

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

Cecilia Elena Sánchez Dalotto

**FATORES ENVOLVIDOS NO PROCESSO
DE FACILITAÇÃO PELO ARBUSTO *Guapira opposita*
EM AMBIENTES DE RESTINGA**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós Graduação em
Ecologia da Universidade Federal
de Santa Catarina para a obtenção
do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Tânia Tarabini Castellani
Co-orientador: Dr. Francisco Ignacio Pugnaire

Florianópolis, junho de 2016.

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Dalotto, Cecilia Elena Sánchez

FATORES ENVOLVIDOS NO PROCESSO DE FACILITAÇÃO PELO ARBUSTO *Guapira opposita* EM AMBIENTES DE RESTINGA / Cecilia Elena Sánchez Dalotto; orientadora, Tânia Tarabini Castellani; coorientador, Francisco Ignacio Pugnaire. - Florianópolis, SC, 2016.
84 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia.

Inclui referências

1. Ecologia. 2. Restinga. 3. Facilitação. 4. Microrganismos. I. Castellani, Tânia Tarabini. II. Pugnaire, Francisco Ignacio. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

“Fatores envolvidos no processo de facilitação pelo arbusto *Guapira opposita* em ambientes de restinga”

Por

Cecilia Elena Sánchez Dalotto

Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora do Programa de Pós Graduação em Ecologia – UFSC, composta pelos doutores:

Prof.^a Dr.^a Tânia Tarabini Castellani – ECZ/UFSC
Orientadora

Prof. Dr. Luiz Roberto Zamith Coelho Leal – GBG/UFF

Prof. Dr. Nivaldo Peroni – ECZ/UFSC

Dr.^a Michele de Sá Dechoum – ECZ/UFSC

Florianópolis, 29 de junho de 2016.

Do rio que tudo arrasta se diz que é violento
Mas ninguém diz violentas as margens que o comprimem.
(Bertolt Brecht, 1930)

Nada na vida deve ser temido, apenas compreendido.
Agora é hora de compreender mais, para **TEMER JAMAIS!**
(Adaptado de Marie Curie, 1937)

Agradecimentos

Gostaria de agradecer à minha orientadora Tânia Tarabini Castellani pela oportunidade, dedicação, apoio e carinho durante todo o tempo de desenvolvimento da minha dissertação. Ao meu co-orientador Francisco Ignacio Pugnaire pela paciência e dedicação em me orientar a distância. A ambos pelo ânimo de se aventurar em áreas um pouco diferentes do seu domínio habitual e pela confiança depositada em mim para realizar este trabalho. A orientação dos dois foi muito importante para meu aprendizado e para que esta pesquisa fosse desenvolvida. Espero ter correspondido às expectativas.

Também gostaria de agradecer à CAPES e CNPQ pelo financiamento do meu trabalho através do Programa Pesquisador Visitante Especial – PVE e pelo Programa Ciências sem Fronteiras (Projeto UFSC 114-A/2013). E à CAPES pela bolsa de estudos durante o tempo da realização do mestrado.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia pelo suporte financeiro, educacional e técnico, tanto na minha formação quanto na realização desta pesquisa. E aos professores do programa pela disponibilidade, dedicação e aprendizado que obtive ao longo destes dois anos - mesmo àqueles que tiveram um jeito peculiar de acompanhar minhas realizações.

Aos professores Luiz Zamith e Nivaldo Peroni e à doutora Michele Dechoum por participarem da minha pré-banca e banca. E a todos os outros professores e doutores que de alguma maneira me avaliaram nos projetos e qualificações. As correções de todos contribuíram muito para a melhora do meu trabalho e para o meu crescimento profissional e acadêmico.

À Karla Scherer por me ajudar a conseguir todo o material necessário para desenvolver minhas atividades desenvolvidas em campo e no laboratório. Aos colegas Michele, Rafael Barbizan, Marcos Maes e Hedwig Tietze por auxiliarem nas saídas de campo e na realização do primeiro capítulo. A João Luiz Pacheco pela ajuda em campo no experimento do segundo capítulo, à Gabriela da Costa Oms pela ajuda no laboratório, e à Larissa Zanette, Cristian Klunk e Vítor Rocha pela ajuda com a triagem das plantas.

À FLORAM por autorizar o desenvolvimento da pesquisa dentro do Parque das Dunas da Lagoa da Conceição. E ao pessoal da Floram e COMCAP que possibilitava nossa entrada ao Parque e

ofereceu apoio sempre que fomos a campo. Novamente ao Rafael e Vítor, além do Eduardo Giehl, pela ajuda com as análises estatísticas, principalmente com os GLMs e GLMMs. E à Polliana Zocche e Cristiana Barbosa por estarem sempre disponível para conversar sobre as hipóteses, desenvolvimento e análises do trabalho. Ao professor Benedito Lopez pela correção dos textos e revisão de normas.

Ao doutor José Morillo que, junto com meu co-orientador, realizou toda a parte de bioinformática das análises metagenômicas na Espanha. E aos professores do Laboratório de Microbiologia de Solos da UFSC que disponibilizaram seu tempo e equipamentos para que pudéssemos realizar nossa pesquisa.

Aos queridos colegas e professores do Curso de Campo da Caatinga 2015, que me ajudaram a entender mais sobre ecologia e a elaborar um trabalho melhor. Aos colegas do meu laboratório pela ajuda e críticas para melhorar a minha dissertação. Aos meus colegas de graduação e pós graduação, além dos conhecidos do corredor pelas conversas. Ao pessoal da bike, da Bio e agregados. E, finalmente, à minha família (perto ou longe), amigos e namorado por estarem sempre ao meu lado e me apoiarem até o fim nas minhas escolhas.

Resumo

Este trabalho foi desenvolvido com o propósito de entender o processo de facilitação ecológica sob a copa da espécie *Guapira opposita* em áreas de restinga. O estudo foi realizado no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC. O primeiro capítulo teve como objetivo avaliar se os arbustos de *G. opposita* aumentam a riqueza e abundância de espécies lenhosas sob sua influência e como o porte do arbusto e outros fatores ambientais influenciam este processo de facilitação. A hipótese testada foi de que a abundância e a riqueza de espécies lenhosas seriam maiores sob a copa de *G. opposita* do que em áreas expostas, e que estes parâmetros seriam afetados positivamente pela área da copa e altura do arbusto, além da distância aos corpos d'água doce, e negativamente com o aumento da distância às manchas de vegetação arbórea e ao mar. Foram selecionados 35 indivíduos de *G. opposita* e amostradas todas as espécies lenhosas e bromélias com altura mínima de 10cm sob sua copa. Para cada indivíduo foram coletados as medidas de altura, dois diâmetros da copa, distância ao corpo d'água mais próximo e as coordenadas de localização geográficas. Foram demarcadas áreas de mesma dimensão em ambiente adjacentes fora da influência das copas, onde também foram amostrados todos os indivíduos lenhosos e bromélias com altura mínima de 10cm. Posteriormente foram obtidas a distância às manchas de e ao mar de cada arbusto por imagens de satélite. Foram analisadas a diferença na abundância e riqueza sob e fora da copa (GLM) e a dissimilaridade de espécies (Jaccard e de Bray Curtis). Para testar quais fatores influenciavam a riqueza e abundância de plantas sob a copa de *G. opposita*, foram utilizados dois GLMs com a altura, área de copa, distância à vegetação, ao mar e aos corpos d'água como variáveis explicativas e com o índice da facilitação relativa (RII) da abundância e riqueza como variáveis resposta. Das 770 plantas amostradas, 537 (69.7%) foram encontradas sob a copa e 233 (30.3%) nas áreas expostas adjacentes. A riqueza e abundância foram maiores sob a copa do arbusto do que fora ($z=-4,85$, $df= 68$, $p<0,01$; $z=-11,14$, $df= 68$, $p<0,01$). A dissimilaridade entre os locais foi de $S_j=0,63$, e $B=0,77$. Os modelos escolhidos como os melhores ajustes para explicar a abundância e riqueza foram ambos os que consideraram a área, altura e distância às manchas de vegetação, explicando 22% e 28% da variação dos dados encontrados. O segundo capítulo teve como objetivo investigar a

importância da microbiota do solo e do microclima no processo de facilitação de espécies gerais da restinga promovido por este arbusto. A hipótese testada foi de que a estrutura das comunidades microbianas depende da cobertura vegetal, sendo que em faixas contínuas de vegetação as comunidades microbianas são mais complexas e facilitam a germinação e estabelecimento de mais espécies. Foi desenvolvido um experimento comparando a abundância, biomassa e riqueza de plantas germinadas sob arbustos isolados em áreas abertas (n=10) e sob arbustos em faixas contínuas de vegetação arbórea de restinga (n=10), denominadas áreas fechadas. O experimento envolveu translocação de parcelas de solo e adição de extrato com microbiota do solo de cada local, tendo-se sob cada arbusto quatro bandejas com: 1) solo da área aberta e extrato da área aberta; 2) solo da área aberta e extrato da área fechada; 3) solo da área fechada e extrato da área fechada; 4) solo da área fechada e extrato da área aberta. Para analisar as condições e tratamentos que influenciam a emergência de plantas foi utilizado um GLMM com as réplicas de arbustos como fatores aleatórios. Foi realizada uma análise metagenômica de amostras de solo aberto e fechado para comparar a diversidade de microrganismos presentes. O modelo que teve o melhor ajuste para explicar os dados de biomassa e riqueza foi o que considerou a microbiota inoculada (extratos), sendo esses dois maiores nas bandejas regadas com extratos da área fechada. Para a abundância, o modelo que teve o melhor ajuste foi o que considerou a interação entre os locais (microclima) e a microbiota inoculada (extratos), sendo a abundância maior em locais sob a influência do microclima e extratos da área fechada. A metagenômica indicou que os solos de ambientes fechados possuem uma maior abundância e diversidade de microrganismos, o que induziria uma maior taxa de emergência nas espécies facilitadas. Estes resultados reforçam a ideia que *G. opposita* atua como planta berçário facilitando o estabelecimento de diversas espécies de restinga e apontam a importância nas interações planta-solo na estrutura e dinâmica das comunidades de restingas.

Palavras-chave: Planta berçário, vegetação de dunas, microrganismos, interação positiva, dinâmica de comunidades.

Abstract

The purpose of this study was to understand the ecological facilitation process under *Guapira opposita* canopy in a restinga area. The study was developed at the Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC. The first chapter aimed to evaluate if *G. opposita* shrubs increases abundance and richness of woody species under its influence and how its height, canopy area and others environmental factors influence the facilitation process. The hypothesis tested was that abundance and richness of woody species would be greater under the *G. opposita* canopy than in exposed areas. These parameters would be positively affected by the canopy area, height and distance to small lakes, and negatively with increasing distance to the sea and to the woody vegetation. Were selected 35 *G. opposita* individuals and sampled all woody species and bromeliads with a minimum height of 10 cm under its canopy. For each shrub were taken the height, canopy area, distance to the lakes and geographic coordinates. Same size areas were marked in an exposed sand ground, which were also sampled all woody plants and bromeliads with a minimum height of 10 cm. Subsequently, they were obtained the distance to the arboreal vegetation and to the sea by satellite images. A GLM were used to examined the statistical differences between the abundance and richness under shrub and outside areas. Jaccard and Bray Curtis tests were used to analyze species dissimilarity. To test which factors influenced the richness and abundance of plants under the canopy of *G. opposita*, we used two GLMs with height, canopy area, distance to woody vegetation, to the sea and to the small lakes as explanatory variables, and the Relative Interaction Index (RII) for abundance and richness as response variables. Were sampled a total of 770 plants, which 537 (69.7%) were found under the shrub canopy and 233 (30.3%) were found in exposed areas. Plant abundance and richness were higher under the canopy ($z=-4,85$, $df= 68$, $p<0,01$; $z=-11,14$, $df= 68$, $p<0,01$) and dissimilarity between the sites was $S_j = 0.63$ and $B = 0.77$. The best fitted model to the facilitation of abundance and richness was those that considered the canopy area, plant height and distance to the vegetation, explaining 22% and 28% of the variance. The second chapter aimed to investigate the importance of soil microbiota and microclimate conditions in facilitation process promoted by *G. opposita*. The hypothesis tested was that the structure of microbial communities

depends on the vegetation cover. In continuous vegetation areas, microbial soil communities are more complex and facilitate more species if compared to isolated shrubs. An experiment was conducted comparing abundance and richness of germinated plants under isolated shrubs in open areas (n = 10) and under shrubs in continuous vegetation areas (n = 10). A translocation experiment was developed where two soil blocks from the understory of isolated patches were moved to forest patches and vice versa, leaving two additional soil blocks under each shrub as control. One block in each pair received soil extracts from its own soil and the other one extracts from the opposite habitat. To analyze conditions and treatments it was used a GLMM. A metagenomic analysis was performed to compare the diversity of microorganisms in open and forest areas. The best fitted models were those that considered the inoculated microorganisms (extracts) to explain biomass and richness variation. These factors were higher in soils watered with extracts of continuous vegetation areas. For abundance, the best fitted models were those that considered the interaction between inoculated microorganisms (extracts) and microclimatic conditions. The abundance was higher in soils under continuous vegetation areas and watered with extracts of these same areas also. The metagenomic analyses indicated that the soils in forest areas have a greater variety of microbes, which induce a higher germination rate in facilitated species. The results presented show that *G. opposita* acts as nursery plant facilitating the establishment of several species under its canopy and point out the importance of plant-soil interactions affecting the structure and dynamics of restinga communities.

Keywords: nurse plant, dunes vegetation, microorganisms, positive interaction, community dynamics.

