporcionada pelo Prof. Marcus Vinicius (B). Autor (C e D).

Na área de estudo, próximo ao local do experimento, igualmente foi desenvolvido um projeto de recuperação hidrológica e plantio iniciado em 2014, onde foram abertos quatro canais de 1 m de largura por 30 cm de profundidade, para a recuperação hidrológica da área no ano de 2016, restabelecendo a conectividade desta porção do mangue com o estuário adjacente (Figura 4A-E). A escolha das áreas

restauradas nessa oportunidade seguiu a proposta de Lewis III (2009), onde locais com áreas abertas de mangue foram identificados com base em fotografias aéreas e imagens de satélite, com verificação da informação *in loco*, detectou-se áreas em estresse, com espécies mortas e mostrando sucessão secundária. Após a abertura dos canais, igualmente foi observada a presença de herbáceas facilitadoras na área, pertencentes às espécies *Batis maritima*, *Sesuvium portulacastrum* e *Sporobolus virginicus*.

Figura 4. Canais abertos para a recuperação hidrológica da área em restauração. A – Porção da área de estudo no manguezal do Rio Pacoti durante maré baixa de sizígia. B e C – Canais abertos para conexão com área de inundação. D e E – Canais abertos para conexão com o rio.



Fonte: (A). Fotografia aérea de drone proporcionada pelo Prof. Marcus Vinicius. B-E. Fotografias proporcionadas por Alexander Ferreira Román.

## 3.2 Métodos de amostragem

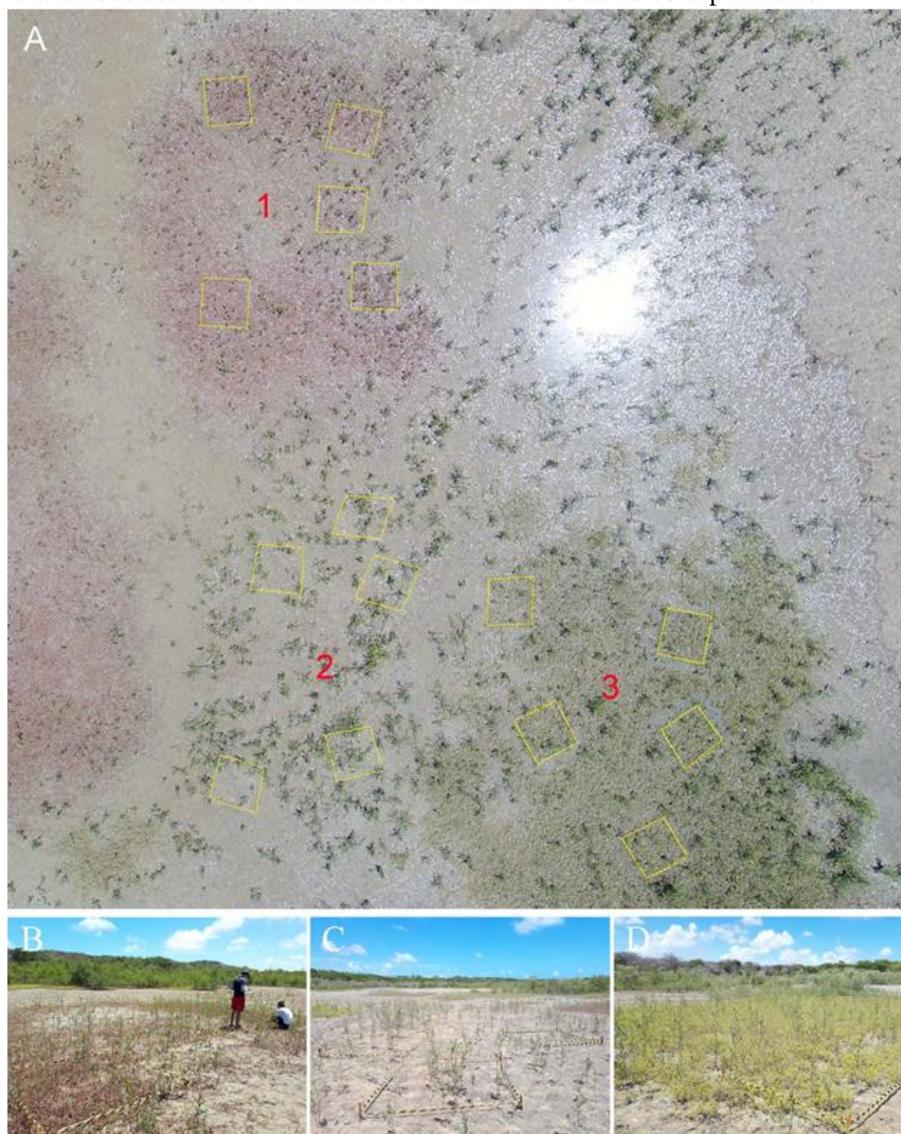
### 3.2.1. Coleta de dados biológicos

Dentro da área selecionada para restauração mencionada na seção anterior, em dezembro de 2017, foram selecionadas duas manchas de vegetação pioneira contíguas uma da outra, uma de *S. portulacastrum* e outra de *B. maritima* de aproximadamente 300 m<sup>2</sup> (15 m x 20 m), onde foram observadas plântulas de mangue em desenvolvimento e nas quais foram estabelecidos aleatoriamente 5 (cinco) parcelas de 4 m<sup>2</sup> (2 m x 2 m) em cada uma das manchas e em uma área adjacente às duas manchas sem a presença das pioneiras a qual foi designada como área controle, totalizando 15 unidades amostrais (Figura 5 A-D). A determinação das parcelas ocorreu usando uma fotografia aérea para a divisão da área em subáreas que foram numeradas para seu posterior sorteio. Cabe mencionar que a proximidade entre as manchas de facilitadoras e

a área controle permitiu que tivessem as mesmas condições de inundação, topografia e proximidade ao manguezal original (Figuras 3 e 5).

Para determinar a densidade foram contabilizados em cada parcela indivíduos de *A. germinans* de altura superior a 15 cm (estágio de plântulas entre 10-20 cm, PICKENS; SLOEY; HESTER, 2019), mensalmente de dezembro/2017 até novembro/2019. Para a medição do crescimento todas as plantas de cada parcela foram etiquetadas com lacres de plástico seriados em cada tratamento e foram medidas mensalmente desde fevereiro de 2018 (Figura 5 A-C). A altura foi medida com fita métrica, do solo até a gema apical.

Figura 5. Manguezal do Rio Pacoti-CE. A – Região com os quadrados amostrais (em amarelo) com as manchas de *S. portulacastrum* (1), Controle (2) e *B. maritima* (3). B – Parcelas estabelecidas na mancha de *S. portulacastrum*. C – Parcelas estabelecidas na área sem presença das espécies facilitadoras (Controle). D – Parcelas estabelecidas na mancha de *B. maritima* no início do experimento.

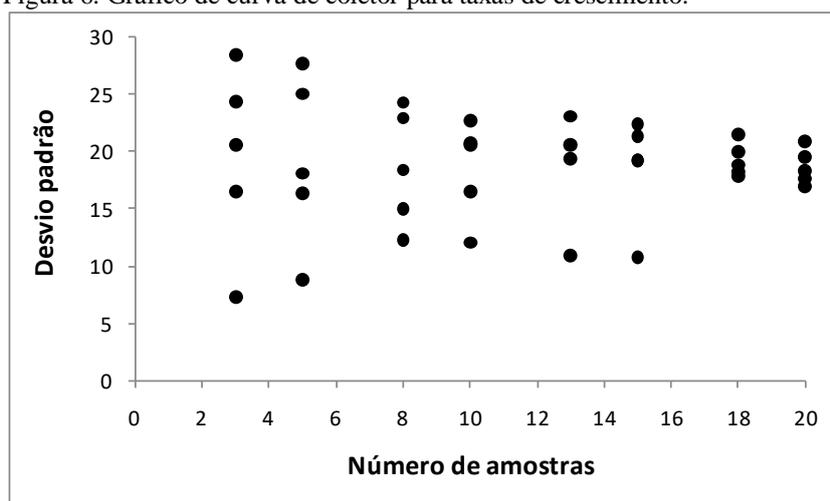


Fonte: Autor

A taxa de crescimento foi calculada subtraindo a altura final ( $H_f$ ) da altura inicial ( $H_i$ ) de cada indivíduo etiquetado, a diferença de altura foi dividida pelo número de dias transcorrido entre uma amostragem e outra ( $d$ ) e multiplicado por 30 para obter um valor de crescimento da altura em centímetros mensal (TEUTLI-HERNÁNDEZ *et al.*, 2017). A alta variação por erro de coleta nos dados de diâmetro de caule impediu o uso destes valores nas análises posteriores.

A partir de Abril 2018 o número de amostras ou  $n$  amostral foi ajustado mediante método da curva do coletor para o monitoramento do crescimento individual de plantas de *Avicennia germinans* (Gráfico do coletor), assim como foi ajustada a frequência de amostragens e estandardizada com a coleta de dados de densidade a cada dois meses vista a não diferencia mensal, mas sazonal das variáveis nesse momento.

Figura 6. Gráfico de curva de coletor para taxas de crescimento.



Fonte: Autor

### 3.2.2 Coleta de parâmetros ambientais

#### 3.2.2.1 Salinidade e temperatura

A medição de dados de variáveis ambientais incluiu a medição de temperatura superficial do substrato mediante termômetro e a salinidade foi medida com refratômetro. Estas medições foram feitas em cada parcela em um mesmo tempo em cada amostragem. Dados de pluviometria média, máxima e desvio padrão da pluviometria foram tomados do site FUNCEME (2020) para ser tomados em conta nas análises estatísticas.

### 3.2.2.2 Análises sedimentológicas

Nas três manchas selecionadas (mancha de *B. maritima*, *S. portulacastrum* e Controle) foram realizadas análises sedimentológicas. Essas análises baseiam-se na determinação do percentual de umidade, teor de matéria orgânica e análise granulométrica.

O percentual de umidade foi realizado com amostras frescas recém razidas do campo para o laboratório, onde foram pesadas e levadas a secagem na estufa por aproximadamente 48 horas. O teor de umidade de cada amostra foi determinado utilizando-se a seguinte expressão (ABNT, 1986):

$$h = (M1 - M2 / M2 - M3) \times 100 \quad (1)$$

Onde:

**h** = teor de umidade do solo em porcentagem

**M1** = massa em gramos do solo úmido somada à massa do recipiente

**M2** = massa em gramos do solo seco somada à massa do recipiente

**M3** = massa do recipiente em gramos

O teor de matéria orgânica foi determinado a partir de uma adaptação do método de Dean (1974), onde frações de 2 g de cada amostra foram submetidas à queima em forno tipo mufla a 450°C. Após duas horas, as amostras foram postas em dissecador para resfriamento completo livre de umidade e novamente pesadas. O cálculo do teor de matéria orgânica foi determinado através da fórmula:

$$MO = Pi - Pf \quad (2)$$

Onde:

**MO** = matéria orgânica

**Pi** = Peso inicial (antes da queima)

$P_f$  = Peso final (depois da queima)

Para análise granulométrica, as amostras foram desidratadas em estufa a 60°C por 72h, as quais, após a secagem, foram quarteadas e pesadas em balança analítica com separação de 100 g de sedimento. A fração lamosa foi separada por meio de peneiramento úmido em malha de 0,062 mm (4 phi). As partículas maiores que 0,062 mm foram submetidas ao peneiramento seco em uma bateria de 13 peneiras, com malhas variando de 0,062 a 4 mm, passando por um agitador mecânico por 15 minutos (WENTWORTH, 1922). Todas as frações obtidas foram pesadas e analisadas no programa ANASED 5.0 (LIMA *et al.*, 2001), seguindo a classificação granulométrica de FOLK; WARD (1957).

### 3.3 Desenho experimental

Para explicar as diferenças dos padrões de densidade e taxas de crescimento de *A. germinans* foi tomado em conta para a variação temporal o fator Ano, com dois níveis de variação correspondentes aos anos 2018 e 2019, o fator Estação com dois níveis de variação correspondentes a estações seca e chuvosa, cuja definição foi baseada nos dados pluviométricos aportados pela FUNCEME para o Município de Eusébio ao qual pertence o local de estudo; e o fator Mês incluindo níveis de variação correspondentes aos meses que constituem cada estação (desde janeiro até julho para o período chuvoso e desde agosto até dezembro para período seco; Figura 2).