Sumário

Resumo	9
Abstract	11
Lista de Figuras	15
Lista de Tabelas	17
1. Introdução geral	19
1.1 Conceito e processos envolvidos na facilitação entre plantas	19
1.2 O ambiente de Restinga e a facilitação entre plantas	21
2. Local de estudo	24
3. Espécie de estudo	26
4. Estrutura da dissertação	28
CAPÍTULO 1 - Abundância e riqueza de espécies lenhosas sob a copa de <i>Guapira opposita</i>: uma abordagem de facilitação	29
Introdução	29
Material e Métodos	32
Resultados	34
Discussão	40
CAPÍTULO 2 - Influência dos microrganismos do solo e do microclima no processo de facilitação sob a copa de <i>Guapira opposita</i>	45
Introdução	45
Material e Métodos	48
Resultados	53
Discussão	64
Considerações finais	69
Referências Bibliográficas	71
Anexos	80

Lista de Figuras

Figura 1: Área de estudo e localização do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina, Florianópolis – SC. 25

Figura 2: Vegetação herbácea-subarbusativa (A) e vegetação arbustiva-arbórea (B) no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina, Florianópolis - SC. 26

Figura 3: *Guapira opposita* e *Clusia criuva* formando núcleo arbustivo em meio à vegetação herbácea no do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina–SC. 27

Capítulo 1:

Figura 1: Gráficos com as regressões parciais dos resíduos do modelo escolhido para as variáveis altura, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d'água em relação à facilitação da abundância de indivíduos lenhosos sob a copa de *Guapira opposita*. 38

Figura 2: Gráficos com as regressões parciais dos resíduos do modelo escolhido para as variáveis altura, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d'água em relação à facilitação da riqueza de indivíduos lenhosos sob a copa de *Guapira opposita*. 39

Capítulo 2:

Figura 1: Desenho esquemático da instalação em campo do experimento de translocação de solo sob a copa dos arbustos, representando um indivíduo de *G. opposita* na área aberta (à direita) e um na área fechada (à esquerda). (A) Marcação e retirada de quatro blocos de solo sob a copa de cada arbusto. (B) Translocação de dois blocos de solo do local para o arbusto na área oposta. (C) Aplicação de extratos da microbiota do solo nos blocos translocados – o padrão em listras representa o extrato da área aberta e o padrão xadrez da área fechada. 50

Figura 2: Média e erro padrão da abundância de indivíduos considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem. 57

Figura 3: Média e erro padrão da biomassa de indivíduos considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem. 57

Figura 4: Média e erro padrão da riqueza de indivíduos considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem. 58

Figura 5: Composição taxonômica de bactérias nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos filos (A) e classes (B) de bactéria mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada). 62

Figura 6: Composição taxonômica de fungos nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos filos (A) e classes (B) de fungos mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada). 63

Lista de Tabelas

Capítulo 1:

Tabela 1: Valores médios de abundância e riqueza de espécies lenhosas e bromélias encontradas sob e fora da copa de arbustos de *Guapira opposita* (n=35) no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC. 34

Tabela 2: Abundância das espécies lenhosas e de bromélias encontradas sob a copa de *Guapira opposita* e na área exposta adjacente no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC. 35

Tabela 3: Altura, área da copa, distância ao mar, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d'água encontrados para indivíduos de *Guapira opposita* (n=35) amostrados no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis - SC. (Dist. = Distância). 36

Tabela 4: Seleção de modelos explicativos da influência dos fatores estudados para cada arbusto de *Guapira opposita* sobre a abundância e riqueza de plantas germinadas sob sua copa. (Dist. = Distância). 37

Capítulo 2:

Tabela 1: Médias de radiação, temperatura do solo e umidade do solo sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga (média \pm 1 EP). 53

Tabela 2: Análise química do solo coletado sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga: pH, SMP, matéria orgânica (MO) em porcentagem, fósforo (P) e potássio (K) em mg/d³, alumínio (Al), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) em cmol/d. 53

Tabela 3: Análise física do solo coletado sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga. 54

Tabela 4: Lista das espécies, forma de vida e abundância total das espécies registradas no experimento. 54

Tabela 5: Abundância, biomassa e riqueza de espécies germinadas para cada tratamento experimental (média \pm 1 EP). 56

Tabela 6: Seleção de modelos obtidos a partir da influência dos fatores fixos (sítios, extratos e solos) sobre a abundância, biomassa e riqueza de espécies de indivíduos germinados. 59

Tabela 7: Classificação de domínios da comunidade microbiana do solo das amostras de área aberta e fechada analisadas. 60

1. Introdução geral

1.1 Conceito e processos envolvidos na facilitação entre plantas

Em uma comunidade vegetal, a presença de uma planta pode beneficiar o estabelecimento de outras espécies embaixo de sua copa de diferentes formas, dentre elas melhorando a germinação, sobrevivência e crescimento. Este processo de facilitação é definido como uma relação positiva entre dois ou mais organismos, onde pelo menos um destes é beneficiado (Bertness & Callaway 1994). Os efeitos da facilitação já foram registrados em diversos ecossistemas, porém são mais facilmente observados em extremos ambientais como ambientes áridos, alagados e alpinos (Callaway & Walker, 1997).

As espécies beneficiadoras, também conhecidas como plantas berçário ou *nurse plants* (Niering et al., 1963), são comuns em ambientes áridos onde amenizam as altas temperaturas pela diminuição da radiação direta, aumentando a umidade e a disponibilidade de água no solo sob sua copa, o que favorece o crescimento de outras espécies sob sua influência (Padilla & Pugnaire, 2006).

Segundo o modelo de sucessão ecológica guiado por facilitação, a vegetação inicial estabelecida pode favorecer o estabelecimento de novos indivíduos na comunidade. Assim, o crescimento de plântulas e juvenis de estágios de regeneração considerados mais tardios é influenciado pelas modificações ambientais causadas pelas espécies desenvolvidas nos estágios iniciais de sucessão (Connell & Slatyer, 1977). Outras plantas podem atuar como nucleadoras do processo sucessional promovendo o desenvolvimento de manchas de vegetação, favorecendo a chegada de propágulos e o recrutamento de diversas espécies sob sua copa (Yarranton & Morrison, 1974).

Os mecanismos de facilitação são tradicionalmente explicados pela ação de efeitos diretos e indiretos da planta beneficiadora sobre as beneficiadas. Os efeitos diretos são considerados aqueles nos quais a planta interfere diretamente nos recursos ou condições de outras. Estes efeitos incluem o sombreamento, redução da perda de calor sob a copa no inverno, aumento de disponibilidade de água no solo, oxigenação do solo e proteção mecânica contra o vento. Já entre os efeitos indiretos, onde os benefícios são intermediados por outros organismos, pode-se destacar o aumento das chances de polinização das beneficiadas e o aumento da disponibilidade de nutrientes no solo pela associação com micorrizas e bactérias (Bertness & Callaway 1994; Callaway & Walker,

1997; Callaway & Pugnaire, 1999; Callaway, 2007; Brooker et al., 2008; Castanho et al., 2015a).

Além de melhorar o stress abiótico, a facilitação é capaz de melhorar o stress biótico, causado principalmente pela predação e competição. A presença de uma planta facilitadora pode diminuir a probabilidade de plântulas e sementes serem predadas impedindo fisicamente a herbivoria sob sua copa, além de diminuir as pressões de competição com outras plantas no estágio inicial da vida das beneficiadas (Callaway, 1995; Armas & Pugnaire, 2009).

A influência da facilitação depende de fatores como a história de vida e o estágio de desenvolvimento dos organismos beneficiados, pois o balanço entre facilitação e competição pode oscilar em diferentes estágios de vida da planta beneficiada. Assim, é comum encontrar espécies que se comportam como beneficiadas quando são jovens, mas se tornam competidoras quando amadurecem (Armas & Pugnaire, 2009). Em relação ao hábito de vida, arbustos e árvores oferecem mais efeitos positivos, especialmente sobre outras espécies arbóreas, sendo a facilitação predominante em ambientes dominados por indivíduos lenhosos e sem a presença de herbáceas (Callaway, 1995; Gomez-Aparicio, 2009).

A severidade dos ambientes também influencia o balanço das interações de facilitação entre plantas. Segundo a Hipótese do Gradiente de Estresse (HGE), espera-se que com o aumento da severidade ambiental aumente também o potencial e a força das interações positivas entre as espécies, substituindo gradualmente as interações negativas (Betness & Callaway 1994), onde um aumento nos níveis de estresse físico aumentaria os níveis de facilitação na comunidade. Estudos que examinaram a existência deste padrão ao longo de gradientes de estresse, mostraram que quanto maior a altitude, menor a temperatura ou menor a disponibilidade de água em um ambiente, maior é a frequência de interações de facilitação (Callaway et al., 2002; Schöb et al., 2013).

Recentemente, alguns estudos vêm reforçando a ideia de que as espécies vegetais facilitadoras modificam a microbiota do solo pela relação com sua rizosfera. Ao mesmo tempo, sabe-se que os microrganismos influenciam a produtividade das espécies e a disponibilidade de nutrientes no solo. Portanto, a presença de arbustos facilitadores pode gerar uma mudança na comunidade de bactérias e fungos no local onde estas se estabelecem (Hortal et al., 2013). Sob manchas formadas por arbustos maiores, a biomassa da microbiota

aumenta e sua composição difere daquela presente em manchas menores. Com isso, a maior abundância, crescimento e reprodução das plantas beneficiadas pode decorrer de sua relação direta com esta microbiota do solo alterada pela presença da planta facilitadora, influenciando a riqueza e diversidade da comunidade vegetal local, até dos ecossistemas (Rodríguez-Echeverría et al., 2013).

1.2 O ambiente de Restinga e a facilitação entre plantas

As restingas compreendem um conjunto diversificado de formações vegetais situadas no litoral brasileiro, pertencentes ao Bioma Mata Atlântica. Estas se desenvolvem sobre terrenos arenosos de origem marinha, fluvial, lagunar ou eólica, em geral com solos pouco desenvolvidos. Este complexo vegetacional apresenta caráter edáfico, sendo encontrado principalmente em praias, cordões arenosos, dunas, planícies, entre outros (Falkenberg, 1999). A vegetação é heterogênea, tanto florística quanto estruturalmente, e varia desde formações herbáceas, arbustiva aberta ou fechada, até arbórea de grande porte (Sugiyama, 2003).

Estes locais são considerados ambientes altamente estressantes e com perturbações constantes. A severidade destes ambientes está ligada à limitação de nutrientes, alta radiação, baixa disponibilidade de água no solo, exposição ao vento e eventos de soterramento pela areia (Shumway, 2000). Em alguns tipos de restinga existe ainda o estresse gerado por alagamento, onde apenas os indivíduos com adaptações podem colonizar com sucesso os ambientes ocupados pelos corpos d'água (Da-Silva, 1998). A salinidade, presente em grandes concentrações no solo e no ar, também é considerada um fator estressante, podendo gerar impactos negativos (dificultando a absorção de água e aumentando a toxicidade interna) e limitando a distribuição das comunidades vegetais (Wilson & Sykes, 1999). Nestes ambientes existe um gradiente natural da praia em direção ao interior, pois a proximidade ao oceano faz com que haja uma maior influência da exposição ao vento e da salinidade nos locais que beiram o mar (Wilson & Sykes, 1999; Castanho et al., 2015b).

Em função destas características, algumas formações de restinga podem apresentar núcleos arbustivos de espécies dominantes, que se formam em meio a uma matriz de vegetação herbácea ou areia exposta. Estas espécies possuem a capacidade de germinar na areia nua onde as temperaturas do solo podem chegar a atingir 70°C (Scarano, 2002). Este

padrão em moitas é comum em diferentes ecossistemas regidos por condições ambientais extremas, onde poucas espécies provêm condições apropriadas para germinação e crescimento de outras, conduzindo a um aumento de manchas e desenvolvimento de estágios sucessionais (Yarranton & Morrison, 1974; Franks, 2000). Porém, existem estudos que comprovam que a sucessão em restingas não necessariamente evolui para manchas contínuas de vegetação (Zaluar 2002; Scarano et al., 2004).

Castanho et al. (2015a), em uma revisão sobre estudos de facilitação em dunas costeiras, mostraram que o crescimento de espécies que se estabelecem sob a copa de outras é maior se comparado com o crescimento em áreas expostas. Alguns estudos citados nesta revisão mostraram que a facilitação em dunas costeiras depende das condições ambientais e do gradiente de estresse, sendo mais comuns em níveis mais altos de estresse ambiental. Outros estudos apontam que a facilitação depende do estágio de desenvolvimento e da forma de vida dos indivíduos, sendo as espécies arbóreas as beneficiadoras mais comuns e os indivíduos arbóreos jovens mais comumente facilitados.

Nesta mesma revisão, foram encontrados 32 artigos sobre facilitação em ambientes de dunas costeiras. Destes, 63% foram realizados em zonas temperadas, sendo apenas 28% em zonas tropicais. Os parâmetros mais estudados foram a sobrevivência e crescimento dos indivíduos, onde a maioria dos estudos desenvolvidos tinha caráter observacional e não experimental. Na meta-análise realizada pelos autores, apesar do baixo número de trabalhos analisados, observou-se que em zonas tropicais a presença de espécies berçário afeta positivamente o crescimento e a sobrevivência das espécies beneficiadas (Castanho et al., 2015a).

Um exemplo do processo de facilitação em restingas no litoral brasileiro pode ser ilustrado pela espécie *Clusia hilariana* Schltldl. Esta espécie desempenha um papel de planta berçário por apresentar uma distribuição positivamente associada a juvenis de outras espécies de plantas lenhosas. Aliada à atratividade de potenciais dispersores, ela é um bom local para o desenvolvimento de plântulas e formação de núcleos arbustivos, pois atrai mais regenerantes para baixo de sua copa (Dias et al., 2005). Esta espécie, por sua vez, parece ter sua germinação e estabelecimento facilitada pelas condições geradas em tanques de bromélias (Correia et al., 2010), evidenciando interações positivas subsequentes. Outra espécie do mesmo gênero, *Clusia criuva* Cambess.,

pode ter sua colonização em vegetação herbácea facilitada por bromélias da espécie *Vriesea friburgensis* Mez e por arbustos da espécie *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Beduschi & Castellani, 2008).

A espécie *G. opposita*, considerada uma facilitadora (Castanho et al., 2012; Castanho & Prado, 2014), é comumente encontrada associada a espécies arbustivas/arbóreas de restinga no sul e sudeste do país. Esta espécie possui um efeito positivo na germinação e sobrevivência de espécies como *Ternstroemia brasiliensis* Cambess., causado pela diminuição da radiação e das temperaturas do solo como consequência do sombreamento provido por sua copa (Castanho et al., 2012; Castanho & Prado, 2014). Além disso, *G. opposita* é considerada uma espécie nucleadora na sucessão vegetacional de restinga por atrair uma fauna dispersora que deposita sementes de espécies arbustivas e arbóreas sob sua copa, contribuindo para a formação de núcleos de vegetação (Araújo, 2011).

No sistema de dunas da costa leste da Ilha de Santa Catarina, Florianópolis - SC, a restinga possui uma fisionomia particular. Ela é composta por uma faixa abundante de vegetação de *Dodonaea viscosa* situada na duna frontal, seguida por uma vasta matriz de vegetação herbácea nativa que recobre toda a extensão das dunas internas fixas e semifixas (Guimarães, 2006). Em meio a esta grande matriz herbácea, ocorrem pequenos núcleos arbustivos dominados por espécies lenhosas e distantes entre si, onde se destacam em meio ao baixo porte da vegetação. Também são frequentes lagoas rasas e temporárias, alternadas entre as baixadas secas e húmidas.

Na matriz herbácea, a espécie *G. opposita* é a lenhosa mais abundante e costuma aparecer isolada ou formar núcleos associado a outras espécies como *C. criuva*, *Myrcia palustris* DC. e *Ocotea pulchella* (Nees) Mez (Guttler, 2006), sendo sempre a espécie com a copa mais alta e com a área dominante. A presença de indivíduos de diferente espécies sendo recrutados sob a copa de *G. opposita* parece ser uma particularidade desta espécie no local, não sendo observadas fortes evidências de facilitação em outros arbustos.

Estas questões estimularam o desenvolvimento do presente estudo, que visa contribuir ao entendimento dos processos de facilitação em restingas utilizando a espécie *G. opposita* como modelo. Com isso, procurou-se entender: 1) se estes arbustos aumentam a riqueza e abundância de espécies lenhosas sob suas copas em comparação a áreas expostas adjacentes; 2) caso este aumento ocorra, como o porte do

arbusto e outros fatores ambientais afetam este processo de facilitação (capítulo 1); e 3) qual é a importância da microbiota do solo e do microclima no processo de facilitação de espécies gerais da restinga - herbáceas e lenhosas presentes no banco do solo - promovido por este arbusto (capítulo 2).

2. Local de estudo

O estudo foi realizado em duas áreas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição (PMDLC), estabelecido no sistema de dunas da costa leste da Ilha de Santa Catarina, Florianópolis - SC, entre as latitudes 27° 36' S - 27° 38' S e as longitudes 48° 26' W - 48° 27' W (Figura 1). O parque foi criado a partir do Decreto nº 1.261 de 23 de maio de 1975 com o objetivo de proteger mais de 500 ha de vegetação típica de restingas. O clima é do tipo Cfa de acordo com a classificação climática de Köppen-Geiger, caracterizado como mesotérmico úmido. A temperatura média varia de 24,7°C no verão a 16,6°C no inverno, com média anual de 20,1°C. A precipitação é bem distribuída durante o ano, sendo mais intensa nos meses de verão, e com média anual de 1.462 mm (Guimarães, 2006).

O local é caracterizado por apresentar dunas móveis e semi-fixas de forma latitudinal, formando extensos diques de areia paralelos ao oceano. O substrato é composto por areias formadas quase exclusivamente por quartzo e por detritos de outros minerais. Além disso, estão presentes carapaças silicosas de algas marinhas, fragmentos calcários de conchas e equinodermas. Também são encontrados corpos d'água de caráter temporário nas pequenas depressões entre as dunas nos meses de chuvas intensas (Bresolin, 1979).

A vegetação é típica de restinga e varia de fisionomia herbácea a arbustiva, chegando até um porte arbóreo em faixas vegetacionais de maior porte afastadas do mar. A maior parte da área do parque é dominada por uma matriz de vegetação herbácea-subarbustiva onde podem ocorrer arbustos isolados ou em núcleos adensados (Guimarães, 2006). No presente estudo, foram feitos levantamentos de campo e experimentos *in situ* em duas áreas distintas: a primeira caracterizada por uma vegetação predominantemente herbácea, localizada na porção leste do parque, mais próxima ao mar (Figura 2 - A); e a segunda na porção oeste do parque, mais afastada do mar; em meio a cordões de vegetação arbustiva-arbórea (Figura 2 - B).

Figura 1: Área de estudo e localização do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina, Florianópolis – SC.

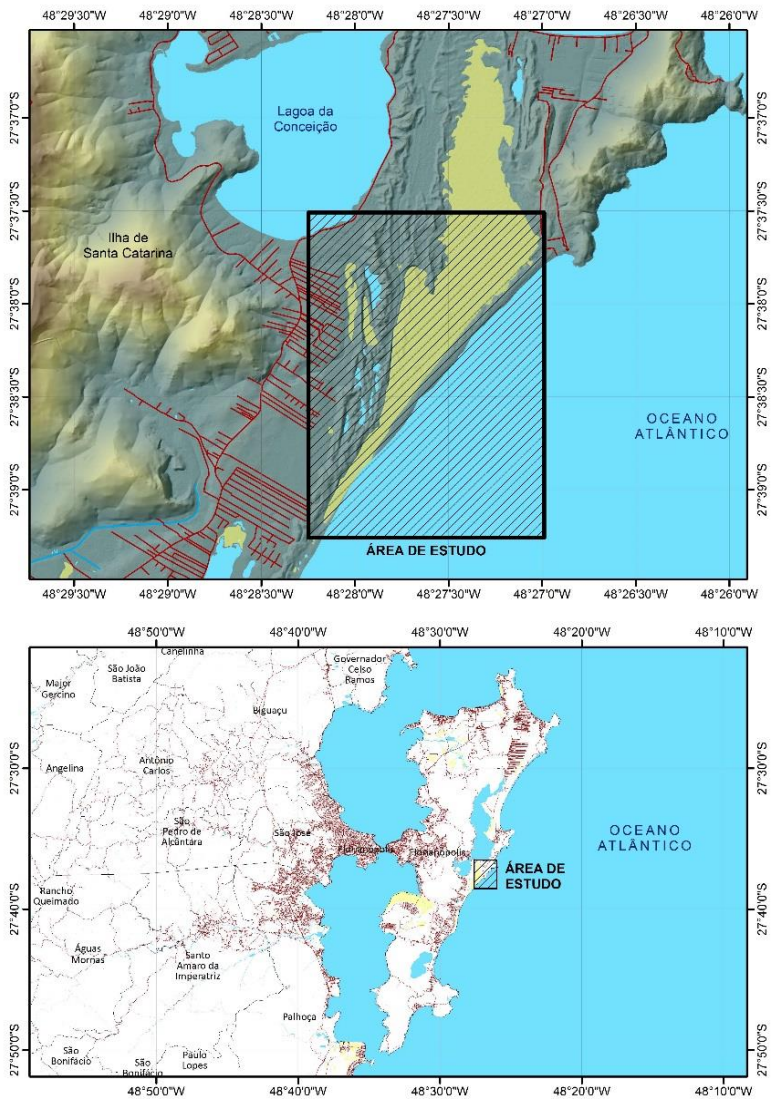
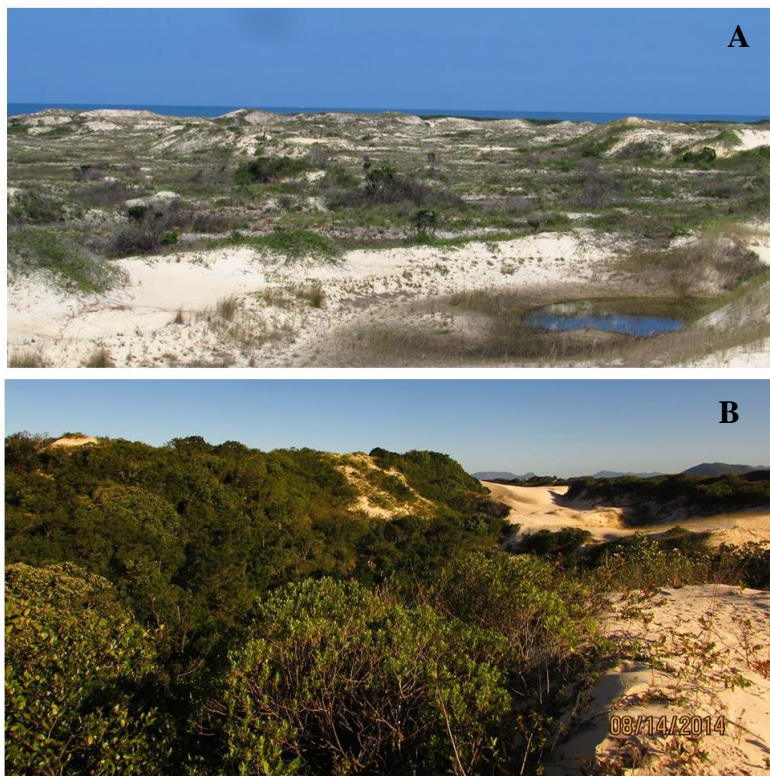


Figura 2: Vegetação herbácea-subarbusciva (A) e vegetação arbustiva-arbórea (B) no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina, Florianópolis - SC.



3. Espécie de estudo

Guapira opposita (Vell.) Reitz é uma árvore ou arbusto da família Nyctaginaceae, conhecida com o nome popular de maria-mole. Ela possui uma distribuição ampla em todo o Brasil, sendo encontrada nos domínios Mata Atlântica, Amazônia, Caatinga e Cerrado (Sá, 2015). Em Santa Catarina, sua distribuição é restrita à mata pluvial da encosta atlântica e às restingas litorâneas. Esta espécie é altamente polimórfica (sua altura pode variar de 1m a 25m, por exemplo), sendo influenciada diretamente pelo ambiente em que a planta se encontra. Em solos rasos

ou muito pedregosos a planta assume um porte "anão" e em restingas as folhas são levemente mais curtas e crassas do que em ambientes de floresta pluvial. Seus frutos, quando maduros, são carnosos e apresentam coloração vermelha a roxa, atraindo pássaros que atuam como dispersores de sementes. Nas restingas aparece de forma abundante e podendo formar agrupamentos arbustivos muito densos nos terrenos arenosos, pouco ondulados e próximos à praia (Reitz, 1970).

Na área de estudo, a espécie é abundante e costuma formar núcleos de vegetação associado a outras espécies lenhosas como *C. criuva*, *M. palustris* e *O. pulchella* e com bromélias das espécies *V. friburgensis* e *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. (Figura 3). Estes núcleos variam de tamanho (1,5m a 5m) e acredita-se que possam evoluir para manchas maiores. Observa-se o recrutamento de várias espécies lenhosas de restinga sob sua copa que não estão presentes com a mesma abundância em ambientes expostos ou sob a copa de outras lenhosas adultas no local.

Figura 3: *Guapira opposita* e *Clusia criuva* formando núcleo arbustivo em meio à vegetação herbácea no do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Ilha de Santa Catarina, Florianópolis - SC



4. Estrutura da dissertação

Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo teve como objetivo avaliar se a riqueza e abundância de espécies lenhosas sob a copa da *G. opposita* difere em comparação a áreas expostas de vegetação herbácea da restinga e como a altura, área de copa, distância às manchas de vegetação arbustiva-arbórea, ao mar e aos corpos d'água influenciam este processo. A hipótese testada foi de que a abundância e a riqueza de espécies lenhosas seriam maiores sob a copa de *G. opposita* do que em áreas expostas, e que estes parâmetros seriam afetados positivamente pela área da copa, altura da copa e distância ao mar, e negativamente com o aumento da distância das manchas de vegetação arbustiva-arbórea e aos corpos d'água.

O segundo capítulo teve como objetivo avaliar o papel da comunidade de microrganismos do solo e do microclima na riqueza, abundância e biomassa das plântulas germinadas sob a copa de *G. opposita*. A hipótese testada foi de que a vegetação depende da estrutura das comunidades microbianas do solo, sendo que em faixas contínuas de vegetação arbórea as comunidades microbianas são mais complexas e facilitam a germinação e estabelecimento de mais espécies do que em arbustos isolados

Capítulo 1:

Abundância e riqueza de espécies lenhosas sob a copa de *Guapira opposita*: uma abordagem de facilitação

Introdução

O processo de sucessão nas comunidades vegetais refere-se às mudanças observadas a partir do processo de colonização ou na sequência a uma perturbação em meio à vegetação. No processo de sucessão guiado por facilitação existe a ideia de que algumas espécies se comportam como centrais para o estabelecimento de outras, melhorando ou amenizando as condições para que espécies menos tolerantes possam se desenvolver (Connell & Slatyer, 1977). Em um ambiente de sucessão primária, por exemplo, as espécies pioneiras acabam funcionando como um núcleo de estabelecimento para que espécies secundárias possam colonizar o ambiente. Esse processo de sucessão centrado em indivíduos focais foi denominado nucleação (Yarranton & Morrison, 1974), e é a partir destes núcleos que poderão ser formadas ilhas de arbustos e se expandir até formar manchas de vegetação contínua (Slocum, 2001).

Em uma comunidade vegetal, inicial ou tardia, a presença de uma planta também pode beneficiar o estabelecimento de outras espécies embaixo de sua copa, favorecendo sua germinação e crescimento ou modificando as condições ambientais, como no caso das plantas berçário (Niering et al., 1964). A facilitação exercida por essas plantas também pode afetar a riqueza e abundância local através da mudança na distribuição de recursos e nas interações entre organismos, alterando a dinâmica da comunidade vegetal (McIntire & Fajardo, 2013). Nos ambientes sob estresse abiótico, as plantas berçário aumentam a riqueza local permitindo que espécies não tolerantes se estabeleçam. Assim, as facilitadoras promovem o aumento da diversidade em ambientes adversos, onde a riqueza tende naturalmente a ser baixa (Cavieres et al., 2014).

São consideradas boas nucleadoras as espécies com grande área de copa e com o dossel fechado, pois reduzem mais a radiação incidente, a temperatura do solo e a cobertura por gramíneas se comparadas a espécies com copas menores e mais abertas (Arantes et al., 2014). Já as espécies com frutos carnosos podem atrair mais animais dispersores de sementes atuando melhor como poleiros e aumentando a chuva de sementes sob suas copas (McConkey et al., 2012). Assim,

arbustos nucleadores tendem a receber propágulos de diferentes espécies pela atração de animais dispersores e aumentam o recrutamento de plântulas pelo melhoramento das condições climáticas sob sua copa (Slocum, 2001).

A distância aos fragmentos de vegetação também é um fator importante no processo de nucleação, já que a chuva de sementes sob o arbusto está relacionada à capacidade de dispersão das mesmas. Com isso, a densidade de sementes dispersa tende a diminuir quanto maior for a distância em relação às bordas de fragmentos florestais. A dispersão de sementes endozoocóricas, por exemplo, fica restrita a áreas mais próximas das bordas das manchas de vegetação, geralmente até 20m de distância, por ter uma forte dependência de agentes dispersores (Martínez-Garza et al., 2009).

Entre os fatores que podem influenciar a facilitação sob arbustos, estão aqueles ligados ao estresse ambiental - como as condições de temperatura, ventos e salinidade - ou à escassez de recursos - como falta de água, luz e nutrientes (Maestre et al., 2009). Em ambientes onde existe este tipo de estresse, as relações de facilitação predominam mais que as relações de competição, sendo a primeira importante na distribuição de espécies na comunidade (Callaway, 2007). Desta maneira, espera-se que ambientes costeiros sejam bons locais para o estudo da facilitação, onde a salinidade provinda do mar e a escassez de água geram um gradiente de estresse: quanto mais próximo à praia e quanto mais afastado aos corpos d'água doce um arbusto estiver, maior será a facilitação por este provida (Callaway & Pugnaire, 1999; Callaway, 2007; Castanho et al., 2014).

Nas restingas, ambientes considerados áridos, o crescimento de certos indivíduos é maior quando se estabelecem sob a copa de outras plantas do que quando se desenvolvem em áreas de areia exposta (Castanho et al., 2015a). Nestes locais, estudos comprovaram que espécies iniciais podem atuar como facilitadoras, indicando que este é um processo importante na sucessão primária e na transição de estrato herbáceo para arbóreo (Castanho et al., 2014). Por isso, também espera-se que em ambientes de restinga o desenvolvimento de espécies lenhosas seja maior embaixo da copa de arbustos que amenizam as condições extremas do que em ambientes de vegetação herbácea ou areia nua.

Em formações de restinga herbácea no sul do Brasil, é comum encontrar arbustos da espécie *G. opposita* em agrupamentos arbustivos,

que se estabelecem em terrenos pouco ondulados próximos à praia (Reitz, 1970). Esta espécie é considerada nucleadora (Araújo, 2011) e facilitadora (Castanho et al., 2012) em ambientes de restinga. Além disso, no sistema de dunas da costa leste da Ilha de Santa Catarina, a presença de indivíduos lenhosos de diferentes espécies sendo recrutados sob a copa do arbusto *G. opposita* em meio à vegetação herbácea parece ser uma particularidade desta espécie no local, não sendo observadas fortes evidências de facilitação sob a copa de outros arbustos.