Para avaliar a variação associada à facilitação foi incluído o fator Tratamento com três níveis de variação correspondentes a substrato com presença de *S. portulacastrum*, substrato com presença de *B. maritima* e sem presença de plantas pioneiras ou facilitadoras como Controle. Cada tratamento teve cinco réplicas (parcelas de 4 m<sup>2</sup>). Como variáveis resposta foram consideradas as densidades e as taxas de crescimento de *Avicennia germinans* (Tabela 1).

Tabela 1. Esquema do desenho experimental

Variação temporal			Variação à facilitação		Variáveis resposta	
Ano	Estação	Mês	Tratamento	Réplicas	Densidade (ind./m <sup>2</sup> )	Taxas de crescimento (cm/mês)
2018	Chuvoso	Jan-Jul	<i>B. maritima</i> <i>S. portulacastrum</i> Controle	1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5	X	Y
	Seco	Ago-Dez	<i>B. maritima</i> <i>S. portulacastrum</i> Controle	1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5	X	Y
2019	Chuvoso	Jan-Jul	<i>B. maritima</i> <i>S. portulacastrum</i> Controle	1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5	X	Y
	Seco	Ago-Dez	<i>B. maritima</i> <i>S. portulacastrum</i> Controle	1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5 1, 2, 3, 4, 5	X	Y

Fonte: Autor

### 3.4 Análises estatísticas

#### 3.4.1 Avaliando a facilitação sobre densidades e taxas de crescimento de *A. germinans*

Para comprovar que existe um efeito por parte das espécies pioneiras sobre a densidade e a taxa de crescimento de *Avicennia germinans*, se testou a não diferença tanto de densidades quanto de taxas de crescimento entre os fatores mencionados no desenho experimental. Para comprovar se existe efeito de facilitação por parte das espécies *B. maritima* e *S. portulacastrum*, se esperaria uma maior densidade e maiores taxas de crescimento de *A. germinans* associadas às espécies facilitadoras estabelecidas na análise como fator Tratamento.

Cada uma das variáveis resposta foi avaliada de forma independente por meio de um PERMANOVA uni-variado, usando uma matriz de similaridade de distâncias Euclidianas com 999 permutações mediante pacote PRIMER-E & PERMANOVA v6 (ANDERSON; GORLEY; CLARKE, 2008). Foi tomada em conta a variação temporal do local de estudo incluindo a análise os fatores Ano, Estação e Mês. Os níveis do fator Mês foram aninhados ao fator Estação segundo sua correspondência. Os níveis do fator Estação (Estação seca e chuvosa) foram igualmente aninhados ao fator Ano que incluiu dois níveis (2018 e 2019). O fator Tratamento foi estabelecido como um fator fixo com três níveis (substrato com *B. maritima*, com *S. portulacastrum* e substrato Controle). Foi usado um nível de significância de 0,05 para a toma de decisão sobre a prova de hipótese. No caso da análise das taxas de crescimento foram incluídas co-variáveis de

salinidade e temperatura devido à disponibilidade de dados para isto. Posteriormente foram aplicados testes de comparações múltiplas para detectar diferenças entre níveis de cada fator ou interações de fatores que resultasse com diferenças significativas, para cada variável avaliada.

### ***3.4.2 Avaliação do efeito de denso-dependência sobre taxas de crescimento associado à facilitação***

Para testar um dos principais postulados da teoria da facilitação sobre um efeito de denso-dependência positiva exercido pelas facilitadoras (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; GEDAN; SILLIMAN, 2009), foi avaliada a relação densidade sobre taxas de crescimento de *A. germinans* em cada tratamento. Se existir uma influência de denso-dependência positiva associada às plantas facilitadoras, linhas de tendência positivas deveriam ser observadas nos modelos que melhor expliquem cada serie de dados.

#### ***3.4.2.1. Verificação de assunções estatísticas***

Foram criadas três matrizes de dados correspondentes a cada tratamento. Neste sentido a construção e seleção do melhor modelo foi feita de maneira independente para dados provenientes dos tratamentos *B. maritima*, *S. portulacastrum* e Controle.

Cada serie de dados foi avaliada tanto graficamente quanto estatisticamente para conhecer a normalidade (teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov,  $n < 50$ ), homocedasticidade (teste de Barlett e gráficos de residuais) e linearidade (teste F de linearidade da regressão). Visto que as características dos dados não cumpriram com pré-supostos estabelecidos para a denso-dependência pudesse ser modelada por meio de uma regressão linear, optou-se por aplicar Modelos Lineares Generalizados (GLM) e Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) (FARAWAY, 2006).

#### ***3.4.2.2. Construção do modelo***

Para avaliar a relação entre densidades e taxas de crescimento em cada tratamento, foi definida como variável dependente as taxas de crescimento (y) e como variável independente as densidades (x). Uma vez que os dados da variável taxa de crescimento resultaram não normais e é uma variável de tipo contínua, os possíveis ajustes de modelos de regressão GLM poderiam se modelar segundo a família Gamma

ou Gaussiana. Para o estudo foi selecionada a família gaussiana para modelar estes dados por mostrar um melhor ajuste da variável resposta (taxa de crescimento  $Y$ ) quando transformados a logaritmo base 10. O GLM do tipo Gaussiano segue a seguinte equação (FARAWAY, 2006):

$$f(y|\theta, \phi) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left[-\frac{(y-\mu)^2}{2\sigma^2}\right] \quad (3)$$

Onde  $\theta$  é chamado de parâmetro canônico e representa a locação ou  $\mu$ , enquanto  $\phi$  é chamado parâmetro de dispersão e representa a escala ou  $\sigma^2$ .

A construção dos modelos deu início a partir do modelo mais simples (Modelo 0), mostrado a continuação por médio do pacote `glmML` e função `glm`:

```
> Modelo_0 <- glm(log(taxas) ~ densidades, family = gaussian, data= data).
```

Foi testada a bondade do ajuste dos dados para cada modelo mediante função `pchisq`, cujo valor resultante menor a 0,05 indicava a evidência de não explicação do modelo. Desta maneira, a construção dos modelos aumentou sua complexidade ao inserir outros fatores tomados em conta no desenho experimental, considerando estações do ano e meses amostrados. Assim como seguiu a construção de modelos GLMM com o pacote `lme4` e função `lmer` inserindo variáveis explicativas ou parâmetros ambientais (salinidade, temperatura e pluviometria média). Similar aos modelos GLM, foi testada a bondade do ajuste dos dados ao modelo mediante função `REMLcrit` para cada modelo GLMM, cujo menor valor entre os modelos GLMM avaliados indica melhor explicação dos dados.

#### 3.4.2.3. Seleção do modelo

A seleção do modelo GLM ou GLMM que melhor se ajustasse aos dados foi feita mediante comparações do Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) de cada modelo:

$$AICc = AIC + \frac{2k^2 + 2k}{n - k - 1} \quad (4);$$

$$AIC = 2k - 2\ln(L) \quad (5);$$

sendo  $n$  o tamanho a amostra,  $k$  o número de parâmetros estimados no modelo e  $L$  o valor máximo da função de verossimilhança para o modelo.

Isto foi feito por meio do pacote *bbmle* com a função *AICctab* no Software Rstudio. Foram igualmente calculados coeficientes de determinação ( $R^2$ ) para a relação densidade e taxas de crescimento para cada tratamento, calculando o valor quadrático de cada coeficiente de correlação  $R$  de Spearman.

### 3.4.3 *Parâmetros ambientais*

Os dados de temperatura, salinidade e matéria orgânica foram comparados para detectar diferenças significativas entre tratamentos mediante teste t-Student de uma amostra assumindo variâncias iguais (ZAR, 1974). Igualmente foram feitas correlações múltiplas entre as variáveis de densidade e taxa de crescimento de *A. germinans* com a salinidade, temperatura por meio do software Rstudio.

As análises dos dados de granulometria ocorreram no software ANASED, desenvolvido pelo LGMA do Departamento de Geologia da UFC (LIMA *et al.*, 2001), seguindo a classificação de LARSONNEUR (1977).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Facilitação sobre densidades de *A. germinans*

Foram contabilizadas 12.021 plantas de *A. germinans*, sendo 5837 plantas no substrato com presença de *S. portulacastrum*, 4011 no substrato com presença de *B. maritima* e 2173 na área controle, desde dezembro de 2017 até novembro de 2019. As maiores densidades sempre foram encontradas no substrato com presença de *S. portulacastrum* (média  $\pm$  desvio padrão:  $14,89 \pm 7,41$  ind/m<sup>2</sup>), seguido pelo substrato com presença de *B. maritima* ( $10,56 \pm 6,12$  ind/m<sup>2</sup>), com as menores densidades encontradas na área de controle ( $5,43 \pm 3,17$  ind/m<sup>2</sup>).

Tabela 2. PERMANOVA de densidades de *A. germinans*.

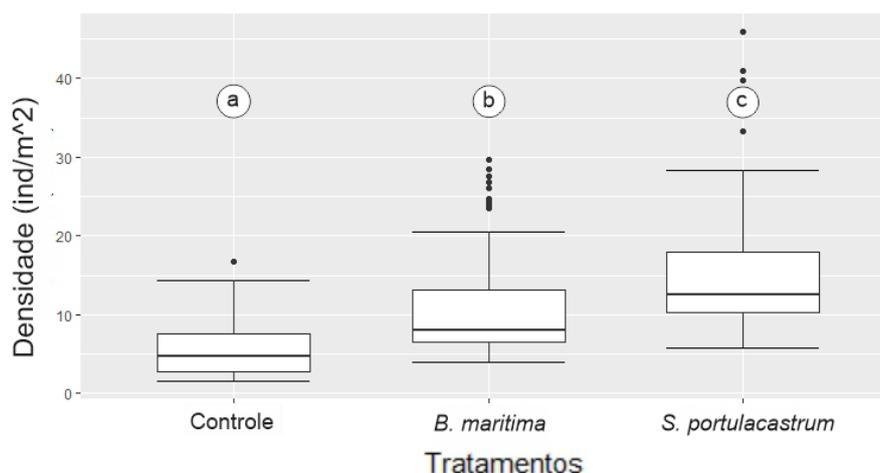
Fonte de variação	gl	SQ	QM	Pseudo-F	P(perm)
Ano –Ano	2	4374,1	2187,1	2,646	0,149
<b>Tratamento –Tr</b>	<b>2</b>	<b>1745,5</b>	<b>872,77</b>	<b>18,327</b>	<b>0,005</b> **
<b>Estação (Ano) –Es</b>	<b>2</b>	<b>2774,3</b>	<b>1387,2</b>	<b>50,444</b>	<b>0,001</b> **
Ano x Tr	4	610,56	152,64	2,2163	0,128
<b>Mês(Es(Ano)) –Me</b>	<b>15</b>	<b>408,71</b>	<b>27,24</b>	<b>2,2332</b>	<b>0,008</b> **
<b>Es(Ano) x Tr</b>	<b>4</b>	<b>439,69</b>	<b>109,92</b>	<b>10,468</b>	<b>0,001</b> **
Me(Es(Ano)) x Tr	29	303,6	10,46	0,8580	0,665
Residual	234	2855	12,20		
Total	292	14389			

Cod. Significância 0 ‘\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Fonte: Autor.

O teste da PERMANOVA mostrou que existe diferença significativa entre os tratamentos testados para as densidades de *A. germinans* com o teste *a posteriori* revelando que os tratamentos *B. maritima* e Controle não apresentaram diferenças entre si, e cada um destes foi significativamente diferente de *S. portulacastrum* (Tabela 2, Figura 7). Isto indica que espécies facilitadoras (Tr) influenciam de maneira diferente o estabelecimento de *A. germinans* jovens no local.

Figura 7. Densidades de *A. germinans* entre Tratamentos. Letras indicam grupos por comparações múltiplas.



Fonte: Autor

Com relação aos anos amostrados, não foram detectadas diferenças significativas nas densidades de *A. germinans* nos três tratamentos. Porém foi detectado um padrão de variação entre as estações seca e chuvosa dentro de cada tratamento (Tabela 2).

Tabela 3. PERMANOVA de comparações múltiplas sobre densidades de *A. germinans* entre estações seca e chuvosa para tratamentos (Est(Ano) x Tr,  $p < 0,05$ ).

	Grupos	t	P(perm)	
2018	Controle	<b>6,1738</b>	<b>0,001</b>	**
	<i>B. maritima</i>	<b>2,3658</b>	<b>0,048</b>	*
	<i>S. portulacastrum</i>	<b>5,2482</b>	<b>0,007</b>	**
2019	Controle	<b>4,9433</b>	<b>0,05</b>	*
	<i>B. maritima</i>	<b>6,3544</b>	<b>0,049</b>	*
	<i>S. portulacastrum</i>	<b>4,128</b>	<b>0,001</b>	**
Cod. Significância		0 '***' 0.001 '***' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1		

Fonte: Autor.

As densidades de *A. germinans* tenderam a ser maiores durante a estação seca com relação à estação chuvosa tanto para *S. portulacastrum* ( $17,56 \pm 9,26$  ind/m<sup>2</sup> e  $13,05 \pm 5,03$  ind/m<sup>2</sup>, respectivamente) quanto para *B. maritima* ( $12,80 \pm 7,74$  ind/m<sup>2</sup> e  $8,92 \pm 3,86$  ind/m<sup>2</sup>, respectivamente), e a área controle ( $6,43 \pm 3,57$  ind/m<sup>2</sup> e  $4,77 \pm 2,67$  ind/m<sup>2</sup>, respectivamente), sendo estas diferenças estatisticamente diferentes para todo o período de estudo (Tabela 3).

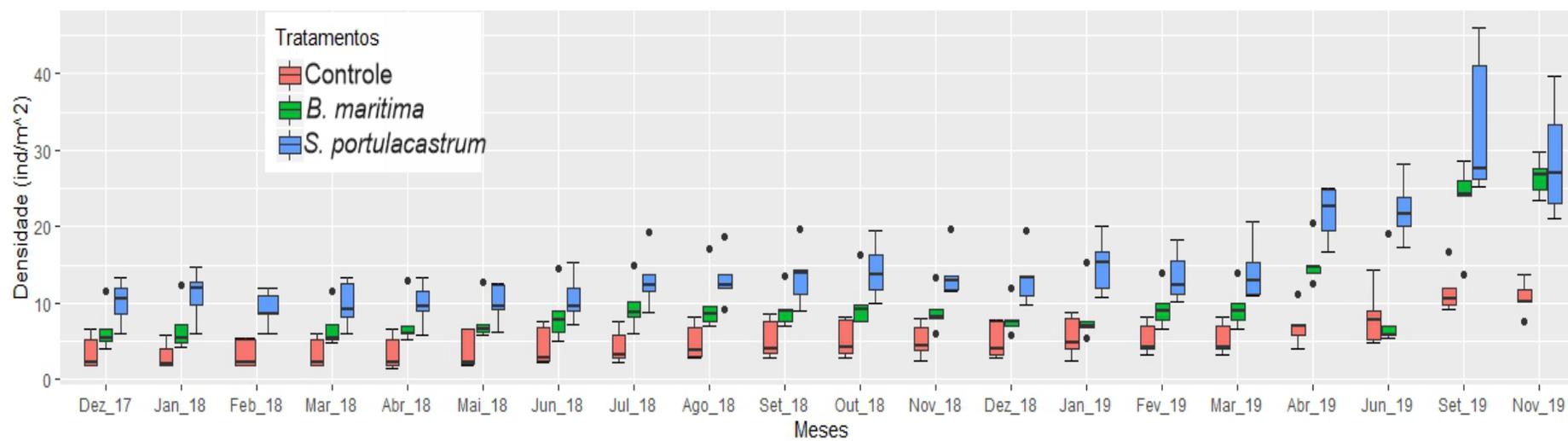
Assim, observa se que só no começo do estudo, em dezembro de 2017, as densidades em *B. maritima* não foram diferentes das encontradas na área Controle, sendo que desde a estação chuvosa 2018 até a estação chuvosa do 2019 todos os tratamentos diferiram entre si (Tabela 4).

Tabela 4. PERMANOVA de comparações múltiplas sobre densidades de *A. germinans* entre tratamentos para estações seca e chuvosa (Est(Ano) x Tr,  $p < 0,05$ ).

	Grupos	t	P(perm)			
2017 seco	Controle, <i>B. maritima</i>	1,8215	0,096			
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>4,0312</b>	<b>0,013</b>	*		
	<i>S. portulacastrum</i> , <i>B. maritima</i>	1,9317	0,101			
2018 chuva	Controle, <i>B. maritima</i>	<b>15,28</b>	<b>0,001</b>	**		
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>16,428</b>	<b>0,001</b>	**		
	<i>S. portulacastrum</i> , <i>B. maritima</i>	<b>8,4803</b>	<b>0,001</b>	**		
2018 seco	Controle, <i>B. maritima</i>	<b>11,34</b>	<b>0,011</b>	*		
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>64,987</b>	<b>0,009</b>	**		
	<i>S. portulacastrum</i> , <i>B. maritima</i>	<b>12,487</b>	<b>0,011</b>	*		
2019 chuva	Controle, <i>B. maritima</i>	<b>3,0849</b>	<b>0,036</b>	*		
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>8,1019</b>	<b>0,01</b>	*		
	<i>S. portulacastrum</i> , <i>B. maritima</i>	<b>4,2189</b>	<b>0,005</b>	**		
2019 seco	Controle, <i>B. maritima</i>	6,629	0,2669			
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	11,493	0,2665			
	<i>S. portulacastrum</i> , <i>B. maritima</i>	1,6225	0,2737			
Cod. Significância	0 '****'	0.001 '**'	0.01 '*'	0.05 '.'	0.1 ' '	1

Fonte: Autor.

Além disso, nota-se uma leve tendência de aumento das densidades de *A. germinans* nos tratamentos com *B. maritima* e *S. portulacastrum* durante a estação seca de 2018, seguida de uma leve diminuição nas densidades dos mesmos tratamentos na estação chuvosa de 2018, e continuando com um aumento importante na estação seca de 2019 nos três tratamentos, os quais não apresentaram diferenças significativas entre si para esta estação. Isto resultou em uma interação significativa entre os fatores tratamento e estação (Es (Ano)xTr,  $p < 0,05$ , Tabelas 2 e 4, Figura 8).

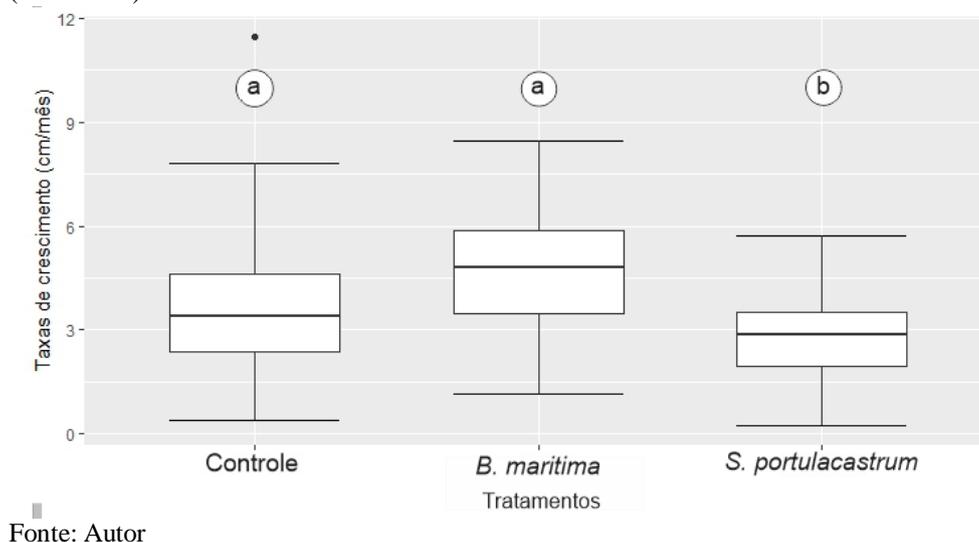
Figura 8. Boxplot da serie temporal do estudo com densidades de *A. germinans* associadas à facilitação (tratamentos).

Fonte: Autor

## 4.2 Facilitação sobre taxas de crescimento de *A. germinans*

As taxas de crescimento médias de *A. germinans* jovens foram em geral maiores no tratamento com presença de *B. maritima* (média  $\pm$  desvio padrão:  $4,66 \pm 3,91$  cm/mês), seguido da área controle ( $3,82 \pm 4,36$  cm/mês) as quais não diferiram entre si, e as menores taxas de crescimento se apresentaram no tratamento com presença de *S. portulacastrum* ( $2,30 \pm 2,70$  cm/mês), sendo estatisticamente diferente dos outros tratamentos (Tabela 5, Figura 9).

Figura 9. Boxplot de taxas de crescimento de *A. germinans* associado à facilitação (tratamento).



Além disso, as taxas de crescimento de *A. germinans* mostraram diferenças significativas entre os meses coletados. Estas tenderam a uma diminuição ao longo do tempo nos tratamentos (Tabela 5, Figura 10).

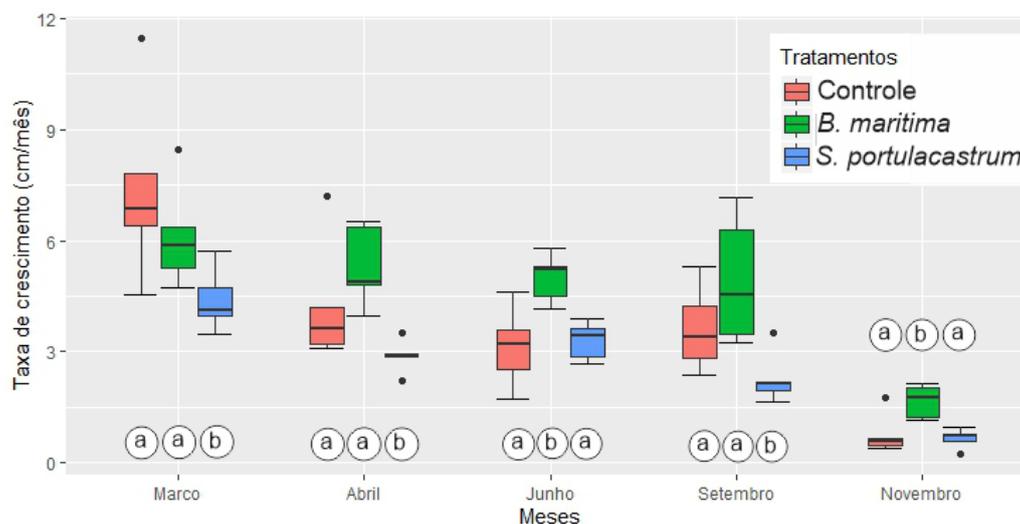
Tabela 5. PERMANOVA aplicado a taxas de crescimento de *A. germinans*.

Fonte de variação	gl	SQ	QM	Pseudo-F	P(perm)	
Temperatura –Temp.	1	53,159	53,159	2,4285	0,23	
Salinidade –Sal.	1	104,46	104,46	3,8578	0,144	
Estação–Est	1	2,8465	2,8465	0,16925	0,991	
<b>Meses –Me.</b>	<b>3</b>	<b>36,383</b>	<b>12,128</b>	<b>8,3936</b>	<b>0,002</b>	<b>**</b>
<b>Tratamento –Tr.</b>	<b>2</b>	<b>38,625</b>	<b>19,313</b>	<b>5,4068</b>	<b>0,053</b>	<b>*</b>
Est x Tr.	2	1,3267	0,6633	0,18536	0,858	
<b>Me x Tr</b>	<b>6</b>	<b>21,819</b>	<b>3,6365</b>	<b>2,5169</b>	<b>0,028</b>	<b>*</b>
Residual	58	83,802	1,4449			
Total	74	342,42				

Cod. Significância 0 ‘\*\*\*’ 0.001 ‘\*\*’ 0.01 ‘\*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Fonte: Autor.

Figura 10. Boxplot de taxas de crescimento de *A. germinans* nos meses amostrados associadas à facilitação (tratamentos).



Fonte: Autor

O teste *a posteriori* da interação entre meses e tratamentos (Me x Tr,  $p < 0,05$ , Tabela 5) mostra a não diferença de taxas de crescimento de *A. germinans* entre os tratamentos com *B. maritima* e Controle para os meses de março, abril e setembro. Enquanto estes tratamentos diferiram entre si nos meses de junho e novembro; meses nos que o tratamento com *S. portulacastrum* não foi significativamente diferente do Controle. Por outra parte, as taxas de crescimento de *A. germinans* nos tratamentos com *B. maritima* e *S. portulacastrum* sempre foram diferentes entre si durante os meses amostrados (Tabela 6). Isto sugere que tanto *B. maritima* como *S. portulacastrum* exercem um efeito diferenciado sobre o crescimento de *A. germinans* jovens no local e que este crescimento muda escalas temporais medianas.