Procurando entender o papel da espécie *G. opposita* na dinâmica da sucessão vegetal da área de estudo, o presente trabalho procurou avaliar (1) se a riqueza e abundância de espécies lenhosas sob a copa da *G. opposita* difere em comparação a áreas expostas de vegetação herbácea da restinga e (2) como a altura do arbusto, a área de copa, a distância às manchas de vegetação arbórea, ao mar e aos corpos d'água influenciam este processo de facilitação. A hipótese testada foi de que a abundância e a riqueza de espécies lenhosas seriam maiores sob a copa de *G. opposita* do que em áreas expostas, e que estes parâmetros seriam afetados positivamente pela área e altura da sua copa e negativamente com o aumento da distância às manchas de vegetação arbórea, ao mar e aos corpos d'água.

Materiais e Métodos

1. Área de Estudo

A área de amostragem compreendeu um setor interno de dunas do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição (PMDLC), com vegetação predominantemente herbácea, situado a uma distância entre 50m e 600m do mar. Arbustos da espécie *G. opposita* são frequentes na área, tanto de maneira isolada como formando pequenos núcleos arbustivos com indivíduos das espécies *C. criuva*, *M. palustris* e *O. pulchella*. No local é frequente a presença de lagoas rasas e temporárias, mais evidentes em épocas de chuvas intensas.

2. Desenho amostral

Foram selecionados 35 indivíduos de *G. opposita* com uma distância mínima de 15m entre si e coletadas suas coordenadas geográficas com o auxílio de um receptor satelital GPS da marca Garmin modelo Etrex Vista Hcx. Os arbustos de *G. opposita* escolhidos eram os indivíduos de maior porte dentro das pequenas manchas que formavam, não havendo sobreposição de copa com nenhum outro arbusto. Foram obtidos dois diâmetros da copa de cada arbusto para o cálculo de sua área em forma de elipse, medindo-se também a altura do indivíduo e a distância aproximada ao corpo d'água mais próximo. A medida foi feita sendo considerado o limite superior dos corpos d'água, aonde ficariam mais cheios nos períodos de inundação. Sob a copa de cada arbusto foram amostradas todas as plantas de espécies lenhosas com altura mínima de 10 cm e todos os indivíduos de duas espécies de bromélias abundantes (*V. friburgensis* e *A. lindenii*). Todas as plantas foram identificadas até o nível de gênero ou espécie.

Para cada um dos indivíduos de *G. opposita* foram demarcadas áreas de mesma dimensão de sua copa em ambiente adjacentes de vegetação herbácea, cada um em uma direção sorteada. Nestas áreas também foram amostrados todos os indivíduos lenhosos e as bromélias com altura mínima de 10cm, a fim de comparar a riqueza e abundância nos sítios sob a copa e fora da copa do arbusto. Posteriormente, com o auxílio das coordenadas geográficas obtidas em campo, foram obtidas a distância de cada arbusto ao mar e sua distância à mancha de vegetação arbórea mais próxima por imagens de satélite do programa Google Earth Pro 7.1.2.

3. Análises estatísticas

Para analisar a diferença de espécies sob e fora da copa do arbusto foi utilizado o índice de dissimilaridade de Jaccard ($1-S_j$), para a matriz de presença e ausência, e o índice de Bray Curtis, para a abundância absoluta. Para calcular se a diferença na abundância e riqueza de plantas nos dois sítios era significativa, foram utilizados dois Modelos Lineares Generalizados (GLMs) com a condição (sob e fora da copa) como variável explicativa.

Para incluir a força da facilitação exercida pelo arbusto em relação à área exposta, foi utilizado o RII (Relative Interactions Index) expresso pela seguinte fórmula:

$$RII = \frac{B_w - B_o}{B_w + B_o}$$

onde B_w corresponde ao número de indivíduos ou espécies crescendo sob a influência de *G. opposita* e B_o o número de indivíduos ou espécies crescendo fora da influência do arbusto (Armas & Pugnaire, 2004; Armas et al., 2004). Os valores resultantes podem variar de -1 a 1, sendo que valores positivos mostram uma maior influência da facilitação, enquanto valores negativos mostram uma maior influência da competição no local.

Para entender quais fatores influenciam a facilitação sob a copa de *G. opposita*, foram utilizados dois GLMs, um para a abundância e outro para riqueza, com os dados do RII como variáveis resposta. As variáveis explicativas utilizadas foram: a altura do arbusto, área de sua copa, distância ao mar, distância à vegetação arbórea e aos corpos d'água. A família de distribuição utilizada em ambos os modelos foi a Poisson. A escolha dos melhores modelos (guiada pela função stepAIC) e a validação dos mesmos foram feitas com o auxílio do pacote car e MASS no software R 2.3.1 para análises estatísticas.

Resultados

1. Abundância e riqueza de plantas sob e fora da copa de *Guapira opposita*

A média da abundância de espécies lenhosas encontradas sob as copas de *G. opposita* foi maior do que a média fora da copa. O mesmo ocorreu com a riqueza, onde a média de espécies encontradas foi maior embaixo de *G. opposita*, do que nas áreas adjacentes (Tabela 1).

Tabela 1 – Valores médios de abundância e riqueza de espécies lenhosas e bromélias encontradas sob e fora da copa de arbustos de *Guapira opposita* (n=35) no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC.

	Abundância		Riqueza	
	Sob a copa	Fora da copa	Sob a copa	Fora da copa
Média	15,89	6,66	3,94	1,91
EP	2,62	1,45	0,48	0,23
Mínimo	0	0	0	0
Máximo	66	39	10	5

De um total de 770 plantas amostradas, 537 (69,7%) foram encontradas sob a copa dos indivíduos de *G. opposita* e 233 (30,3%) nas áreas expostas adjacentes. Das 27 espécies registradas, 17 (62,9%) ocorreram exclusivamente sob a copa deste arbusto e 10 (37,1%) estiveram presentes nas duas situações. Apenas quatro espécies (14,8%) foram mais abundantes na vegetação exposta, sendo que nenhuma esteve presente exclusivamente nesta situação (Tabela 2).

Tabela 2 – Abundância das espécies lenhosas e de bromélias encontradas sob a copa de *Guapira opposita* e na área exposta adjacente no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis – SC.

Família	Espécie	Hábito	Sob a copa	Fora da copa
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i>	Árvore	20	0
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i>	Árvore	3	0
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i>	Arbusto	7	79
Asteraceae	<i>Porophyllum ruderale</i>	Erva	3	2
Bromeliaceae	<i>Aechmea lindenii</i>	Erva	12	0
Bromeliaceae	<i>Vriesea friburgensis</i>	Erva	161	18
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i>	Árvore	46	5
Ericaceae	<i>Gaylussacia brasiliensis</i>	Arbusto	33	6
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i>	Árvore	3	0
Fabaceae	<i>Stylosanthes viscosa</i>	Erva	2	20
Lamiaceae	<i>Vitex magapotamica</i>	Arbusto	16	51
Lauraceae	Lauraceae sp1.	-	2	0
Lauraceae	Lauraceae sp2.	-	1	0
Lauraceae	Lauraceae sp3.	-	1	0
Lauraceae	Lauraceae sp4.	-	1	0
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	Árvore	29	1
Myrtaceae	<i>Eugenia catharinae</i>	Árvore	16	0
Myrtaceae	<i>Myrcia cf. multiflora</i>	Árvore	11	0
Myrtaceae	<i>Myrcia palustris</i>	Árvore	33	0
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	Árvore	69	8
Primulaceae	<i>Myrsine parvifolia</i>	Árvore	3	0
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	Árvore	11	0
Primulaceae	<i>Myrsine venosa</i>	Árvore	26	0
Rubiaceae	<i>Posoqueira</i> sp.	Árvore	1	0
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i>	Arbusto	1	0
Rubiaceae	<i>Psychotria carthagenensis</i>	Arbusto	3	0
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	Arbusto	23	43
	TOTAL		537	233

Tanto a riqueza (GLM: $z=-4,85$, $df= 68$, $p<0,01$) quanto a abundância (GLM: $z=-11,14$, $df= 68$, $p<0,01$) foram maiores embaixo da copa de *G. opposita* do que nas áreas expostas de vegetação. O índice de dissimilaridade entre os locais foi de 0,63, considerando-se apenas a presença e ausência das espécies e de 0,77, quando considerou-se a abundância absoluta.

2. Influência do porte do arbusto e outros fatores ambientais na abundância e riqueza de plantas sob a copa de *Guapira opposita*

Os 35 indivíduos de *G. opposita* amostrados apresentaram altura de 0,8m a 3m e área de copa de 0,24m² a 9,9m². Os indivíduos ocorreram dentro de uma faixa de 55m a 600m da praia e de 1m a 25m dos corpos de água. A distância às manchas de vegetação arbórea mais próximas variaram entre 95m a 710m (Tabela 3).

Tabela 3 – Altura, área da copa, distância ao mar, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d’água encontrados para indivíduos de *Guapira opposita* (n=35) amostrados no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis - SC. (Dist. = Distância).

	Altura (m)	Área da copa (m²)	Dist. ao mar (m)	Dist. à vegetação (m)	Dist. corpos d’água (m)
Média	1,84	3,74	249,37	372,51	5,74
EP	0,11	0,52	21,68	31,23	1,03
Mínimo	0,8	0,24	55	95	1
Máximo	3	9,9	600	710	25

Em relação às variáveis ambientais que poderiam influenciar a facilitação da abundância e riqueza sob a copa de *G. opposita*, o modelo escolhido com o melhor ajuste para explicar a abundância foi o que considerou a altura da planta, distância às manchas de vegetação arbórea e distância aos corpos d’água, explicando 22% da variação dos dados encontrados (Tabela 4). A altura foi o fator com a maior importância relativa no modelo (48%), seguida da distância aos corpos d’água (29%) e a distância às manchas de vegetação (26%).

O modelo escolhido com o melhor ajuste para a facilitação da riqueza de espécies foi o que considerou novamente a altura da planta, a

distância às manchas de vegetação arbórea e aos corpos d'água, explicando 28% da variação dos dados encontrados (Tabela 4). A altura também foi o fator com maior importância no modelo (65%), seguido distância aos corpos d'água (26%) e da distância às manchas de vegetação (17%). Os modelos escolhidos (em negrito) foram aqueles que apresentaram o menor valor de AIC (Tabela 4).

Tabela 4 – Seleção de modelos explicativos da influência dos fatores estudados para cada arbusto de *Guapira opposita* sobre a abundância e riqueza de plantas germinadas sob sua copa. (Dist. = Distância).

Modelo	Fatores fixos	AIC	ΔAIC	PseudoR²
Abundância				
M1.A	altura + dist. vegetação + dist. corpos d'água	55.2	0.00	0.22
M2.A	altura + dist. corpos d'água	55.7	0.05	0.17
M3.A	altura + dist. vegetação + dist. corpos d'água + dist. mar	57.1	1.90	0.22
M4.A	altura	57.27	2.07	0.08
Riqueza				
M1.R	altura + dist. vegetação + dist. corpos d'água	49.3	0.00	0.28
M2.R	altura + dist. corpos d'água	49.6	0.03	0.23
M3.R	área+ altura + dist. vegetação + dist. corpos d'água + dist. mar	51.4	2.01	0.31
M4.R	altura	51.4	2.01	0.14

Nos modelos selecionados, a altura do arbusto teve uma relação positiva com a facilitação da abundância e riqueza. Já em relação à distância das manchas de vegetação arbórea e aos corpos d'água, a relação das variáveis foi negativa (Figura 1 e 2).

Figura 1: Gráficos com as regressões parciais dos resíduos do modelo escolhido para as variáveis altura, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d'água em relação à facilitação da abundância de indivíduos lenhosos sob a copa de *Guapira opposita*.

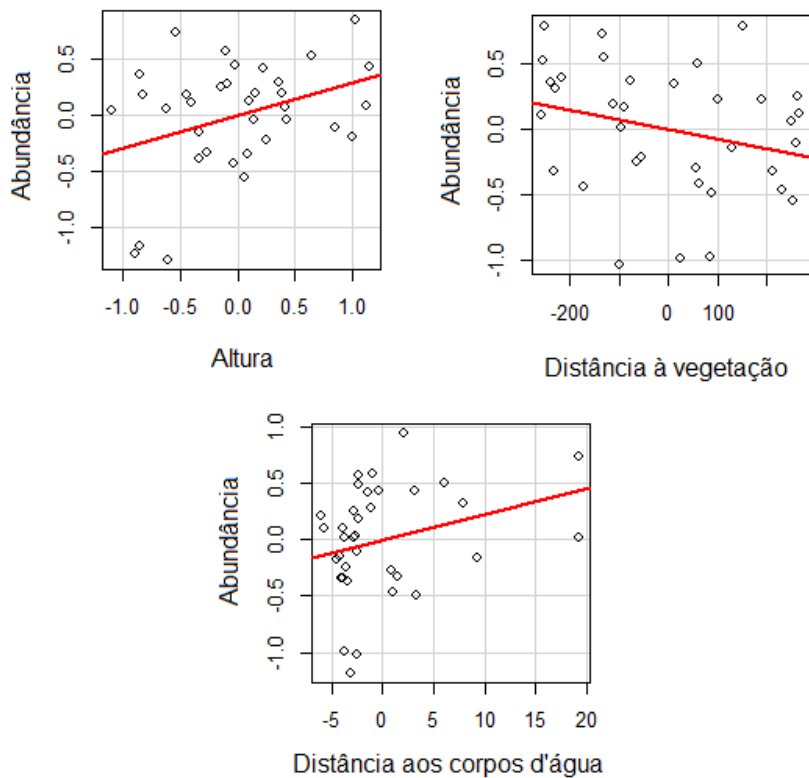
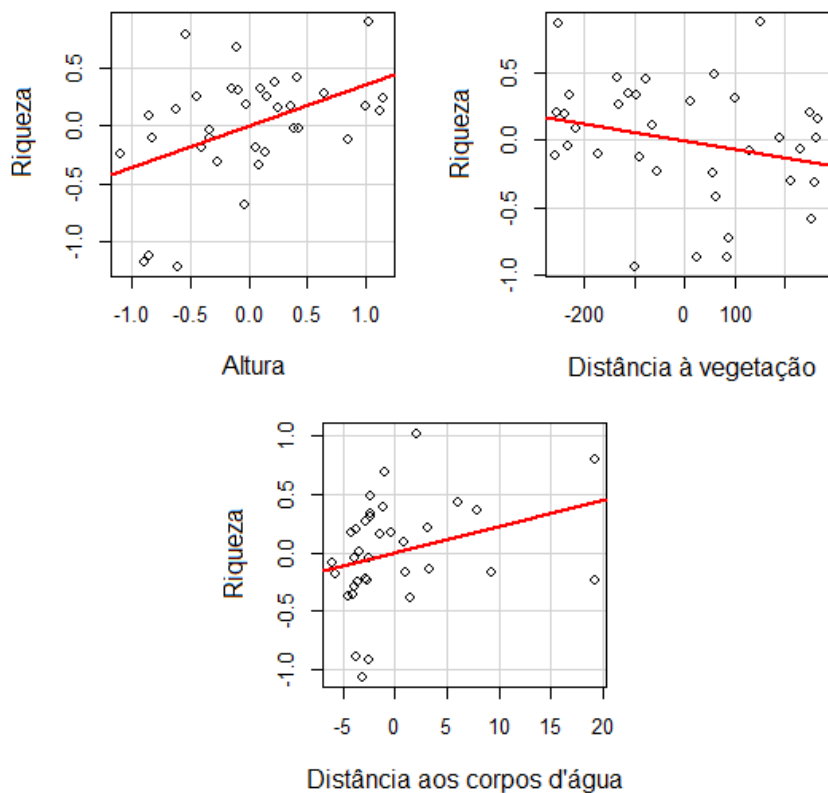


Figura 2: Gráficos com as regressões parciais dos resíduos do modelo escolhido para as variáveis altura, distância às manchas de vegetação e distância aos corpos d'água em relação à facilitação da riqueza de indivíduos lenhosos sob a copa de *Guapira opposita*.