Do mesmo modo, pode-se inferir que baixas taxas de crescimento de *A. germinans* associadas a *S. portulacastrum* possam estar relacionadas às altas densidades da mesma neste tratamento, podendo indicar um efeito de competição por recursos. Distinto ao que ocorre com *B. maritima*, que apresentou densidades intermediárias e maiores taxas de crescimento com relação aos outros tratamentos.

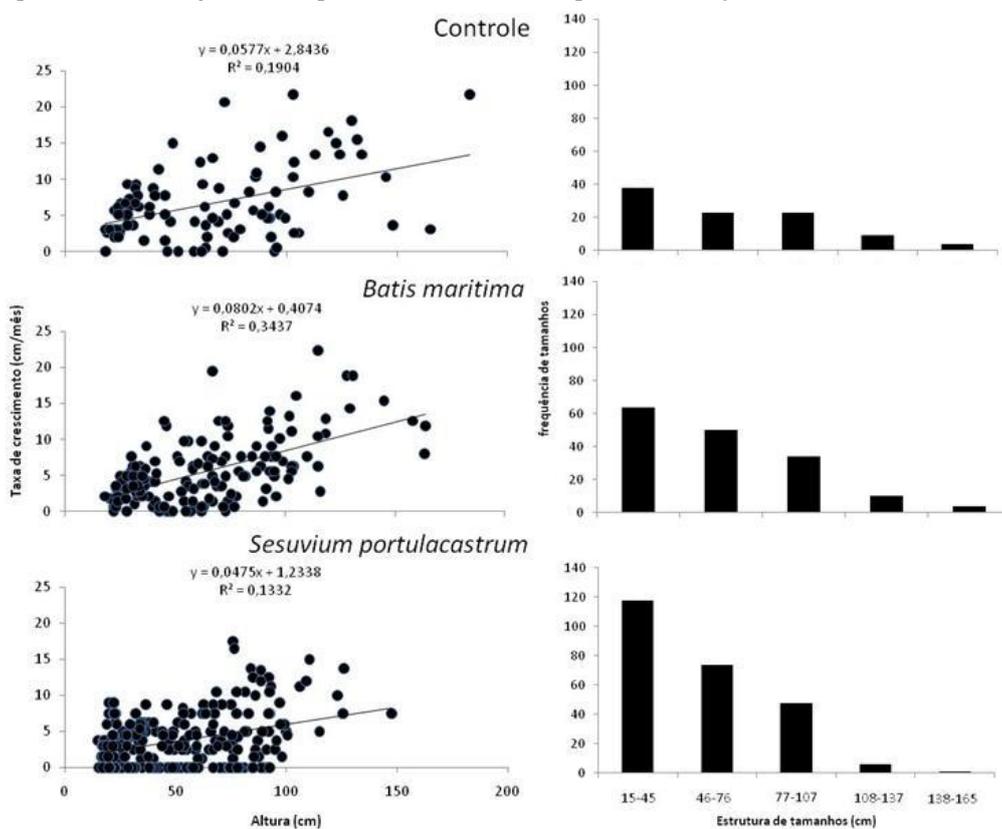
Por outro lado, cabe mencionar que taxas de crescimento de *A. germinans* mostraram uma relação direta e positiva com o tamanho das próprias plantas, apresentando crescimento mais rápido em plantas de maior altura e sendo as plantas de maior tamanho, menos frequentes (Figura 11).

Tabela 6. PERMANOVA de comparações múltiplas sobre taxas de crescimento de *A. germinans* entre tratamentos para meses amostrados (MexTr, p<0,05).

	Grupos	t	P(perm)	
Março	Controle, <i>B. maritima</i>	0,96267	0,424	
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>2,4989</b>	<b>0,026</b>	*
	<i>B. maritima</i> , <i>S. portulacastrum</i>	<b>2,3529</b>	<b>0,024</b>	*
Abril	Controle, <i>B. maritima</i>	1,1428	0,266	
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>1,7829</b>	<b>0,05</b>	*
	<i>B. maritima</i> , <i>S. portulacastrum</i>	<b>4,5347</b>	<b>0,013</b>	*
Junho	Controle, <i>B. maritima</i>	<b>3,2904</b>	<b>0,026</b>	*
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	0,32121	0,758	
	<i>B. maritima</i> , <i>S. portulacastrum</i>	<b>4,5819</b>	<b>0,008</b>	**
Setembro	Controle, <i>B. maritima</i>	1,3889	0,178	
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	<b>2,212</b>	<b>0,054</b>	*
	<i>B. maritima</i> , <i>S. portulacastrum</i>	<b>3,1562</b>	<b>0,024</b>	*
Novembro	Controle, <i>B. maritima</i>	<b>2,7196</b>	<b>0,044</b>	*
	Controle, <i>S. portulacastrum</i>	0,45208	0,791	
	<i>B. maritima</i> , <i>S. portulacastrum</i>	<b>4,2905</b>	<b>0,007</b>	**
Cod. Significância		0 '***'	0.001 '**'	0.01 '*'
			0.05 '.'	0.1 ' '
				1

Fonte: Autor.

Figura 11. Correlações entre taxas de crescimento e altura de plantas de *A. germinans* (esquerda), distribuições de frequência de tamanhos de plantas de *A. germinans* (direita).



Fonte: Autor

### **4.3 Relações de denso-dependência sobre taxas de crescimento de *A. germinans* associada à facilitação.**

Foram construídos e testados 48 modelos, correspondendo a quatro modelos do tipo GLM (função *glm*) e 12 modelos do tipo GLMM (função *lmer*) para cada tratamento. A comparação do menor Critério de Informação de Akaike Corrigido (AICc) foi feita para modelos dentro de cada tratamento (Tabela 7).

O fator estação por si só não explicou as tendências dos dados na relação entre densidades e taxas de crescimento ajustadas a log10. Assim como também não foram obtidas associações significativas a esta relação que fossem explicadas pela salinidade e temperatura das parcelas. Cabe a menção de que foram feitos testes de modelos onde foram incluídas variáveis explicativas não pegadas na coleta de dados de pluviometria, do mesmo modo não resultaram significativas para a relação de denso-dependência sobre taxas de crescimento em nenhum tratamento.

Os dados de todos os tratamentos foram melhor explicados com o modelo GLM que incluiu só o fator mês, e com o modelo que incluiu os fatores estação e mês no mesmo. Não houve diferenças significativas na comparação de estes dois modelos mencionados (*glm\_2* e *glm\_3*, Tabela 7). No entanto o modelo escolhido foi aquele que explicara melhor a tendência dos dados com o menor número de fontes de variação, sendo este o modelo *glm\_3*.

O mês de novembro resultou como o mês que melhor explicou a relação de denso-dependência sobre taxas de crescimento ajustadas em todos os tratamentos, ocorrendo com relações positivas associadas à facilitação com *S. portulacastrum* e *B. maritima* e uma relação negativa no Controle. Esta informação é importante na hora de confirmar a aplicação da denso-dependência positiva causada por um efeito de facilitação postulada na mencionada teoria.

Tabela 7. Sumario de modelos construídos e AIC resultantes para cada tratamento: *S. portulacastrum* (S), *B. maritima* (B) e Controle (C). Melhor modelo sinalado em cinza.

Modelo	Equação	AICc S	AICc B	AICc C
glm_0	<- glm(log(y) ~ x, family = gaussian, data= data)	56,5	33,0	66,1
glm_1	<- glm(log(y) ~ x + estações, family = gaussian, data= data)	46,9	34,7	62,7
glm_2	<- glm(log(y) ~ x + estações + mês, family = gaussian, data= data).	27,5	16,1	40,4
glm_3	<- <b>glm(log(y) ~ x + mês, family = gaussian, data= data)</b>	<b>27,5</b>	<b>16,1</b>	<b>40,4</b>
lmer_1	<- lmer(log(y) ~ x + (1 salinidade), family= gaussian, data= data)	55,7	42,8	68,6
lmer_2	<- lmer(log(y) ~ x + (1 salinidade) + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	59,0	45,9	71,2
lmer_3	<- lmer(log(y) ~ x + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	67,8	45,4	75,1
lmer_4	<- lmer(log(y) ~ x + estações + (1 salinidade), family= gaussian, data= data)	50,6	44,4	67,3
lmer_5	<- lmer(log(y) ~ x + estações + mês + (1 salinidade), family= gaussian, data= data)	47,4	40,8	57,8
lmer_6	<- lmer(log(y) ~ x + mês + (1 salinidade), family= gaussian, data= data)	47,4	40,8	57,8
lmer_7	<- lmer(log(y) ~ x + estações + (1 salinidade) + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	54,3	45,2	70,7
lmer_8	<- lmer(log(y) ~ x + estações + mês + (1 salinidade) + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	52,3	45,8	62,4
lmer_9	<- lmer(log(y) ~ x + mês + (1 salinidade) + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	52,3	45,8	62,4
lmer_10	<- lmer(log(y) ~ x + estação + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	59,7	41,7	72,0
lmer_11	<- lmer(log(y) ~ x + estação + mês + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	47,0	40,8	58,0
lmer_12	<- lmer(log(y) ~ x + mês + (1 temperatura), family= gaussian, data= data)	47,0	40,8	58,0

A prova de hipótese do modelo glm\_3 para a relação entre densidades e logaritmo de taxas de crescimento para os dados do tratamento com *S. portulacastrum*, revelou que nos meses de março e novembro foram detectadas diferenças significativas, o último apresentando a maior variação ( $p=0$ , Tabela 8).

Tabela 8. Teste de hipótese do modelo glm\_3 pra dados do tratamento com *S. portulacastrum*.

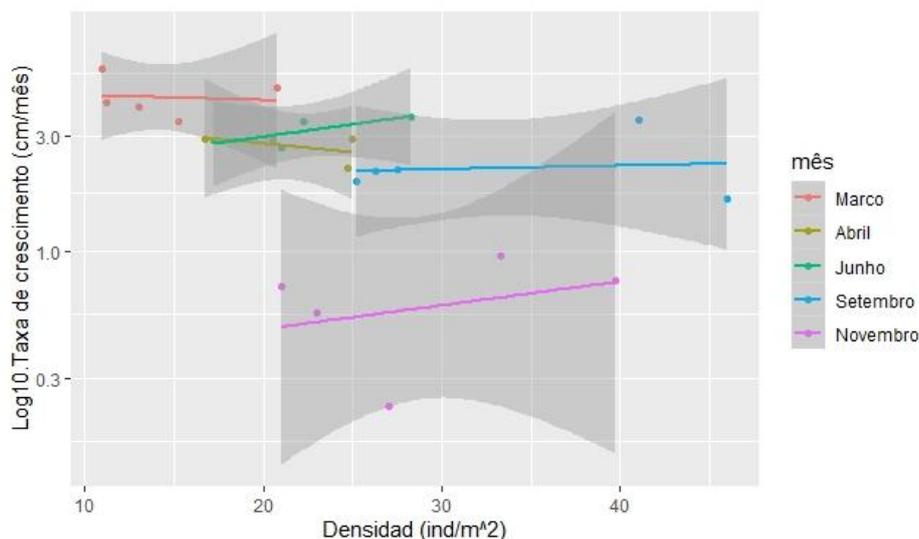
Sesu.glm_3 <- glm(log(taxas) ~ densidades + mês, data= crescimento_sesuvium)				
Residuais				
Min	1Q	Média	3Q	Max
-0,91835	-0,06714	0,02950	0,10540	0,46201
Coeficientes:				
	Estimado	Error estándar	t valor	Pr(> t )
(Intercepto)	0,797929	0,297045	2,686	0,0156*
Densidade	0,009073	0,011494	0,789	0,4408
Mês Junho	0,141205	0,226926	0,622	0,5420
Mês Março	0,537230	0,231851	2,317	0,0332*
Mês Novembro	-1,600460	0,229978	-6,959	2,3e-06***
Mês Setembro	-0,307738	0,252278	-1,220	0,2392
Cod. Significância	0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1			

Fonte: Autor

Apesar de que não todos os meses mostraram diferenças significativas, ao representar graficamente o modelo glm\_3 para o tratamento com *S. portulacastrum* observam-se dois meses com tendências negativas (março e abril) e três meses com tendências positivas (junho, setembro e novembro; Figura 12).