Discussão

Os resultados encontrados mostraram que tanto a abundância quanto a riqueza de espécies lenhosas e de bromeliáceas são maiores sob a copa do arbusto *G. opposita* do que em áreas expostas adjacentes, sendo influenciados positivamente pela presença da mesma. Os resultados também mostram que a facilitação provida pelos arbustos ocorre quanto maior for sua altura e distância aos corpos d'água e quanto menor for a distância às manchas de vegetação arbórea

Evidências da relação positiva entre o sombreamento provido por plantas berçário e o processo de facilitação de espécies sob suas copas foram obtidas em diversos ecossistemas ao redor do mundo (Kellman & Kading, 1992; Pugnaire et al., 1996; Greenlee & Callaway 1996; Kitzberger et al., 2000; Lenz & Facelli, 2003; Baumeister & Callaway, 2006; Zhao et al., 2007; Semchenko et al., 2012; Castanho et al., 2012). Porém, estes estudos mostram a resposta da facilitação sobre uma ou duas espécies, não representando a riqueza total ou parcial dos locais de estudo. Os resultados deste trabalho mostraram que o sombreamento exercido pela facilitadora aumenta a riqueza local de plantas lenhosas.

O aumento da abundância e riqueza embaixo da copa de *G. opposita* pode ser explicado pela mudança de condições criadas pela sua presença, o que disponibilizaria um novo nicho para as espécies lenhosas (Bruno et al., 2003). A presença da planta facilitadora altera a disponibilidade de recursos no local e aumenta o número de nichos disponíveis— por exemplo, o consumo de luz pode levar ao aparecimento de espécies tolerantes à sombra, e o uso de nitrogênio pode mudar a proporção de carbono:nitrogênio no solo, favorecendo outras possíveis espécies. Esta mudança também pode alterar a intensidade das interações entre os indivíduos, permitindo a coexistência de mais espécies e aumentando a riqueza e diversidade alfa sob a copa (McIntire & Fajardo, 2014).

Para as restingas, estudos mostraram que o sombreamento gerado por espécies lenhosas contribui para a facilitação de espécies herbáceas (Shumway, 2000) e arbóreas (Castanho et al., 2012), amenizando a alta intensidade de radiação solar. Um dos benefícios do sombreamento inclui a diminuição da diferença de temperatura, o que gera uma redução da diferença de pressão do vapor entre os tecidos vegetais e o ambiente, aumentando a umidade do ar. A sombra também

mantém a faixa de temperatura ideal para o equilíbrio fisiológico, já que a partir dos 50-60°C as plantas sofrem danos celulares (Callaway, 2007).

Entre as espécies encontradas, os hábitos arbustivo e arbóreo foram predominantes. As únicas espécies herbáceas encontradas, com exceção das bromélias, foram *Porophyllum ruderales*, *Gaylussacia brasiliensis* e *Stylosanthes viscosa*. As espécies das famílias Lauraceae, Myrtaceae e Primulaceae são típicas de restinga arbórea e não se desenvolvem ou possuem uma ocorrência rara em ambientes de restinga herbácea (Guimarães, 2006). Isto mostra que 25% dos indivíduos amostrados sob a copa de *G. opposita* não se desenvolveriam fora de sua influência.

Como esperado, as espécies lenhosas mais abundantes encontradas sob a copa de *G. opposita*, além dela mesma, são árvores e possuem frutos carnosos dispersos por aves (Araújo, 2011), neste caso *C. criuva*, *G. brasiliensis*, *M. palustris* e *O. pulchella*. Outra espécie muito abundante sob a copa de *G. opposita* foi a bromélia *V. fribugensis*. Estas bromeliáceas se desenvolvem preferencialmente em ambientes de luz difusa e que permitam o acúmulo de água em seus tanques (Reitz, 1983). Por outro lado, duas das três espécies mais comuns encontradas nas áreas de vegetação exposta foram arbustos que possuem dispersão do tipo anemocórica (Guimarães, 2006), neste caso *Baccharis dracunculifolia* e *Dodonaea viscosa*.

As espécies lenhosas, comumente associadas a estágios mais avançados na sucessão, se desenvolvem em ambientes mais fechados e são menos tolerantes à radiação extrema (Pugnaire et al., 1996). Já espécies consideradas de estágios mais iniciais, como as espécies herbácea e arbustivas, são mais tolerantes a altos níveis de radiação, pois a maioria é do tipo C4 e tem a fotossíntese favorecida em ambientes muito iluminados (Gurevitch et al., 2009). Assim, a falta de tolerância a fatores extremos limita o desenvolvimento de plantas lenhosas à área da copa das plantas facilitadoras e aumenta a dissimilaridade de espécies em relação ao ambiente exposto.

As relações entre a facilitação da abundância e riqueza de espécies com as variáveis medidas em campo estão de acordo com o esperado para o porte do arbusto (Arantes et al., 2014). A altura pode ser um fator importante na atração de aves, já que árvores maiores são mais vistosas e, conseqüentemente, atraem mais indivíduos que transportam sementes. Isto pode ser claramente explicado pelo efeito poleiro (Debussche et al., 1982) causado quando as aves engolem frutos nas

manchas de vegetação mais desenvolvidas e defecam ou regurjitam sementes nas árvores isoladas que usam para o pouso. Assim, a chuva de sementes e recrutamento de plântulas resultantes fica restrito, em grande parte, aos microambientes localizados embaixo da copa destes poleiros (Pausas et al., 2006).

A relação positiva da facilitação com a distância dos arbustos de *G. opposita* às manchas de vegetação arbórea também está de acordo com o esperado, pois o aumento da distância em relação à fonte diminui a probabilidade de chegada dos propágulos (Pausas et al., 2006). Além disso, a maioria das espécies encontradas sob sua copa podem ser vistas em maior abundância nos cordões de vegetação arbórea, pois são estas manchas a principal fonte de propágulos das espécies lenhosas encontradas sob a copa de *G. opposita* (Guimarães, 2006).

A distância aos corpos d'água foi significativa para a facilitação da abundância de indivíduos e riqueza de espécies, também como esperado. A distância aos corpos d'água foi considerada um fator de estresse limitante, já que a falta de disponibilidade de água limita o desenvolvimento dos indivíduos nas restingas (Wilson & Sykes, 1999). Assim, seria esperado que houvesse mais facilitação em ambientes distantes dos corpos d'água por serem locais mais estressantes (Callaway, 2007). A presença da planta facilitadora em um ambiente árido pode melhorar a disponibilidade de água através de sua elevação para camadas mais superficiais do solo por suas raízes (Maestre et al., 2009), o que explicaria a presença de mais indivíduos sob sua influência.

A salinidade, aqui representada pela distância ao mar, é considerada uma importante fonte de estresse nestes ambientes. Apesar disso, este fator não mostrou ser importante em determinar a presença de indivíduos sob a copa de *G. opposita*, ao contrário do esperado pelo modelo tradicional de facilitação (Callaway, 2007). Porém, estes resultados estão de acordo com o encontrado por Castanho et al. (2012), onde concluíram que nos ambientes de restinga não há nenhuma alteração da associação espacial entre plantas beneficiadoras e beneficiadas com o aumento da distância ao mar para a maioria das formas de vida.

Portanto, a partir dos dados levantados neste trabalho, podemos concluir que a presença da espécie *G. opposita* aumenta a riqueza e abundância de outras espécies lenhosas e bromeliáceas sob sua copa em comparação à matriz herbácea que a rodeia. Os principais fatores

associados ao arbusto e que determinam o nível de facilitação são a altura do indivíduo (porte), a distância aos corpos de água (estresse) e a distância às manchas de vegetação (dispersão). Isto reforça a ideia de que *G. opposita* atua como planta berçário facilitando o estabelecimento de diversas espécies sob sua copa, e que também atua como uma espécie central no aumento da diversidade local e na sucessão primária nos ambientes de restinga.

Capítulo 2:

Influência dos microrganismos do solo e do microclima no processo de facilitação sob a copa de *Guapira opposita*

Introdução

Os efeitos positivos da facilitação nas comunidades vegetais, principalmente naquelas com condições ambientais mais extremas, são de amplo conhecimento e estão bem descritas na literatura. O principal efeito direto proporcionado inclui a diminuição da temperatura e radiação extremas sob a influência da facilitadora, como consequência do sombreamento gerado por suas copas (Pugnaire et al., 1996; Moro et al., 1997). Sob a copa das facilitadoras também ocorre um aumento da disponibilidade de água no solo, causado pela diminuição da evapotranspiração e pelo transporte de água por raízes de camadas mais profundas para camadas mais rasas (Prieto et al., 2012). Além disso, estas plantas promovem a oxigenação do solo, promovem proteção mecânica contra o vento e proteção das plântulas facilitadas contra herbívoros (Shumway, 2000; Zou et al., 2005; Callaway, 2007; Yang et al., 2010; Castanho & Prado, 2014).

As espécies facilitadoras também podem influenciar indiretamente as espécies facilitadas através do aumento da disponibilidade de nutrientes no solo (Pugnaire et al., 1996; Hortal et al., 2013), frequentemente causado pela associação com micorrizas e bactérias fixadoras de nitrogênio tal como nas espécies de leguminosas (Van der Putten, 2009; van der Heijden et al., 2015). Espécies com estas associações podem aumentar o crescimento de outras sob sua influência, aumentando a taxa de colonização e alterando a composição de espécies pelo enriquecimento de nutrientes em solos mais pobres. Shumway (2000) mostrou que arbustos fixadores de nitrogênio aumentam tanto o crescimento como o número de flores e sementes, assim como a eficiência fotossintética de indivíduos que crescem sob sua copa em comparação a indivíduos que crescem fora dela.

Sabe-se que as plantas modificam a microbiota do solo em sua rizosfera através da secreção de substâncias orgânicas, podendo criar comunidades espécie-específicas de microrganismos sob sua influência (Ehrenfeld et al., 2005; Bardgett & Wardle, 2010; Edwards et al., 2015).

Por sua vez, a microbiota presente no solo influencia a diversidade e composição da comunidade vegetal, o crescimento individual, a produtividade, a abundância das espécies e a disponibilidade de nutrientes no solo (Hortal et al., 2013; Rodríguez-Echeverría et al., 2013; van der Putten et al., 2013; Bardgett & van der Putten, 2014; Wagg et al., 2014). Larimer et al. (2014) confirmaram que a presença destes fungos e bactérias aumentam a taxa de crescimento individual de *A. canescens*, independente da composição química do solo, indicando a importância da relação das espécies vegetais com o meio biótico de sua rizosfera.

Os microrganismos do solo são atores essenciais nas funções e processos ecossistêmicos, como ciclagem de nutrientes, sequestro de carbono e fertilidade do solo e na estrutura e diversidade das comunidades vegetais (Pendergast et al., 2013; Rodríguez-Echeverría et al., 2016). A disponibilidade de recursos para estas comunidades microbianas é limitada por folhas mortas, galhos e compostos orgânicos secretados pelas raízes (Bais et al., 2003; Goberna et al., 2007; Broeckling et al., 2008; Dennis et al., 2010). Como as espécies vegetais diferem em sua composição bioquímica, mudanças na diversidade de plantas podem alterar a produção de compostos orgânicos e controlar a composição e função das comunidades microbianas, assim como os processos ecossistêmicos que estas mediam (Zak et al., 2003).

Trabalhos recentes relacionam a microbiota do solo com espécies descritas como plantas berçário, comparando a composição e atividade dos microrganismos debaixo da copa destas plantas e em locais de solo exposto (Rodríguez-Echeverría et al., 2013, 2016). A espécie *Cupressus atlantica* (Gaussen) Silba, por exemplo, exerce seu papel de facilitadora através do aumento da biomassa de microrganismos e de micorrizas arbusculares no solo em que se estabelece, o que promove o crescimento das facilitadas e uma maior disponibilidade de nutrientes no solo (Dupponois et al., 2011). Já a espécie *Brassica rapa* L. produz uma comunidade de microrganismos mais complexa – maior abundância, riqueza e diversidade - do que em áreas expostas. Estas comunidades associadas, por sua vez, são capazes de alterar a seleção de características funcionais nas plantas facilitadas, aumentando o crescimento, floração e fecundidade das mesmas (Lau & Lennon, 2011). Isto mostra que os microrganismos do solo podem interferir na dinâmica das comunidades vegetais selecionando espécies, grupos funcionais e características físicas através de seus efeitos sobre a

germinação de sementes, dos recursos que colocam à disposição das plantas ou dos compostos secundários que estes geram (Rodríguez-Echeverría et al., 2013).

Em ambientes de restinga, algumas espécies colonizadoras atuam como plantas facilitadoras, melhorando as condições microclimáticas e aumentando a disponibilidade de água (Castanho & Prado, 2014). A presença destes arbustos também aumenta a disponibilidade de nitrogênio no solo em comparação às áreas de areia exposta, além de melhorar a germinação, sobrevivência, crescimento e a eficiência fotossintética das plantas beneficiadas. Isto indica que a facilitação tem um papel importante durante a sucessão e transição da fisionomia herbácea para a arbustiva/arbórea nestes ambientes (Shumway, 2000; Franks, 2003; Baumeister & Callaway, 2006; Castanho & Prado, 2014).

Apesar dos efeitos microclimáticos da facilitação em restingas serem estudados, a influência dos microrganismos do solo no processo de facilitação e sucessão nestes ambientes ainda não está esclarecido, não havendo trabalhos que analisem o papel da microbiota nesta relação. Assim, este capítulo foi desenvolvido visando entender as interações entre as comunidades vegetais e de microrganismos do solo nestas áreas, além de relacionar o papel da microbiota e da mudança de microclima no processo de facilitação.

O objetivo deste trabalho foi avaliar o papel da comunidade de microrganismos do solo e do microclima na emergência de plântulas sob a copa de *G. opposita*. A hipótese testada foi a de que a estrutura das comunidades microbianas depende da cobertura vegetal, que é mais diversa em faixas contínuas do que em zonas abertas. Consequentemente, em faixas contínuas de vegetação as comunidades microbianas são mais abundantes e diversas, facilitando a germinação e estabelecimento de mais espécies.

Materiais e Métodos

1. Área de Estudo

Foram selecionadas duas áreas de estudo dentro do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição (PMDLC), em uma área de aproximadamente 5 ha. A primeira dominada por uma matriz de solo exposto com vegetação herbácea, onde *G. opposita* ocorre como arbustos isolados ou em pequenos agrupamentos arbustivos - denominada área aberta. A segunda em um cordão de vegetação contínua de restinga arbórea, com indivíduos de *G. opposita* bem estabelecidos em meio à outras espécies lenhosas bem desenvolvidas - denominada área fechada.

2. Caracterização microclimática

Para a caracterização dos locais de estudo foram medidos a umidade do solo, a temperatura do solo e a radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente sob a copa de um indivíduo de *G. opposita* na área aberta e um na área fechada. Utilizou-se dois *Data Loggers* Em50 (Decagon Devices, Pullman, WA, USA) onde os sensores de umidade e temperatura (5TM, Decagon Devices) foram enterrados a 10 cm de profundidade e o sensor de radiação foi colocado na altura do solo sob a copa de cada indivíduo. Os *Data Loggers* foram programados para coletar os dados ambientais a cada 60 minutos durante seis meses de estudo, de outubro de 2014 a abril de 2015.

3. Caracterização do solo

Foram coletadas amostras do solo a uma profundidade de 5 cm, sem folhas e galhos, embaixo da copa de 10 indivíduos de *G. opposita* na área aberta e de 10 indivíduos na área fechada. As coletas foram misturadas entre si, formando duas grandes unidades compostas. Após secagem à sombra, foram retiradas duas amostras de 500 g por local - uma para a análise física e uma para a análise química. As amostras foram enviadas ao Laboratório de Análises Químicas do Solo e ao Centro de Pesquisa para Agricultura Familiar - EPAGRI para a análise de granulometria, macronutrientes, micronutrientes e pH.

4. Desenho experimental

Para realizar o experimento, foram escolhidos 20 indivíduos de *G. opposita* no local de estudo (10 arbustos na área aberta e 10 arbustos na área fechada), todos com pelo menos 1,5m de altura. De cada indivíduo foram retiradas quatro parcelas de 10cm de profundidade de solo superficial sob a área debaixo de sua copa. As parcelas, em formato de blocos sólidos e com aproximadamente 2,5kg, foram acondicionados em bandejas de polipropileno com dimensões de 30cm x 22cm x 10cm, sendo preservada sua estrutura original. Em seguida, realizou-se um experimento de translocação de solo com as bandejas, onde duas permaneceram no local de onde foram retiradas e duas foram colocadas sob a copa de um arbusto na área oposta, tanto para os arbustos da área aberta quanto da área fechada. Uma bandeja de cada par foi regada com extrato da microbiota de solo da área aberta e a outra com o extrato da microbiota da área fechada (Figura 1).

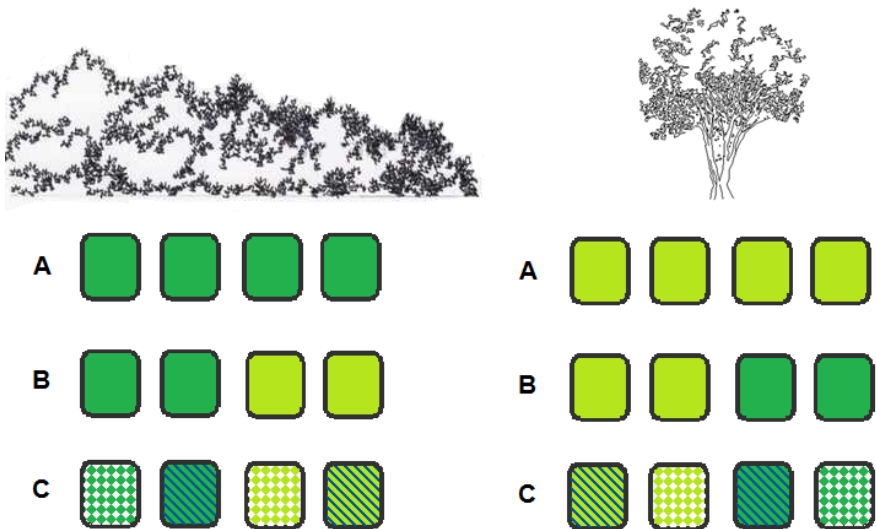
A solução com a microbiota foi extraída a partir da lavagem de solo do local com água destilada em proporção 1:2 e a solução resultante filtrada em peneiras de 0,5mm de abertura (Van de Voorde et al., 2012). As bandejas foram regadas com os respectivos extratos uma vez por mês, desde outubro de 2014 a abril de 2015. O volume de extrato aplicado foi de 2L por bandeja (aprox. 30% do seu volume), sendo este preparado em campo todos os meses. As bandejas foram furadas para possibilitar o escoamento da água e receberam uma proteção construída com arame e tecido *voil* branco a aproximadamente 15cm de altura, para evitar o aporte de sementes.

O experimento em campo tinha como variáveis: o microclima (ambiente sob a copa do arbusto em áreas aberta e fechada), o solo (origem do solo na bandeja, áreas aberta e fechada) e extrato (solução da microbiota de solo das áreas aberta e fechada). Portanto, embaixo dos arbustos de cada área haviam quatro bandejas com os seguintes tratamentos: 1) solo da área aberta e extrato da área aberta; 2) solo da área aberta e extrato da área fechada; 3) solo da área fechada e extrato da área fechada; 4) solo da área fechada e extrato da área aberta.

Ao final do experimento, as bandejas foram retiradas e todos os indivíduos emergentes foram fotografados e identificados em laboratório até o nível de família ou espécie. Quando não foi possível a identificação foi atribuído um número ao morfotipo. Para o cálculo da biomassa, foram obtidos os pesos de cada indivíduo depois de serem secos em estufa a 60°C por 48 h.

Para descartar diferenças quanto à presença de nutrientes nas soluções preparadas com a microbiota do solo da área aberta e fechada, foram realizadas análises químicas e físicas de duas amostras de areia autoclavada com as respectivas soluções aplicadas. Posteriormente, foi retirada uma amostra de 500g de cada local e realizada as análises em laboratório, conforme procedimento descrito acima. Os resultados indicaram alta semelhança na estrutura química e física das amostras, sem diferenças expressivas entre elas (Anexo D).

Figura 1: Desenho esquemático da instalação em campo do experimento de translocação de solo sob a copa dos arbustos, representando um indivíduo de *G. opposita* na área aberta (à direita) e um na área fechada (à esquerda). (A) Marcação e retirada de quatro blocos de solo sob a copa de cada arbusto. (B) Translocação de dois blocos de solo do local para o arbusto na área oposta. (C) Aplicação de extratos da microbiota do solo nos blocos translocados – o padrão em listras representa o extrato da área aberta e o padrão xadrez da área fechada.



5. Análises moleculares

Foram realizadas análises metagenômicas através do sequenciamento *shotgun* para avaliar a riqueza taxonômica dos grupos de microrganismos presentes no solo das áreas aberta e fechada.

Foram coletadas dez amostras de 50g de solo por área e misturadas entre si para formar duas amostras compostas, uma para a área aberta e uma para a área fechada. Destas amostras compostas foram retiradas aproximadamente 15g de solo e enviados ao laboratório para realizar as análises moleculares. A extração de DNA, a preparação da biblioteca e o sequenciamento foram realizadas pelo Research and Testing Laboratory (Lubbock, Texas, Estados Unidos).

O DNA foi extraído de aproximadamente 0,4g de solo homogeneizado de cada local utilizando o *PowerSoil® DNA Isolation Kit* (MO BIO Laboratories, USA), seguindo as instruções do fabricante. A quantificação do DNA foi realizada pelo método de fluorimetria com o *Qubit® dsDNA High Sensitivity Assay Kit* (Thermo Fisher Scientific, USA). A preparação da biblioteca *Illumina* foi feita com o *KAPA Hyper Plus Library Preparation Kit* (Kapa Biosystems, USA). O sequenciamento foi realizado pelo método *high-throughput* com equipamento *Illumina* utilizando o *HiSeq Rapid SBS Kit v2* que produz leituras de 2x250 pb do tipo *pair end*.

Os procedimentos de bioinformática foram realizados na Estación Experimental de Zonas Áridas (Almería, Espanha). As leituras brutas do sequenciamento *shotgun* foram aplicados à base de dados *MG-RAST pipeline v. 3.6*. As leituras *Illumina* foram processadas através do controle de qualidade *pipeline*, que incluiu desreplicação (eliminação de sequências replicadas artificialmente), filtragem de bases ambíguas e filtragem de comprimento. Após o controle de qualidade, as leituras foram cadastradas por similaridade taxonômica e funcional na base de dados *M5nr* e *Subsystems*, respectivamente. O algoritmo utilizado foi o “*Representative Hit*” que permite a comparação de perfis funcionais e taxonômicos de diferentes metagenomas. Os dados metagenômicos utilizados neste estudo foram depositados no repositório *MG-RAST* sob os números de acesso 4688374.3 (Área aberta) e 4688373.3 (Área fechada).

6. *Análises estatísticas*

Para analisar quais condições e tratamentos determinaram a abundância, biomassa e riqueza de plantas emergidas sob a copa de *G. opposita*, foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) para cada variável resposta. Esta análise não paramétrica leva em consideração os delineamentos em blocos casualizados com parcelas subdivididas (*split-plot*). Foram considerados como fatores fixos o microclima, o solo e os extratos de microbiota. Foram consideradas variáveis aleatórias as réplicas de indivíduos de *G. opposita*. O modelo escolhido com o melhor ajuste foi o que apresentou o menor AIC. Todas as análises foram realizadas no software R 2.3.1 para análises estatísticas, onde foi utilizando o pacote *glmmADMB*, *car* e *lattice* para executar e validar os GLMMs.

Para detectar as diferenças significativas entre os metagenomas da área aberta e fechada, as anotações funcionais e taxonômicas do *MG-RAST* foram carregados no programa *Statistical Analysis of Metagenomic Profiles* (STAMP) v. 2.1.3. As abundâncias relativas dos táxons foram comparados por teste Q. Foi aplicado um teste G bicaudal e foi utilizado o método Newcombe - Wilson para obter intervalos de confiança (corrigido pelo procedimento Benjamini-Hochberg FDR).

Resultados

1. Caracterização dos locais

As médias da temperatura do solo e radiação encontradas sob a copa de *G. opposita* em ambientes abertos foram maiores do que as médias encontradas sob a copa do arbusto em ambientes fechados, ao contrário do encontrado para a umidade do solo (Tabela 1).

Tabela 1 – Médias de radiação, temperatura do solo e umidade do solo sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga (média \pm 1 EP).

Área	Radiação ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Umidade (m^3/m^3)
Aberta	396,3 \pm 4,65	24,01 \pm 0,02	0,078 \pm 0,001
Fechada	122,2 \pm 2,1	23,74 \pm 0,02	0,101 \pm 0,001

Os resultados das análises químicas realizadas nas amostras de solo para a caracterização dos locais mostram que todos os parâmetros analisados, inclusive o índice SMP (tamponamento do solo), foram maiores para a área fechada do que para a área aberta. A única exceção foi o pH, que não diferiu nas duas áreas.

Tabela 2 – Análise química do solo coletado sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga: pH, SMP, matéria orgânica (MO) em porcentagem, fósforo (P) e potássio (K) em mg/d^3 , alumínio (Al), cálcio (Ca) e magnésio (Mg) em cmol/d .

Área	pH	SMP	MO	P	K	Al	Ca	Mg
Aberta	5,5	6,3	1,0	5,0	50,0	0,0	0,9	0,2
Fechada	5,5	6,7	1,7	9,2	96,0	0,2	1,2	0,4

Os resultados das análises físicas mostram que a área fechada possui um maior teor de argila, maior porcentagem de carbono orgânico, nitrogênio e relação C/N que as amostras da área aberta. A porcentagem de areia é maior em áreas abertas do que fechadas (Tabela 3).

Tabela 3 – Análise física do solo coletado sob a copa de *Guapira opposita* em áreas abertas e fechadas de restinga.

Área	Argila (%)	Areia (%)	Carbono Org. (%)	Nitrogênio (%)	Relação C/N
Aberta	2,5	97,5	1,22	0,08	15
Fechada	3,6	96,4	2,53	0,10	25

2. Resultados do experimento em campo

Foram amostrados um total de 963 indivíduos divididos em 35 espécies, 22 famílias e 10 morfotipos. Todas as espécies tiveram indivíduos emergentes nas bandejas depositadas em área aberta e fechada, em ambos os extratos. As famílias com maior riqueza e abundância entre os indivíduos emergentes foram Asteraceae, Poaceae e Cyperaceae, todas com hábito predominantemente herbáceo (Tabela 4). As espécies mais abundantes foram Poaceae sp.1 (107), Cyperaceae sp.1 (86), *Diodella apiculata* (Willd. ex Roem. & Schult.) Delprete (79) e *Microstachys corniculata* (Vahl) Griseb (75). Entre as espécies lenhosas, as mais abundantes foram *C. criuva* (41), *Ilex dumosa* Reissek (17) e *G. opposita* (13).

Tabela 4 – Lista das espécies, forma de vida e abundância total das espécies registradas no experimento.