Embora que rangos de intervalos de confiança nos meses abril e junho (sombra cinza escura, Figura 12) se solapam entre si mostrando que os dados de taxas de crescimento ajustados a log10 e densidades possam ser similares, a relação mostra-se inversa. Isto poderia sugerir que o efeito de denso-dependência positiva para *S. portulacastrum* esteja condicionado às estações do ano se o mês de junho tivesse sido classificado na estação seca, porém esta classificação não foi adequada ao comparar a pluviometria dos meses de junho e março, no entanto no mês de junho observam-se aportes de chuva pontuais e concentradas com períodos sem chuvas durante esse mês, que sim fazem diferir do mês de abril que apresentou chuvas constantes durante todo o mês (Figura 2).

Figura12. Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de *A. germinans* no tratamento de substrato com *S. portulacastrum* nos meses amostrados. Intervalos de confiança são mostrados com uma sombra cinza escura para cada linha de tendência.



Fonte: Autor.

No caso da prova de hipótese das relações entre densidades e logaritmo de taxas de crescimento de *A. germinans* tanto no substrato com *B. maritima* quanto no Controle, o mês de novembro foi o único que deferiu significativamente nas relações testadas ( $p=0$ , Tabelas 9 e 10).

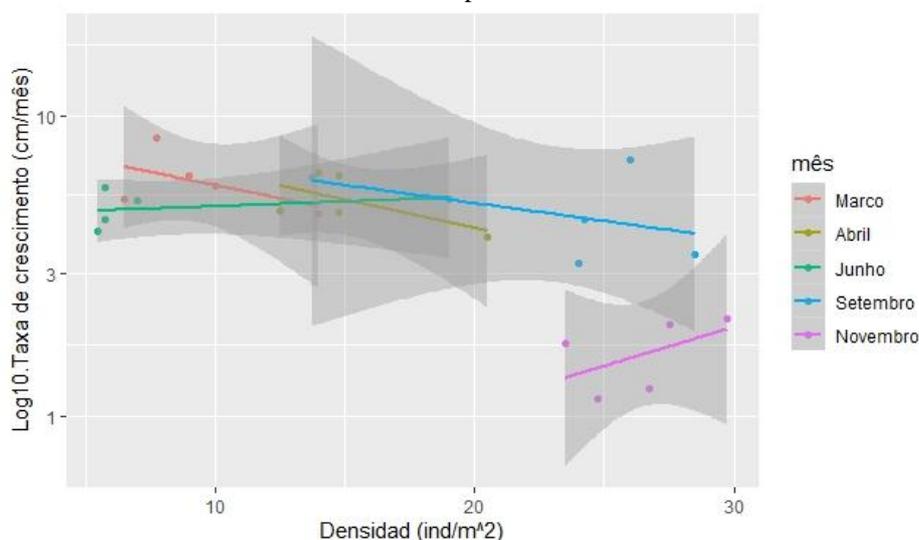
Tabela 9. Teste de hipótese do modelo `glm_3` pra dados do tratamento com *B. maritima*.

Batis.glm_3 <- glm(log(taxas) ~ densidades + mês, family = gaussian, data = crescimento_batis)				
Residuais				
Mín	1Q	Média	3Q	Max
-0,36624	-0,19004	-0,01689	0,18406	0,45605
Coeficientes:				
	Estimado	Error estándar	t valor	Pr(> t )
(Intercepto)	1,82261	0,23489	7,759	2,63e-07***
Densidade	-0,01129	0,01344	-0,840	0,411402
Mês Junho	-0,12340	0,18414	-0,670	0,510804
Mês Março	0,08026	0,17883	0,449	0,658626
Mês Novembro	-1,05228	0,21966	-4,791	0,000127***
Mês Setembro	-0,01377	0,19328	-0,071	0,943948
Cod. Significancia		0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1		

Fonte: Autor

Enquanto na representação gráfica da relação entre densidades e logaritmo de taxas de crescimento de *A. germinans* no tratamento com *B. maritima* se mostra uma tendência positiva nos meses de junho e novembro para o tratamento com *B. maritima* (Figura 13).

Figura 13. Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de *A. germinans* no tratamento de substrato com *B. maritima* nos meses amostrados. Intervalos de confiança são mostrados com uma sombra cinza escura para cada linha de tendência.



Fonte: Autor.

Igualmente é importante indicar que os dados correspondentes aos meses de março, abril, junho e parte do mês de setembro se solaparam entre si, porém, de entre estes só o mês de junho apresentou a tendência positiva, sendo novembro um grupo de dados separado dos demais e apresentando uma tendência positiva.

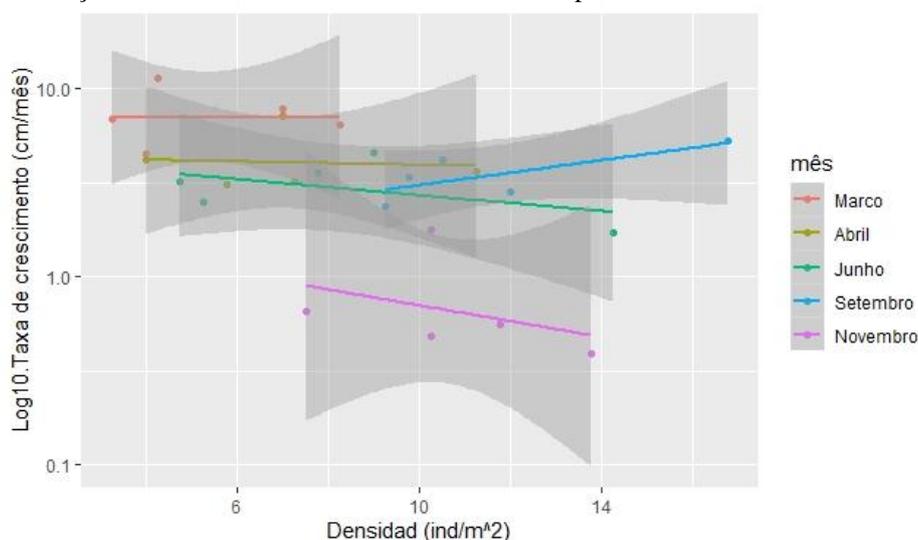
Por outro lado, na área Controle todas as linhas de tendência na relação entre densidades e logaritmos de taxas de crescimento de *A. germinans* mostraram uma relação negativa, com exceção do mês de setembro (Figura 14). Contudo, o mês de novembro ( $p < 0,05$ , Tabela 11) apresentou uma tendência oposta e negativa aos demais tratamentos (Figura 14).

Tabela 10. Teste de hipótese do modelo glm\_3 pra dados do substrato Controle.

Control.glm_3 <- glm(log(taxas) ~ densidades + mês, data= crescimento_controle)				
Residuais				
Min	1Q	Média	3Q	Max
-0,36624	-0,47807	-0,22812	-0,05259	0,98740
Coeficientes:				
	Estimado	Error estándar	t valor	Pr(> t )
(Intercepto)	1,50200	0,29297	5,127	5,99e-05***
Densidade	-0,01443	0,03229	-0,447	0,6599
Mês Junho	-0,29733	0,26348	-1,128	0,2732
Mês Março	0,53297	0,26656	1,999	0,0601
Mês Novembro	-1,76755	0,28623	-6,175	6,20e-06***
Mês Setembro	-0,08493	0,30017	-0,283	0,7803
Cod. Significância		0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1		

Fonte: Autor

Figura 14. Relação entre a densidade e logaritmo de taxas de crescimento de *A. germinans* no tratamento de substrato Controle nos meses amostrados. Intervalos de confiança são mostrados com uma sobre cinza escura para cada linha de tendência.



Fonte: Autor.

## 4.4 Parâmetros ambientais

### 4.4.1 Temperatura e salinidade

Durante o período de estudo, a temperatura média do substrato com presença de *B. maritima* foi de  $31,66 \pm 2,78^{\circ}\text{C}$  (variando entre  $28^{\circ}\text{C}$  e  $37^{\circ}\text{C}$ ). Em *S. portulacastrum* a temperatura média foi de  $32,16 \pm 2,72^{\circ}\text{C}$ , (variando entre  $28^{\circ}\text{C}$  e  $36^{\circ}\text{C}$ ), não apresentando diferenças significativas em relação à área controle ( $31,98 \pm 3,33^{\circ}\text{C}$ ) que variou entre os  $28^{\circ}\text{C}$  e  $44^{\circ}\text{C}$ .

A salinidade média na presença de *S. portulacastrum* foi de  $28,32 \pm 29,93$  (variando entre 2 e 88); seguido da área controle ( $26,5 \pm 29,06$ ; mín. de 0 e 33 max. de 82); e com os menores valores de salinidades encontrados na área de *B. maritima* ( $25,88 \pm 30,21$ ; mín. de 0,5 e 30 max. de 85). As temperaturas não variaram entre tratamentos durante as estações chuvosas e secas. Porém apresentam-se valores diferenciados de salinidades entre estes períodos (Tabela 12).

Os valores de temperatura e salinidade superficiais das parcelas foram correlacionadas entre si, da mesma forma que as densidades e taxas de crescimento de *A. germinans* nos diferentes tratamentos.

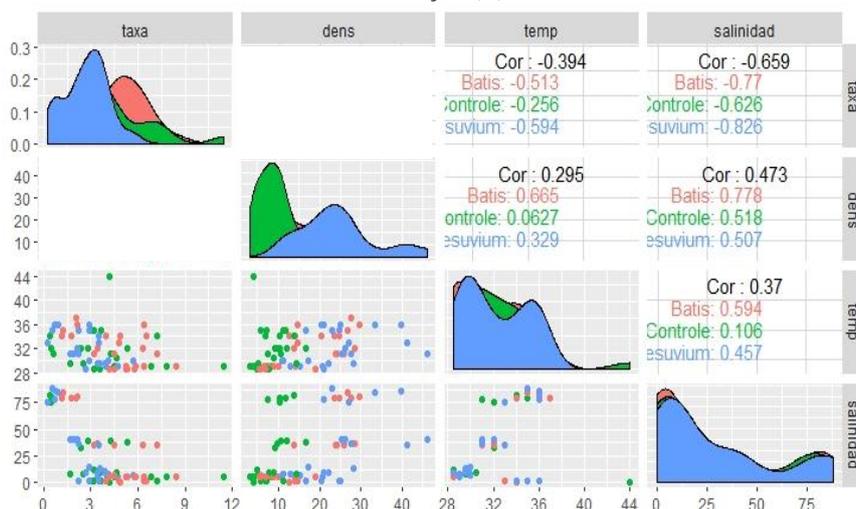
Tabela 11. Valores médios e desvios padrão da temperatura e salinidade nos três tratamentos durante as estações seca e chuvosa.

Parâmetro	Temperatura ° C		Salinidade	
	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca
Controle	31,63 ± 4,14	32,5 ± 1,28	5,47 ± 3,42	58,05 ± 20,88
<i>B. maritima</i>	30,57 ± 2,63	33,3 ± 2,1	4,20 ± 1,95	58,40 ± 22,65
<i>S. portulacastrum</i>	31,33 ± 2,80	33,4 ± 2,06	6,93 ± 4,13	60,4 ± 22,33

Fonte: Autor

A correlação salinidade com temperaturas mostrou um padrão positivo com coeficientes de correlação moderados para *B. maritima* e *S. portulacastrum* e baixo para a área Controle. As correlações tanto para densidade de *A. germinans* com salinidade quanto com temperatura mostraram um padrão positivo para *B. maritima* e *S. portulacastrum* e não definido para a área Controle com coeficientes de correlação moderados em todos os casos (Figura 15).

Figura 15. Correlações múltiplas entre variáveis biológicas e parâmetros ambientais. Cor= coeficiente de correlação (R).