Família	Espécie	Forma de vida	Abundância total
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i>	Árvore	17
Apocynaceae	<i>Ditassa burchellii</i>	Trepadeira	29
Apocynaceae	<i>Oxypetalum tomentosum</i>	Trepadeira	1
Asteraceae	<i>Eupatorium casarettoi</i>	Erva	38
Asteraceae	<i>Gamochaeta americana</i>	Erva	19
Asteraceae	<i>Mikania cordifolia</i>	Trepadeira	1
Asteraceae	<i>Porophyllum ruderale</i>	Erva	2
Bromeliaceae	<i>Vriesea</i> sp.1	Erva	2
Cyperaceae	Cyperaceae sp.1	Erva	86
Cyperaceae	Cyperaceae sp.2	Erva	8
Clusiaceae	<i>Clusia criuva</i>	Árvore	41
Commelinaceae	<i>Commelina</i> sp.	Erva	25
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i>	Árvore	1

Euphorbiaceae	<i>Microstachys corniculata</i>	Erva	75
Fabaceae	<i>Desmodium adscendens</i>	Erva	22
Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i>	Arbusto	3
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	Árvore	2
Melastomataceae	<i>Tibouchina urvilleana</i>	Arbusto	26
Myrtaceae	<i>Eugenia catharinae</i>	Arbusto	1
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i>	Árvore	13
Piperaceae	<i>Peperomia glabella</i>	Erva	49
Poaceae	<i>Paspalum arenarium</i>	Erva	50
Poaceae	<i>Spartina</i> sp.	Erva	1
Poaceae	Poaceae sp.1	Erva	107
Poaceae	Poaceae sp.2	Erva	50
Poaceae	Poaceae sp.3	Erva	18
Poaceae	Poaceae sp.4	Erva	8
Polypodiaceae	<i>Polypodium lepidopteris</i>	Erva	12
Primulaceae	<i>Myrsine venosa</i>	Árvore	7
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i>	Arbusto	11
Rubiaceae	<i>Diodella apiculata</i>	Erva	79
Rubiaceae	<i>Diodella radula</i>	Erva	15
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	Arbusto	7
Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i>	Trepadeira	10
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	Erva	15
Indeterminada	MORFOTIPO 1	-	2
Indeterminada	MORFOTIPO 2	Erva	15
Indeterminada	MORFOTIPO 3	Erva	2
Indeterminada	MORFOTIPO 4	-	3
Indeterminada	MORFOTIPO 5	-	1
Indeterminada	MORFOTIPO 6	-	1
Indeterminada	MORFOTIPO 7	Erva	7
Indeterminada	MORFOTIPO 8	Erva	1
Indeterminada	MORFOTIPO 9	Erva	1
Indeterminada	MORFOTIPO 10	-	9
Indeterminada	MORFOTIPO 11	-	33
Indeterminada	MORFOTIPO 12	-	6
Indeterminada	MORFOTIPO 13	-	14
Indeterminada	Não identificadas	-	17
TOTAL			963

Em uma comparação das médias da abundância, biomassa e riqueza obtidas, todas foram maiores nas bandejas regadas com o extrato do solo fechado em comparação às regadas com o extrato do solo aberto, independentemente dos fatores microclima e solo. Esta diferença pode ser observada na Tabela 5 e nas Figuras 2, 3 e 4.

Quando comparada a abundância média nas bandejas depositadas sob o microclima aberto e fechado, houve uma maior emergência sob o microclima fechado (Figura 2). Já para as variáveis biomassa e riqueza, as médias não diferiram (Figura 3 e 4). Em relação ao fator solo, a média em nenhuma das condições diferiu entre si (Figura 2, 3 e 4).

Tabela 5 – Abundância, biomassa e riqueza de espécies emergidas para cada tratamento experimental (média \pm 1 EP).

Microclima	Solo	Extrato	Abundância (indivíduos)	Biomassa (gramas)	Riqueza média (espécies)
Aberto	Aberto	Aberto	7,4 \pm 1,8	0,29 \pm 0,14	3,5 \pm 0,6
		Fechado	11,1 \pm 2,1	0,78 \pm 0,22	4,7 \pm 0,5
	Fechado	Aberto	6,9 \pm 1,4	0,96 \pm 0,59	3,6 \pm 0,6
		Fechado	10,2 \pm 1,5	2,05 \pm 0,81	5,2 \pm 0,5
Fechado	Aberto	Aberto	11,6 \pm 3,1	0,57 \pm 0,36	3,9 \pm 0,5
		Fechado	15,9 \pm 2,7	1,57 \pm 0,51	4,3 \pm 0,4
	Fechado	Aberto	10,1 \pm 3,2	0,49 \pm 0,21	3,8 \pm 0,6
		Fechado	11,3 \pm 1,9	1,15 \pm 0,18	4,7 \pm 0,6

Figura 2: Média e erro padrão da abundância de indivíduos considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem.

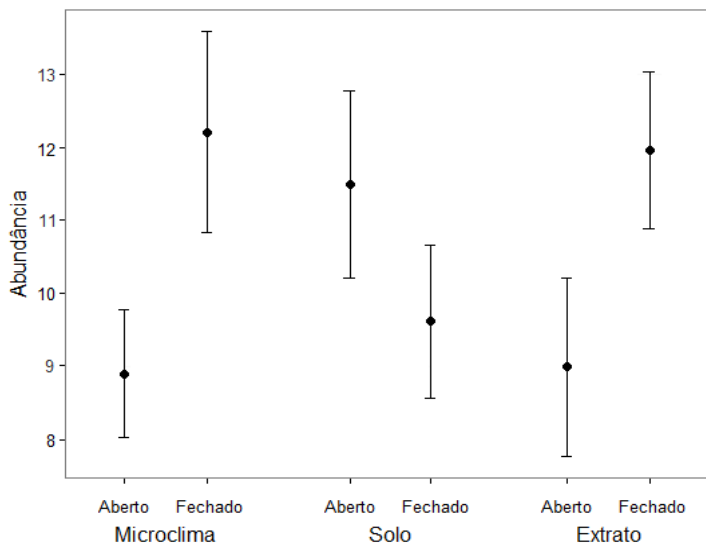


Figura 3: Média e erro padrão da biomassa considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem.

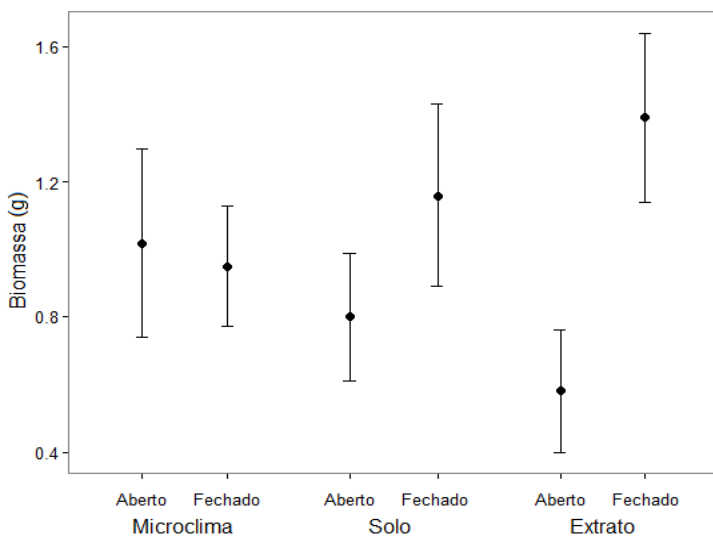
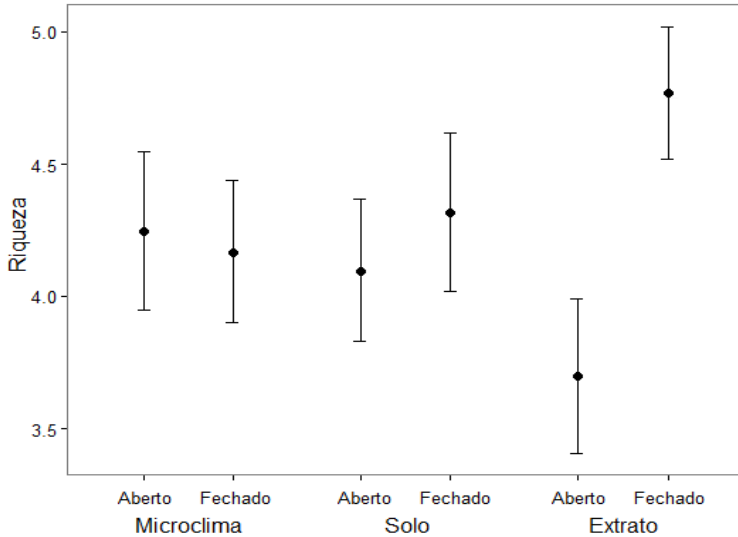


Figura 4: Média e erro padrão da riqueza considerando os fatores microclima, solo e extratos. A diferença é significativa entre os tratamentos quando as barras de erro dos pares não se sobrepõem.



Em relação às condições que poderiam influenciar a abundância de plantas emergidas, o modelo que teve o melhor ajuste foi o que considerou a interação entre os locais (microclima) e a microbiota inoculada (extratos). O modelo explicou 26% da variação dos dados (Tabela 6). Para a biomassa total, o modelo que obteve o melhor ajuste foi o que considerou apenas a microbiota do solo (extratos), explicando 24% da variação dos dados (Tabela 6). Para a riqueza de espécies, o modelo que teve o melhor ajuste também foi o que considerou apenas a microbiota do solo (extratos), explicando 29% da variação dos dados (Tabela 6). Nestes três modelos os extratos e o microclima fechado apareceram como fatores que favoreceram a emergência de plântulas. Os modelos escolhidos (em negrito) foram aqueles que possuíam o menor valor de AIC (Tabela 6).

Tabela 6 – Seleção de modelos obtidos a partir da influência dos fatores fixos (sítios, extratos e solos) sobre a abundância, biomassa e riqueza de espécies de indivíduos emergidos.

Modelo	Fatores fixos	AIC	ΔAIC	Pseudo R²
Abundância				
M1.A	microclima + extratos	627.8	0.0	0,26
M2.A	microclima	644.3	16.5	0,22
M3.A	extratos	646.8	19.0	0,19
M4.A	solos	658.7	30.9	0,17
Biomassa				
M1.B	extratos	86.0	0.0	0,24
M2.B	solo + extratos	86.8	0.8	0,28
M3.B	microclima + extrato	88.0	2.0	0,24
M4.B	microclima + solo + extratos	88.8	2.8	0,28
Riqueza				
M1.R	extratos	321.0	0.0	0,29
M2.R	microclima + extratos	322.9	1.9	0,29
M3.R	microclima	325.7	4.7	0,22
M4.R	solos	325.9	4.9	0,21

3. Resultados do sequenciamento shotgun

Foram obtidas mais de 40 milhões de leituras *Illumina* em cada amostra, como apresentado no sumário das análises bioinformáticas (Anexo 2). A grande maioria das leituras de DNA em ambos os metagenomas foram classificados dentro do domínio Bacteria (>95%). A contribuição do domínio Archea para a comunidade microbiana total de ambas as amostras foi baixa (~0.5%), assim como os Eucariontes, que estavam presentes em ambas as amostras em uma quantidade pequena (<4%) e contendo principalmente fungos. Também foram identificadas amostras virais em ambos os metagenomas, mas em

quantidades vestigiais (Tabela 7). No total, foram identificados 32 filões de procariontes e 6 filões de fungos.

Tabela 7: Classificação de domínios da comunidade microbiana do solo das amostras analisadas da área aberta e fechada.

Domínio	Solo aberto	Solo fechado
Bacteria (%)	95.72	96.67
Archaea (%)	0.47	0.52
Eukaryota (%)	3.71	2.71
Virus (%)	0.032	0.027
Não classificado (%)	0.063	0.066

Baseado no MG-RAST (M5RN database)

As comunidades microbianas dos locais abertos e fechados diferiram entre si, especialmente no que diz respeito à composição dos filões de bactérias mais abundantes: Actinobacteria, Proteobacteria e Acidobacteria. As análises taxonômicas mostraram que o solo dos locais fechados tiveram maior abundância relativa de Actinobacteria e Acidobacteria do que o solo dos locais abertos, que por sua vez foram dominados pelo filo Proteobacteria (Figura 5 - A).

O filo Actinobacteria foi dominado em ambos os solos pela ordem Actinomycetales, classificada por sua vez em 114 gêneros. Esse número mostra a elevada diversidade taxonômica de actinomicetos nesses solos, incluindo várias espécies de bactérias potencialmente promotoras de crescimento de plantas (*plant-growth-promoting bacterias* - PGPR). Um olhar mais atento à composição taxonômica de actinomicetos mostrou que havia mais famílias e gêneros deste grupo presentes no metagenoma do solo fechado, sendo os gêneros mais abundantes *Mycobacterium*, *Streptomyces* e *Frankia* (Anexo 3).

Alphaproteobacteria, do filo Proteobacteria, foi a classe mais predominante nas amostras (Figura 5 - B), sendo esta dominada pela ordem Rhizobiales. Em geral, as famílias e gêneros de proteobacterias foram mais frequentes no solo aberto, exceto para Acetobacteraceae, bactérias produtoras de ácido (Anexo 4). A maior abundância do Filo Acidobacteria no metagenoma do solo fechado é explicado, principalmente, pela contribuição de Solibacteres (Figura 5 - B). Foram

identificados apenas 6 gêneros de Acidobacteria, incluindo várias espécies de cândidas, como o abundante *Candidatus solibacter*, claramente dominantes no metagenoma do solo fechado (Anexo 5). Outros filões de procariontes também mostraram abundâncias diferentes entre os dois metagenomas, mas sua contribuição quantitativa para as comunidades microbianas foram menos expressivos (Anexo 6).

As leituras de fungos representaram 2,9% e 1,6% dos metagenomas em solo aberto e fechado, respectivamente. Em geral, o DNA fúngico sugeriu a presença de uma enorme variedade de fungos, com um total de 562 gêneros identificados (Anexo 7). Os dois principais filões de fungos, Ascomycota e Basidiomycota, foram mais frequentes em solos abertos do que em solos fechados. Outros quatro filões de fungos, como os das micorrizas arbusculares Glomerycota, foram encontrados nos dois metagenomas, mas em proporções vestigiais (Figura 6 - A). As análises taxonômicas mostraram a presença de leveduras (classe Saccharomycetes). Porém, encontrou-se uma prevalência de leituras de DNA atribuído a fungos multicelulares - incluindo os grupos de fungos que podem incluir agentes patógenos, como da classe Leotiomycetes (Figura 6 - B).

Figura 5: Composição taxonômica de bactérias nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos filos (A) e classes (B) de bactéria mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).