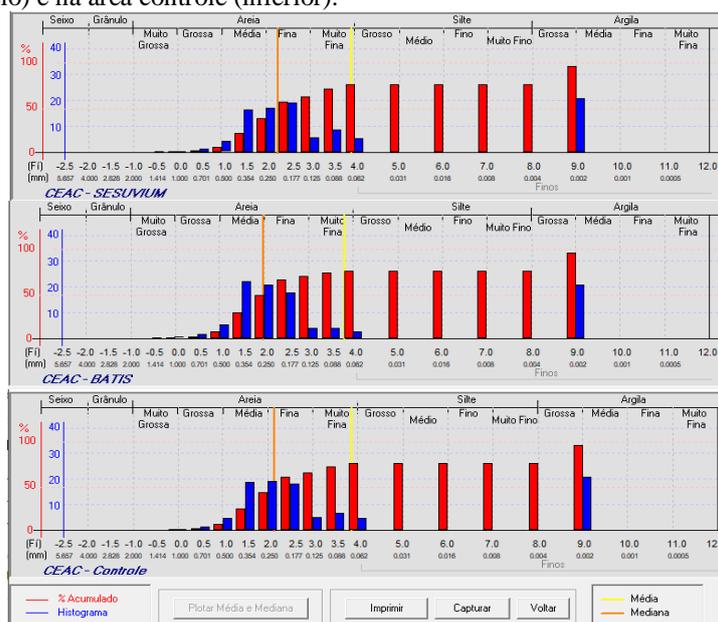
Fonte: Autor.

Enquanto as correlações entre taxas de crescimento de *A. germinans* com a salinidade e a temperatura mostraram uma tendência negativa com coeficientes de correlação moderados para todos os casos, com exceção do tratamento com *S. portulacastrum* na correlação entre taxas de crescimento e salinidade que mostrou um coeficiente de correlação alto ( $R = -0,826$ , Figura 15). Observa-se que correlações de temperatura apresentam dados mais uniformemente distribuídos com relação às correlações referentes a salinidade, mostrando a variação da salinidade em relação às estações descrita anteriormente.

#### 4.4.2 Análises sedimentológicas

As análises granulométricas classificaram o tipo de sedimento como “muito fino” de acordo com a classificação de Folk e Ward, nos três tratamentos amostrados durante todo o período de estudo. Sendo muito pobremente selecionados e com uma assimetria positiva na curva de distribuição, tendendo a grãos mais finos (Figura 16).

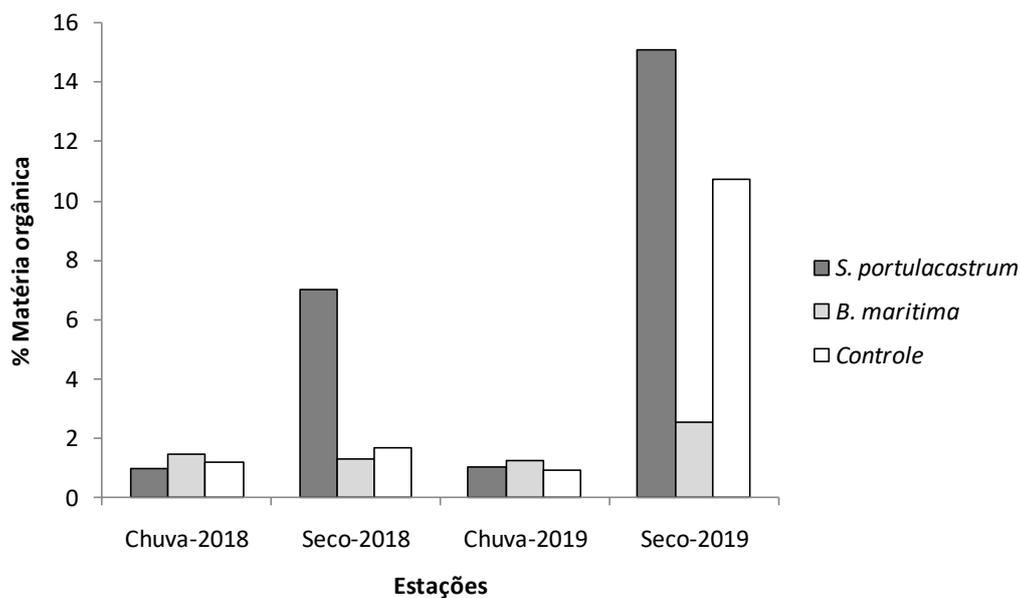
Figura 16. Análise granulométrica do sedimento no tratamento com presença de *S. portulacastrum* (superior), com presença de *B. maritima* (meio) e na área controle (inferior).



Fonte: Autor.

O conteúdo de matéria orgânica durante as estações chuvosas do 2018 e de 2019, apresentaram diferenças significativas entre tratamentos ( $p < 0,05$ ), obtendo a maior porcentagem no solo com presença de *B. maritima* (1,46% e 1,225%) em ambos os anos, com relação ao controle (1,21% e 0,974%) e o solo com presença de *S. portulacastrum* (0,97% e 1,034%). Na estação seca de 2018, observa-se um aumento marcante da porcentagem de matéria orgânica no tratamento com presença de *S. portulacastrum* (7,02%), seguido do controle com 1,67% e *B. maritima* com 1,29%. O conteúdo de matéria orgânica para a estação seca de 2019 mostrou o mesmo padrão da estação seca de 2018, porém com valores varias vezes maiores do que qualquer outra estação amostrada, podendo refletir as altas densidades de *A. germinans* para este mesmo período nos três tratamentos, em especial no tratamento com *S. portulacastrum* (Figura 17).

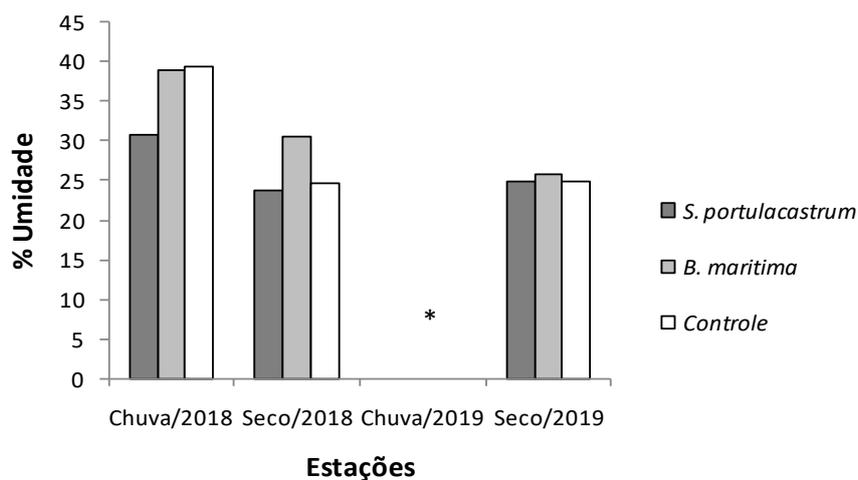
Figura 17. Conteúdo de matéria orgânica do sedimento amostrado nos três tratamentos durante estações seca e chuvosa dos anos do estudo.



Fonte: Autor.

Mostram-se igualmente valores de unidade foram diferentes entre estações dos anos nos três tratamentos, sendo maior a umidade durante a estação chuvosa. Variações entre tratamentos mostram a *B. maritima* e Controle com valores de umidade maiores com relação ao tratamento com *S. portulacastrum*.

Figura 18. Porcentagem de umidade do sedimento amostrado nos três tratamentos durante estações seca e chuvosa dos anos de estudo. \*A estação chuvosa/2019 apresentou terras alagadas durante todo o período impossibilitando a amostragem de sedimento adequado para esta análise.



Fonte: Autor

## 5 DISCUSSÃO

A comprovação do efeito de facilitação por parte de *B. maritima* e *S. portulacastrum*, confirma as informações que as citam neste processo em ecossistemas de manguezal, ainda que percebidas com certas diferenças no presente estudo.

Estas diferenças poderiam mostrar um efeito diferenciado de cada espécie facilitadora sobre diferentes níveis de organização de *A. germinans*, a nível individual com o crescimento facilitado por *B. maritima* e a nível populacional com as densidades facilitadas por *S. portulacastrum*.

Apesar das espécies compartilharem aspectos morfológicos similares, como são folhas carnosas, complexidade física, entre outras; aspectos biológicos podem ser responsáveis das modificações que causam de maneira diferentemente sobre a composição físico-química do sedimento. Por exemplo, *Sesuvium portulacastrum* se especializa na colonização de áreas perturbadas por furacões ou atividades humanas e *Batis maritima* tende a tolerar altos níveis de salinidade. Assim como elas, outras espécies como *Spartina alterniflora* tem provado influenciar na fixação de sedimentos e no aprisionamento de elementos químicos (LACERDA, 2002). Essa ação modificadora parece ser particular para cada espécie de herbácea pioneira, o qual coincide com os resultados encontrados. A redução de níveis de salinidade por *B. maritima* facilita as condições para *A. germinans* crescer, muito provavelmente porque esta gastaria menos energia na excreção do excesso de sais neste ambiente hipersalino.

Nesse sentido, podemos dizer que esse efeito de facilitação parece não só vir dado por um efeito de retenção de propágulos e do suporte físico à plântula, mas também por mudanças na composição do sedimento, no caso detectada uma diminuição da salinidade em substrato com *B. maritima* no presente trabalho, coincidindo com o reportado por outros (MILBRANT; TINSLEY, 2006; TEUTLI-HERNÁNDEZ et al., 2017).

A denso-dependência positiva, como efeito de facilitação sobre o crescimento da própria *A. germinans*, mostra-se condicionado a ocorrer em maiores níveis de estresse ambiental como é o período seco no local. Outros estudos têm mostrado esse mesmo condicionamento em outros ecossistemas com níveis de estresse associados a estações de chuvas acumuladas ou períodos secos muito prolongados como são desertos, onde interações positivas (facilitação) e negativas (competição) interatuam quando a

tolerância das espécies é superada por um grau de estresse ambiental determinado (GUO et al., 2013; COLDREN; PROFFIT, 2017; MAESTRE et al., 2009).

Cabe a menção de que apesar do experimento se realizar em uma área impactada a consequência do estabelecimento prévio de uma indústria de salina, esse fato não contaria nesse caso como um nível de estresse ambiental devido à falta de comparação de como a facilitação responde em um ambiente não impactado. No entanto, a estação seca é tomada como um nível de estresse ambiental devido a que a ausência quase total de chuvas potencia ainda mais o efeito do impacto prévio do local, que sendo impactado apresentavam condições hiper-salinas do sedimento, que só começaram a ser mitigadas após a restauração hidrológica instaurada a partir de 2016.

Na literatura existe determinado número de trabalhos científicos que documentam a influência de interações entre plantas sobre aspectos individuais, populacionais e comunitários baixo diferentes condições ambientais, nos quais se reafirma o processo de facilitação de vegetação pioneira por denso-dependência positiva sobre o recrutamento, estabelecimento crescimento e distribuição de espécies de mangue. *Avicennia germinans* encontra-se dentre as poucas espécies de manguezal com registros das respostas à facilitação por parte de diferentes espécies e sobre diferentes aspectos biológicos e ecológicos. Isto representa uma grande vantagem para o presente estudo visto que, apesar da pouca informação levantada para o processo de facilitação nos ecossistemas de manguezal, permite fazer comparações dos resultados apresentados com valores de referência no resto do mundo. Exemplos de respostas positivas à facilitação em manguezais são mencionados a continuação.

Donnelly e Walters (2014) modelaram o risco da perda de propágulos de *R. mangle* no tempo comparando áreas vegetadas (sem facilitação) e não vegetadas (com facilitação). Encontraram que existia maior perda dos propágulos mais velhos nas áreas sem vegetação quando comparada a áreas vegetadas. Elas registraram a existência de propágulos de *R. mangle*, *A. germinans* e *L. racemosa* encalhados em áreas não vegetadas, porém não observaram desenvolvimento destes propágulos a plântula durante todo o período do seu estudo, confirmando assim a facilitação dada pela presença de vegetação sobre a retenção de propágulos.

Mckee; Rooth; Feller (2007) avaliaram a influência da presença de plantas pioneiras *S. portulacastrum* e *Distichlis spicata* sobre o recrutamento e crescimento de *R. mangle*, *A. germinans* e *L. racemosa* em Belize. Nesse estudo as duas espécies facilitadoras tiveram êxito no aprisionamento dos propágulos das três espécies de

mangue mencionadas em uma área de manguezal desmatado, com efeitos diferenciados, onde *D. spicata* foi exitosa outorgando suporte estrutural das plântulas e facilitando o crescimento, enquanto que *S. portulacastrum* apresentou maiores porcentagens de sobrevivência de plântulas nas três espécies de mangue. Isto reafirmou a influência da presença de vegetação como facilitadora no recrutamento de novos indivíduos.

Mckee; Rooth; Feller (2007) também obtiveram uma resposta particular de *A. germinans* associada à presença de *S. portulacastrum*, na que obtiveram menores densidades de recrutas, mas com um maior crescimento quando comparado com as obtidas em presença de *D. spicata*. Assim como também presenciaram a *B. maritima* no seu local de estudo, sem observar uma influência apreciável desta espécie sobre o recrutamento físico de propágulos. Estes resultados obtidos para *A. germinans* divergem com o observado no presente estudo, onde tanto *B. maritima* quanto *S. portulacastrum* mostraram ter respostas positivas sobre densidades de plântulas de *A. germinans*, em especial associadas a *S. portulacastrum*, mas apresentando as menores taxas de crescimento de *A. germinans* associadas à mesma facilitadora.

Além disso, diversos estudos demonstram que aspectos morfológicos de espécies pioneiras influenciam o estabelecimento, sobrevivência e crescimento de espécies de mangue. No México, Teutli-Hernández *et al.* (2017) avaliaram a modificação das condições do solo em diferentes porcentagens de cobertura de *B. maritima* e *S. virginica* (100, 20 e 0%) em diferentes tempos, e como estas influenciaram na colonização e o crescimento de plântulas de *R. mangle*, *A. germinans* e *L. racemosa*. Obtiveram que as facilitadoras mudaram a porcentagem de cobertura ao longo do tempo e que estas modificaram as condições do solo diminuindo a salinidade e aumentando a concentração de nutrientes, assim obtiveram uma maior colonização, crescimento e sobrevivência de plântulas das três espécies de mangue associados com uma maior cobertura de espécies facilitadoras.

Igualmente, Peterson e Bell (2012) experimentaram nos Estados Unidos transplantando propágulos de *A. germinans* em substratos com *B. maritima*, *S. portulacastrum*, *S. virginicus* e um substrato com policultivo. Fizeram uma medição da complexidade da estrutura das facilitadoras a partir da análise de fotografias das mesmas, calculando a porcentagem de obstrução de cada espécie nas imagens. Encontraram maior porcentagem de propágulos retidos em substratos com estruturas mais complexas (*S. virginicus* e o policultivo) e menor retenção de propágulos em substratos com plantas de estruturas menos complexas (*B. maritima* seguida por *S.*

*portulacastrum*), mostrando que a estrutura física das plantas nos ecossistemas de manguezal influencia o recrutamento de *A. germinans*.

Apesar de que no presente estudo não foram monitoradas diferenças da estrutura ou biomassa das espécies facilitadoras, cabe mencionar que estes substratos apresentaram uma cobertura completa das facilitadoras ao longo do estudo, porém foram observadas mudanças nas condições físicas das manchas durante o período de estudo. A avaliação da complexidade de cada espécie no local de estudo possivelmente possa oferecer uma resposta ainda mais contundente do efeito de facilitação sobre densidades de *A. germinans* associadas a estas espécies.

As altas densidades de *A. germinans* encontradas no presente estudo diferem do obtido no estudo feito por Peterson e Bell (2012). Apesar de registrarem um efeito de facilitação sobre densidades de *A. germinans*, este foi registrado em associação à espécie *S. virginicus* e no substrato com policultivo, apresentando as menores retenções de propágulos e densidades de *A. germinans* associados a *B. maritima* e *S. portulacastrum*, espécies que no presente estudo resultaram ser exitosas enquanto a recrutamento de indivíduos de esta espécie.

Entretanto, cabe ressaltar que o presente estudo avalia densidades de indivíduos que se desenvolveram na área naturalmente, a diferença do experimento de Peterson e Bell (2012) no qual as plântulas foram transplantadas aos substratos desejados a testar. Contudo, elas reportam altas densidades de *A. germinans* associadas a *B. maritima* e *S. portulacastrum* desenvolvidas no final do seu experimento (dia 46) de forma natural, e sugerem assim a inclusão de fatores específicos do local em futuras pesquisas sobre aprisionamento de propágulos de manguezal.

Por outro lado, encontram-se casos de respostas nas que uma facilitação esperada ou denso-dependência positiva torna-se uma competição por recursos ou denso-dependência negativa. Geralmente estas mudanças nas interações facilitação-competição são percebidas em trabalhos onde se avaliam diferentes gradientes de stress ambiental.

Um dos casos é um estudo nos Estados Unidos por Pickens *et al.* (2019) no qual avaliaram a resposta da sobrevivência de propágulos de *A. germinans* plantados com a presença e com a remoção de *Spartina alterniflora* em diferentes gradientes latitudinais os quais representavam gradientes de stress ambiental por congelamento. Não foi observado um efeito de *S. alterniflora* na sobrevivência e estabelecimento de propágulos de *A. germinans*. Ao contrário, o stress ambiental limitou a sobrevivência

tanto de propágulos quanto de plântulas em áreas de maior latitude. De fato, obtiveram menor crescimento de plântulas associado a *S. alterniflora* quando comparado com a remoção da mesma.

Uma interação positiva ou de facilitação pode se tornar uma interação negativa ou de competição com o aumento do stress ambiental (Maestre et al., 2009), similar ao acontecido na situação estudada por Pickens *et al.* (2019). Do mesmo modo ocorreu nos estudos feitos por Coldren e Proffitt (2017) e por Guo *et al.* (2013), nos quais se mostra que as espécies pioneiras excluíram ao mangue nas situações de estresse ambiental extremo por congelamento. Mas no estudo de Guo *et al.* (2013) assinalam que esta interação negativa mudou para neutra a medida que plântulas de *A. germinans* cresceram a juvenis.

A idade dos indivíduos estudados pode ser um aspecto chave na definição da interação com espécies pioneiras. A denso-dependência positiva a pequena escala pode persistir nas primeiras etapas do estabelecimento e crescimento dos propágulos de mangue, mas os mecanismos que causam facilitação intra e interespecífica tendem a mudar com a maturidade da planta (HUXHAM *et al.*, 2019). Isto poderia explicar os resultados apresentados nos modelos de relação entre o logaritmo de taxas de crescimento e densidade obtidos no presente estudo.

Diferente dos estudos anteriormente mencionados, os indivíduos avaliados no presente estudo encontram-se entre etapas de plântulas e juvenis, no tratamento com *S. portulacastrum* se observam menores taxas de crescimento e menores tamanhos de *A. germinans*, mesmo assim apresentam-se mais ocasiões (meses) em que ocorre uma relação positiva de denso-dependência sobre as taxas de crescimento ajustadas, com relação aos tratamentos com *B. maritima* e Controle onde se encontram indivíduos de *A. germinans* com maiores tamanhos e taxas de crescimento, mas com uma menor quantidade de relações positivas, dois e uma respectivamente.

Estas diferenças em tamanhos poderiam explicar igualmente as respostas diferenciadas entre espécies facilitadoras, *B. maritima* e *S. portulacastrum* sobre as densidades e taxas de crescimento de *A. germinans*, onde poderia ser sugerido um efeito de competição por recursos associado a altas densidades no tratamento com *S. portulacastrum*, e/ou mudanças no efeito de facilitação em diferentes etapas de vida do mangue.

Por outra parte, a ocorrência de interações positivas e negativas ao longo do monitoramento de taxas de crescimento no presente estudo poderia ter relação com o

regime de chuvas, apesar de não detectadas diferenças associadas a taxas de crescimento com estações de chuva e seca nem com pluviometrias médias. Tielboger e Kadmon (2000) observaram em Israel como a facilitação em arbustos de deserto estava condicionada à severidade do ambiente ou stress ambiental, pois contrário a um dos postulados base da teoria da facilitação, encontraram que a facilitação era inibida com o aumento do stress, e que o aumento anual da chuva foi o fator associado a mudanças das interações negativas a neutras ou de neutras a positivas segundo a espécie facilitada. Assim como Maestre e Cortina (2004) acharam mudanças nas interações facilitação-competição entre plantas influenciadas pelas chuvas acumuladas dessa vez representadas como o stress ambiental, a interação entre plantas tendeu a competição em extremos de mínimos e máximos de chuva em um estepe do semi-árido na Espanha.

No entanto, podem existir outros fatores não avaliados que possam influenciar no efeito de facilitação por parte de *B. maritima* e *S. portulacastrum* sobre as densidades, taxas de crescimento e modelos de denso-dependência de *A. germinans* obtidos no local. Outras interações além daquelas chamadas de planta-planta sucedem no local, pela presença de fauna que possa realizar processos de bioturbação no solo como caranguejos, moluscos, entre outras previamente observadas no local.

As atividades de bioturbadores grandes e ativos em áreas onde as condições edáficas são estressantes para as plantas criam condições nas quais os animais provavelmente farão mudanças importantes nas condições de cultivo. Embora os caranguejos sejam o foco da maioria da literatura relevante, há boas evidências de importância facilitadora para o funcionamento florestal de outros grupos de fauna, incluindo formigas, pássaros e esponjas (HUXHAM *et al.*, 2019).

Isto poderia ser uma fonte de variação importante na hora de construir modelos que expliquem tendências de interações de denso-dependência nos ecossistemas de manguezal. Ainda que não fosse levada em conta esta variação, diversos estudos têm mostrado influencia da fauna (esponjas, caranguejos, entre outros) em processos tanto facilitação quanto herbivoria e competição com os mangues, assim como a facilitação exercida pelos ecossistemas de manguezal a outras formas vegetais (algas e próprios mangues) e invertebrados (caranguejos, mexilhões, etc.) (CANNIZZO e GRIFFEN, 2019; DERKSEN-HOOIJBERG *et al.*, 2017; ELLISON; FARNSWORTH; TWILLEY, 1996; HUXHAM *et al.*, 2019; PRANCHAI *et al.*, 2017; VOGT *et al.*, 2014).

Finalmente é muito provável que ainda não se conheça o suficiente sobre interações de facilitação para compreender seu papel na mediação dos impactos dos

fatores de mudanças ambientais, ou como para usar este conhecimento na mitigação destes impactos (BROOKER *et al.*, 2008). Desta maneira, ainda precisa-se avaliar informação que explique de melhor forma a facilitação trófica, especialmente avaliando diferentes níveis de estresse ambiental e as possíveis defensas biológicas associadas a estas interações, sendo aspectos de suma importância na restauração em ecossistemas de manguezal (RENZI; HE; SILLIMAN, 2019).

Cabe ressaltar que o presente estudo é o terceiro a abordar temas de facilitação em ecossistemas de manguezal no Brasil. Pranchai *et al.* (2017) e Vogt *et al.* (2014) abordaram a facilitação intra-específica (conspecífica) testando a influência de densidades de florestas de manguezal sobre o desenvolvimento da sua estrutura física e sobre o recrutamento do mesmo em uma área degradada pela construção de uma estrada no estado do Pará. Contudo, o presente estudo é o único em desenvolver experimentos de facilitação inter-específica, testando o processo de facilitação por parte de plantas pioneiras sobre ecossistemas de manguezais degradados no Brasil.

## 6 CONCLUSÃO

No presente trabalho alcançou-se testar o papel de duas herbáceas atuando no processo inicial de uma sucessão como facilitadoras no estabelecimento e crescimento de *Avicennia germinans* em uma área de manguezal em recuperação. A relevância dos resultados incide em como foi detectado um efeito de facilitação diferente entre duas espécies facilitadoras, *Sesuvium portulacastrum* favorecendo o estabelecimento e *Batis maritima* favorecendo o crescimento.

Além disto, provou-se o efeito de denso-dependência positiva associado às espécies de herbáceas facilitadoras, mesmo durante eventos de estresse ambiental de hipersalinidade causada por impactos pretéritos no local e acentuada durante a estação seca, o que corrobora a aplicação da mencionada teoria de facilitação em ecossistemas de manguezal em recuperação após eventos de estresse ambiental.

Com isto, mostram-se quão dinâmicos e complexos são os ecossistemas de manguezal, particularmente na região do nordeste, onde estes ecossistemas estão caracterizados por ter uma variação climática bem marcada por estações seca e chuvosa, com temperaturas que se mantêm e salinidades que variam por influência da mudança entre estações, o que pode comprometer a capacidade de recuperação destes ecossistemas. Assim se ressalta a importância dos resultados apresentados na hora de incluir espécies facilitadoras em projetos de restauração de ecossistemas de manguezal na região.

**REFERÊNCIAS**

- ANDERSON, M.; GORLEY, R.; CLARKE, R. **Permanova for Primer, Guide to the software and statistical methods**. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, 2008. 217pp.
- ALONGI, D. Present state and future of the world's mangrove forests. **Environmental conservation**, v. 29, n. 03, p. 331-349, abr. 2002.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS**. 1986. Amostras de solo – Preparação para Ensaios de Compactação e Ensaios de Caracterização. NBR 6457.
- BARBOSA, L.; LIMA, V.; FARIAS, J.; SILVA, E. Caracterização geológica do estuário do rio Pacoti-Ceará: ações para um planejamento integrado. **Regne**, v. 2, n. especial, p. 971-980, out. 2016.
- BRASIL. Código Florestal, Lei 12.651/2012 (lei ordinária) 05/25/2012.
- BROOKER, R.; MAESTRE, F.; CALLAWAY, R.; LORTIE, C.; CAVIERES, L.; KUNSTLER, G.; LIANCOURT, P.; TIELBORGER, K.; TRAVIS, J.; ANTHELME, F.; ARMAS, C.; COLL, L.; CORCKET, E.; DELZON, S.; FOREY, E.; KIKVIDZE, Z.; OLOFSSON, J.; PUGNAIRE, F.; QUIROZ, C.; SACCONI, P.; SCHIFFERS, K.; SEIFAN, M.; TOUZARD, B.; MICHALET, R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, p. 18-34. 2008
- BRUNO, J.; STACHOWICZ, J.; BERTNESS, M. Inclusion of facilitation into ecological theory. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119-125, mar. 2003.
- CANNIZZO, Z.; GRIFFEN, B. An artificial habitat facilitates a climate-mediated range expansion into a suboptimal novel ecosystem. *PlosOne*, feb. 2019. p.1-18.
- COLDREN, G.; PROFFITT, E. 2017. Mangrove seedling freeze tolerance depends on salt marsh presence, species, salinity, and age. *Hydrobiologia*, v. 803, n. 5. Mar.2017. 13p.
- DEAN, W. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: Comparison with other methods. **Journal of Sedimentary Petrology**, v. 44, n. 1, p. 242-248, mar. 1974.
- DERKSEN-HOOIJBERG, M.; ANGELINI, C.; LAMERS, L.; BORST, A.; SMOLDERS, A.; HOOGVELD, J.; PAOLI, H.; KOPPEL, J.; SILLIMAN, B.; HEIDE, T. Mutualistic interactions amplify saltmarsh restoration success. *Journal of Applied Ecology*, jun. 2017. p.1-10.
- DOBSON, A.; BRADSHAW, A.; BAKER, A. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. **Science**, v. 277, p. 515-522, jul. 1997.

DONNELLY, M.; WALTERS, L. Trapping of *Rhizophora* mangrove propagules by coexisting early successional species. **Estuaries and Coasts**, v. 37. 2014. p. 1562-1571.

ELLISON, A.; FARNSWORTH, E.; TWILLEY, R. Facultative mutualism between red mangroves and root-fouling sponges in Belizean mangal. **Ecology**, v. 77, n. 8, p. 2431-2444, mar.1996.

FAO. **The World's mangroves: 1980-2005**. FAO, Roma, Italia, 2007. 77 p.

FARAWAY, J. Extending the linear model with r. Generalized linear, mixed effects and non-parametric regression models. Chapman & Hall/CRC. Taylor & Francis Group. Texts in Statistical Science. Boca Raton, USA. 2006. 322p.

FIELD, C. Mangrove rehabilitation: choice and necessity. **Hydrobiologia**, v. 413, p. 47-52, 1999.

FERREIRA, A.; LACERDA, L. Degradation and conservation of Brazilian mangroves, status and perspectives. **Ocean & Coastal Management**, v. 125, p. 38-46, 2016.

FREIRE, G. **Etude hydrologique et sedimentologique de l'estuaire du rio Pacoti (Fortaleza – Ceara – Brasil)**. 1989. 229 f. Tese (Doctorat en Terre, océan, espace). Université de Nantes, Nantes, France, 1989.

FOLK, R.; WARD, W. A Study in the Significance of Grain-Size Parameters. **Journal of Sedimentary Petrology**, v. 27, p.3-26, 1957. Disponível em: <https://doi.org/10.1306/74D70646-2B21-11D7-8648000102C1865D>.

**FUNDAÇÃO CEARENSE DE METEOROLOGIA E RECURSOS HÍDRICOS.**

2018. Disponível em:

[http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Grafico\\_chuvas\\_postos\\_pluviometricos/totalchuvas/index.htm](http://www.funceme.br/produtos/script/chuvas/Grafico_chuvas_postos_pluviometricos/totalchuvas/index.htm)> Acesso em: 16 de outubro de 2018.

**FUNDAÇÃO CEARENSE DE METEOROLOGIA E RECURSOS HÍDRICOS.**

2019. Disponível em:

<http://www.funceme.br/app/calendario/produto/municipios/maxima/mensal>.> Acesso em: 12 de janeiro de 2020.

GEDAN, K.; SILLIMAN, B. Using facilitation theory to enhance mangrove restoration. **Ambio**, v. 38, n. 2, mar. 2009.

GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J.; HÓDAR, J.; CASTRO, J.; BARAZA, E. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, v. 14, n. 4, p. 1128-1138, ago. 2004.

GORAYEB, A.; SILVA, E.; MEIRELES, A. Impactos ambientais e propostas de manejo sustentável para a planície flúvio-marinha do Rio Pacoti - Fortaleza/Ceará. **Sociedade & Natureza**, v. 17, n. 33, p. 143-152, 2005.

GUO, H.; ZHANG, Y.; LAN, Z.; PENNING, S. Biotic interactions mediate the expansion of black mangrove (*Avicennia germinans*) into salt marshes under climate

change. **Global Change Biology**, v. 19, 2013. p. 2765–74.

HALPERN, B.; SILLIMAN, B.; OLDEN, J.; BRUNO, J.; BERTNESS, M. Incorporating positive interactions in aquatic restoration and conservation. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, p. 153–160. 2007.

HOGARTH, P. **The Biology of Mangroves and Seagrasses**. 3ed. Oxford University Press, Oxford, 2015. Disponível em: <<https://www.oxfordscholarship.com/view/10.1093/acprof:oso/9780198716549.001.0001/acprof-9780198716549>>

HUXHAM, M.; BERGER, U.; SKOV, M.; SOUSA, W. **Kropotkin's Garden Facilitation in Mangrove Ecosystems**. In: Hawkins, S; Bohn, K.; First, L.; Williams, G. (Eds.). *Interactions in the Marine Benthos. Global Patterns and Processes*. Cambridge University Press. United Kingdom. 2019. p. 431-447.

KUMARA, M.; JAYATISSA, L.; KRAUSS, K.; PHILLIPS, D.; HUXHAM, M. High mangrove density enhances surface accretion, surface elevation change, and tree survival in coastal areas susceptible to sea-level rise. **Oecologia**, v. 164, p. 545–53. 2010.

LACERDA, L. **Mangrove Ecosystems**. Springer, Germany, 2002. 292 p.

LACERDA, L.; BORGES, R.; FERREIRA, A. Neotropical mangroves: Conservation and sustainable use in a scenario of global climate change. **Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst.**, p.1–18, mar. 2019. Disponível em:< <https://doi.org/10.1002/aqc.3119> >.

LARSOUNNEUR, C. La Cartographie des Depots Meubles Sur le Plateau Continental Français: Methode Mise au Point et Utilisee em Manche. J. Roch. **Oceanographiques**, n. 2, p. 34 – 39, 1977.

LEWIS, R. Ecological engineering for successful management and restoration of mangrove forests. **Ecological Engineering**, v. 24, p. 403–418, 2005.

LEWIS III, R. **Methods and criteria for successful mangrove forest restoration**. In: PERILLO, G.; WOLANSKI, E.; CAHOON, D.; BRINSON, M. (Eds.). *Coastal wetlands: An integrated ecosystem approach*. Elsevier, 2009. 787 p.

LIMA, S. *et al.* **ANASED: programa de análises, classificação e arquivamento de parâmetros metodológicos**. In: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS QUARTENÁRIOS, 13., 2001. Mariluz-Imbé. Anais...Mariluz-Imbé: ABEQUA, 2001, v.8, p. 458-459, 2001.

LUCENA, E.M.P.; **Ecosistema do Nordeste (Semiárido)**- Fascículo 10; Mudanças Climáticas e Desenvolvimento Sustentável; Universidade Aberta do Nordeste. 32p.

MAESTRE, F.; BAUTISTA, S.; CORTINA, J.; BELLOT, J. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. **Ecological Applications**, v. 11, p. 1641–1655, 2001.

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

MAESTRE, F.; CORTINA, J. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. **Proceedings of the Royal Society of London, B Supplement**, v. 271, p. S331–S333. 2004.

MCKEE, K.; ROTH, J.; FELLER, I. Mangrove recruitment after forest disturbance is facilitated by herbaceous species in the Caribbean. **Ecological Applications**, v. 17, n. 6, p. 1678-1693, set. 2007.

MILBRANDT, E.; TINSLEY, M. The role of saltwort (*Batis Maritima* L.) in regeneration of degraded mangrove forest. **Hydrobiologia**. V. 568, p.369-377, mai. 2006.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Erosão e progradação do Litoral Brasileiro**. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Brasília, 2006. 476 p.

PETERSON, J.; BELL, S. Tidal events and salt-marsh structure influence black mangrove (*Avicennia germinans*) recruitment across an ecotone. **Ecology**, v. 93, n. 7, 2012. P. 1648-1658.

PICKENS, C.; SLOEY, T.; HESTER, M. Influence of salt marsh canopy on black mangrove (*Avicennia germinans*) survival and establishment at its northern latitudinal limit. **Hydrobiologia**, v. 826, 2019. p. 195-208.

POLIDORO, B.; CARPENTER, K.; COLLINS, L.; DUKE, N.; ELLISON, A.; ELLISON, J.; FARNSWORTH, E.; FERNANDO, E.; KATHIRESAN, K.; KOEDAM, N.; LIVINGSTONE, S.; MIYAGI, T.; MOORE, G.; NAM, V.; ONG, J.; PRIMAVERA, J.; SALMO, S.; III, SANCIANGCO, J.; SUKARDJO, S.; WANG, Y.; YONG, J. The loss of species: mangrove extinction risk and geographic areas of global concern. **PLoS ONE**. v. 5, n. 4, p. 1-10, abr. 2010.

PRANCHAI, A.; JENKE, M.; VOGT, J.; GRUETERS, U.; YUE, L.; MEHLIG, U.; MENEZES, M.; WAGNER, S.; BERGER, U. Density-dependent shift from facilitation to competition in a dwarf *Avicennia germinans* forest. **Wetlands Ecol Manage**, jul. 2017. 12p.

RENZI, J.; HE, Q.; SILLIMAN, B. Harnessing positive species interactions to enhance coastal wetland restoration. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 131. Abr. 2019. P.1-14.

TEUTLI-HERNÁNDEZ, C.; HERRERA-SILVEIRA, J.; COMÍN, F.; LÓPEZ, M. Nurse species could facilitate the recruitment of mangrove seedlings after hydrological rehabilitation. **Ecological Engineering**, n. 130, p. 263-270, jul. 2017.

TIELBORGER, K.; KADMON, R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. **Ecology**, v. 81, n. 6, 2000. P. 1544-1553.

VOGT, J.; LIN, Y.; PRANCHAI, A.; FROHBERG, P.; MEHLIG, U.; BERGER, U. The importance of conspecific facilitation during recruitment and regeneration: a case study in degraded mangroves. **Basic and Applied Ecology**, v. 15, p. 651–60. 2014.

WENTWORTH, C. A scale of grade and class terms for clastic sediments. **The Journal of Geology**, v. 30, n. 5, p. 377-392, jul./ago. 1922.

ZAR, J. **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall Englewood Cliffs, NJ, 1974. 620 p.

**APÊNDICE A – INSTRUMENTO DE COLETA DE DADOS****PLANILHA DE COLETA DE DADOS**

Data e hora:									
Nome do/da coletor(a):									
Ano	Mês	Data	Tratamento		Código	H (altura)	d(diâmetro)	salinidade	°C
			Controle		1				
			Controle		2				
			Controle		3				
			Controle		4				
			Controle		5				
			<i>Batis maritima</i>		1				
			<i>Batis maritima</i>		2				
			<i>Batis maritima</i>		3				
			<i>Batis maritima</i>		4				
			<i>Batis maritima</i>		5				
			<i>Sesuvium portulacastrum</i>		1				
			<i>Sesuvium portulacastrum</i>		2				
			<i>Sesuvium portulacastrum</i>		3				
			<i>Sesuvium portulacastrum</i>		4				
			<i>Sesuvium portulacastrum</i>		5				