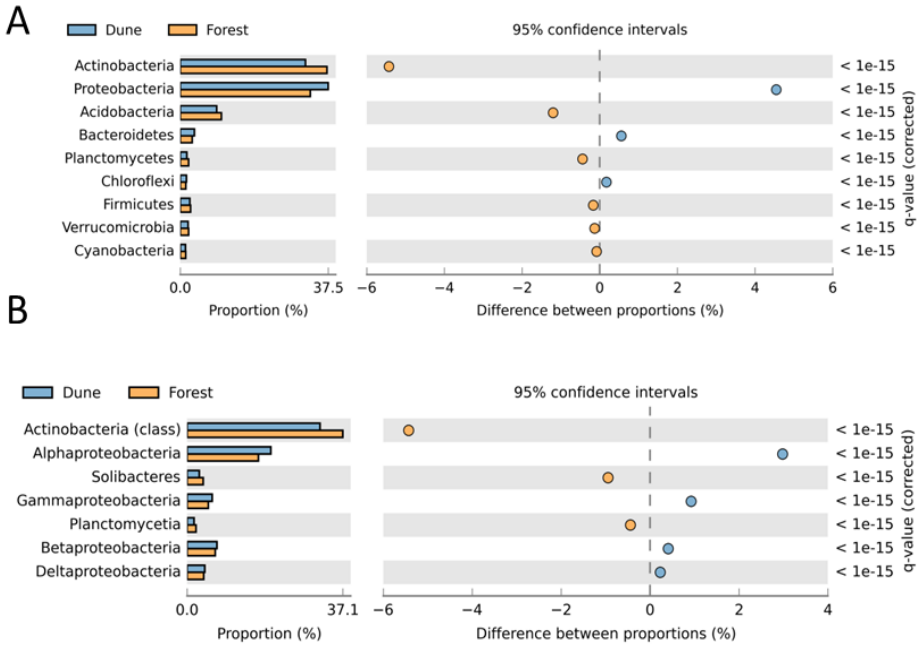
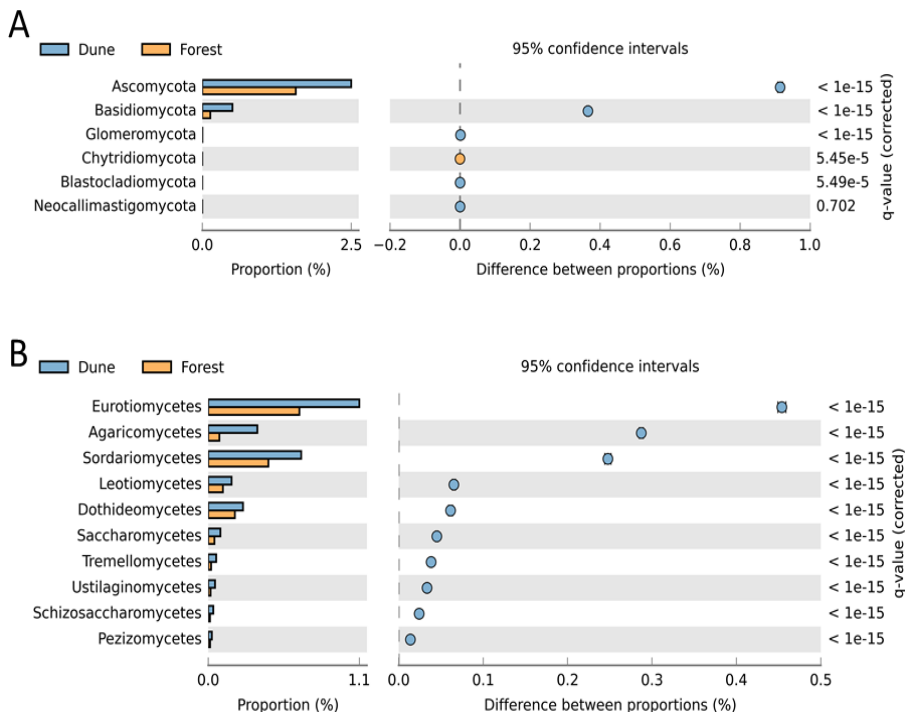


Figura 6: Composição taxonômica de fungos nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos filos (A) e classes (B) de fungos mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).



Discussão

Os resultados mostraram uma influência direta da microbiota do solo na abundância, biomassa e riqueza das plantas emergidas sob a copa de *G. opposita*, onde o microclima mostrou ser um fator importante para determinar a abundância das mesmas. As análises metagenômicas mostraram que os locais diferem em relação à comunidade de microrganismos do solo, sendo a diversidade maior em áreas fechadas.

Os resultados das análises químicas e físicas mostram que os solos regados com os extratos das diferentes áreas não diferem física e quimicamente entre si para causar os resultados encontrados, sendo as diferenças na abundância, biomassa e riqueza das espécies emergidas explicadas pela influência da comunidade de microrganismos do solo de cada local. Estes resultados estão em concordância com outros estudos que realizaram experimentos similares, onde conclui-se que os extratos não geram diferenças nos nutrientes aplicados e que a microbiota do solo foi a única responsável por afetar as espécies vegetais (Hortal et al., 2013; Rodríguez-Echeverría et al., 2013; Larimer et al., 2014).

Em relação aos outros fatores, o microclima, representado pelas condições sob a copa dos arbustos na área aberta e fechada, diferiu em relação à temperatura do solo, radiação e umidade. O microclima fechado aumentou a abundância dos indivíduos facilitados em comparação ao aberto, não sendo importante para a biomassa e riqueza. O fator solo, que representa o banco de sementes sob a copa de arbustos, não foi significativo em nenhum dos dois modelos. Porém, observou-se que o hábito predominante das espécies emergidas foi do tipo herbáceo, com poucos indivíduos lenhosos. Isso ocorreu, provavelmente, devido à capacidade rápida de germinação das herbáceas e ao pouco tempo de experimento, o que não permitiu a emergência completa das lenhosas.

O microclima afetou a abundância devido às condições mais amenas de diminuição da temperatura e radiação geradas pela espécie facilitadora (Shumway, 2000; Callaway, 2007). Isto é visível, por exemplo, em espécies lenhosas, pois possuem uma baixa tolerância ao estresse físico e uma alta tolerância à competição. As lenhosas agrupam-se debaixo de plantas berçários para aproveitar os benefícios das interações positivas na fase inicial da vida, a mais sensível do seu desenvolvimento. Portanto, esta associação positiva entre adultos e juvenis possui um papel importante ao acelerar as taxas de sucessão

vegetal nos sistemas de dunas (Castanho et al., 2012). Estes dados estão de acordo com outros estudos realizados, já que nas restingas é amplamente aceito que arbustos facilitam o estabelecimento de herbáceas e lenhosas através da melhora das condições causadas pelo sombreamento de suas copas (Kellman & Kading, 1992; Shumway, 2000; Frank, 2003; Martínez, 2003; Dias et al., 2005; Brancalion et al., 2009; Castanho et al., 2012; Castanho & Prado, 2014; Castanho et al., 2015b).

Os resultados do experimento que apontaram o extrato como o fator significativo, mostraram que as relações de facilitação também ocorrem pela influência direta da comunidade microbiana presente no solo sobre as espécies vegetais facilitadas (Rodríguez-Echeverría et al., 2013). Estas interações também foram comprovadas em outras espécies, como *Lavandula stoechas* L. e *C. atlantica*, onde a primeira melhora o estabelecimento inicial e aumenta o crescimento da segunda espécie pelo incremento da atividade microbiana do solo e do desenvolvimento de comunidade de fungos micorrízicos arbusculares (Duponnois et al., 2011).

Nas análises metagenômicas, a maior classe de bactérias encontrada foi a das Actinobacterias, grupo heterogêneo no qual os indivíduos formam hifas multicelulares que se ramificam formando micélios. Este grupo é conhecido por serem importantes na decomposição de matéria orgânica e por desenvolver compostos secundários de caráter fungicida e antivirais, o que poderia explicar a razão pelo qual a proporção de fungos seria maior em amostras de solo aberto, onde a proporção de Actinobacterias é menor (Cardoso et al., 2012; Miyauchi, 2012).

O segundo filo mais frequente, Proteobacteria, possui certos grupos que são associados à ciclagem de nutrientes como carbono, nitrogênio e enxofre nos ecossistemas. Este filo é conhecido, em parte, por tolerar condições mais extremas e suportar baixa disponibilidade de substratos (Albarracín et al., 2011; Hortal et al., 2013), o que poderia explicar sua alta presença em solos de áreas abertas. Já as Acidobacterias, encontradas em maior abundância nos ambientes fechados, parecem estar relacionadas com o uso de recursos orgânicos (como cadeias de carbono complexas, redução de nitrito e nitrato, além do metabolismo do ferro) e com a liberação de compostos bactericidas no ambiente que se estabelecem (Kielak et al., 2016).

As bactérias promotoras de crescimento de plantas, potencialmente encontradas nas áreas fechadas, são bactérias que controlam patógenos e aumentam o crescimento das plantas através de mecanismos de competição por nicho ou substrato, produção de compostos alelopáticos e indução de resistência sistêmica nas plantas hospedeiras contra uma grande gama de organismos ou condições ambientais de estresse (Compant et al., 2005). Esses tipos de associações têm o potencial de serem as grandes responsáveis pela facilitação e incremento de diversidade promovida pelas plantas berçário em comparação a substratos expostos.

A diferença encontrada na comunidade microbiana dos dois locais pode ser explicada pelo aumento da diversidade de espécies, o que promove uma mudança na composição e aumento da biomassa de microrganismos através do acréscimo na produção de compostos e secreções orgânicas (Zak et al., 2003). Ao mesmo tempo, as comunidades microbianas são sensíveis a uma variedade de influências ecológicas sobre as plantas, como fenologia e produtividade primária (Ehrenfeld et al., 2005). Experimentos realizados com a espécie *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. em ambientes áridos mostraram que as comunidades de microrganismos apresentam maior biomassa, atividade e abundância relativa de grupos de bactérias embaixo destes arbustos facilitadores do que em ambientes expostos. Também constatou-se que as comunidades microbianas mudam com o tamanho dos arbustos, havendo uma substituição gradual dos grupos encontrados (Hortal et al., 2013).

Por sua vez, as mudanças nas características do solo causadas pelos microrganismos são responsáveis por promover o aumento do crescimento individual, abundância e riqueza das plantas facilitadas (Hortal et al., 2013). Assim, o efeito do extrato da área fechada sobre o aumento da abundância, riqueza e biomassa das espécies facilitadas ocorreu devido ao fato da planta berçário estar no meio de uma vegetação mais estruturada e, conseqüentemente, com uma microbiota mais abundante e diversa.

Portanto, os resultados deste trabalho mostraram que a estrutura das comunidades microbianas nas restingas varia embaixo da copa de arbustos isolados (área aberta) e em faixas contínuas de vegetação (áreas fechadas). A microbiota da área fechada promove um maior incremento na abundância, biomassa e riqueza de espécies sob a copa de *G. opposita*, sendo que o microclima possui efeito na abundância de plantas

emergentes sob a copa desta facilitadora. Deste modo, os microrganismos do solo são responsáveis, junto com a melhora das condições microclimáticas, por controlar a emergência das espécies vegetais e, em última análise, influenciam a dinâmica das comunidades vegetais em zonas de restinga.

Considerações finais

A presença da espécie *Guapira opposita* aumentou a riqueza e a abundância de outras espécies lenhosas sob sua copa em comparação à matriz herbácea que a rodeia. Isto reforça a ideia que *G. opposita* atua como planta berçário facilitando o estabelecimento de diversas espécies lenhosa, e que também atua como uma espécie central no aumento da diversidade local e na sucessão primária nos ambientes de restinga.

Neste trabalho investigou-se como a altura e área da copa dos arbustos, assim como sua distância ao mar, às manchas de vegetação e aos corpos d'água poderiam influenciar o incremento da abundância e da riqueza de espécies sob a copa de *G. opposita*. Como resultados, encontrou-se que os principais fatores que determinam o nível de facilitação exercido pelos arbustos são a altura do indivíduo, a distância aos corpos de água doce e a distância às manchas de vegetação arbórea.

Também testou-se o papel da comunidade de microrganismos do solo e do microclima na emergência de plântulas sob a copa de *G. opposita*. Encontrou-se que ao ser aplicada uma solução com microrganismos provindos do solo da área fechada, houve um aumento na emergência de espécies vegetais sob a copa de arbustos facilitadores, tanto no setor aberto quanto no fechado. O fator microclima apresentou significativo apenas na abundância.

Portanto, os resultados deste trabalho mostraram que a estrutura das comunidades microbianas varia embaixo da copa de arbustos isolados (área aberta) e em faixas contínuas de vegetação (áreas fechadas), consequência de uma maior diversidade de plantas nas faixas arbóreas contínuas. A microbiota da área fechada promove um maior incremento na abundância, biomassa e riqueza de espécies sob a copa de *G. opposita*. Portanto, aliados à melhora das condições microclimáticas, os microrganismos do solo promovem a facilitação e influenciam a dinâmica das comunidades vegetais em zonas de restinga.

Este estudo foi o primeiro realizado sobre facilitação com enfoque na microbiota do solo em ambientes de restinga e mostrou a importância nas interações planta-solo na estrutura e dinâmica destas comunidades. Como pesquisas futuras, sugere-se a avaliação da influência da facilitação do arbusto *G. opposita* por forma de vida das plantas beneficiadas e no crescimento e persistência das mesmas. Além disso, seria pertinente investigar se outras espécies de plantas nas

restingas promovem relações de facilitação, principalmente suas relações planta-solo.

Finalmente, a espécie *G. opposita* também poderia ser utilizada em processos de restauração ecológica pelo seu potencial de aumentar a abundância e riqueza de plantas sob sua copa. Com isso, o plantio da espécie incrementaria a chuva de sementes, amenizaria as condições extremas e aumentaria a diversidade de microrganismos no solo, acelerando, como consequência, o aumento de núcleos de vegetação e os processos de sucessão vegetal, caso permita a persistência e crescimento de outras espécies sob sua copa.

Referências Bibliográficas

ALBARRACÍN, V. H.; DIB, J. R.; ORDOÑEZ, O. F.; FARÍAS, M. E. A harsh life to indigenous proteobacteria at the andean mountains: microbial diversity and resistance mechanisms towards extreme conditions. **Proteobacteria: phylogeny, metabolic diversity and ecological effects**, p. 91-131, 2011.

ARANTES, C. S.; VALE, V. S.; OLIVEIRA, A. P.; PRADO JÚNIOR, J. A.; LOPES S. F.; SCHIAVINI I. Forest species colonizing cerrado open areas: distance and area effects on the nucleation process. **Brazilian Journal of Botany**, v. 37, n. 2, p. 143-150. 2014.

ARAÚJO, R. C. **Chuva de sementes em restinga: uma abordagem em nucleação**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina. 2011.

ARMAS, C.; PUGNAIRE, F. I. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. **Journal of Vegetation Science**, v. 20, n. 3, p. 535-546, 2009.

BAIS, H.P., VEPACHEDU, R., GILROY, S., CALLAWAY, R.M., VIVANCO, J.M. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. **Science**, v. 301, n. 5638, p. 1377-1380, 2003..

BARDGETT, R. D.; VAN DER PUTTEN, W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. **Nature**, v. 515, n. 7528, p. 505-511, 2014.

BARDGETT, R.D.; WARDLE, D.A. **Aboveground-Belowground Linkages**. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford: Oxford University Press, 301 p., 2010.

BAUMEISTER, D.; CALLAWAY, R. M. Facilitation by *Pinus flexilis* during succession: a hierarchy of mechanisms benefits other plant species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1816-1830, 2006.

BEDUSCHI, T.; CASTELLANI, T. T. Estrutura populacional de *Clusia criuva* Cambess.(Clusiaceae) e relação espacial com espécies de bromélias no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. **Biotemas**, v. 21, n. 2, p. 41-50, 2008.

BERTNESS, M. D.; CALLAWAY, R. Positive interactions in communities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 5, p. 191-193, 1994.

BRANCALION, P. H. S.; GABRIEL, V. A.; GÓMEZ, J. M. Do terrestrial tank bromeliads in Brazil create safe sites for palm establishment or act as natural traps for its dispersed seeds? **Biotropica**, v. 41, n. 1, p. 3-6, 2009.

BRESOLIN, A. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina Material Suplementar: Carta Chorographica do Município de Florianópolis. **INSULA Revista de Botânica**, v. 10, p. 3-54, 1979.

BROECKLING C. D.; BROZ A. K.; BERGELSON J.; MANTER D. K.; VIVANCO J. M. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 74, n. 3, p. 738-744, 2008.

BROOKER, R. W. et al. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 1, p. 18-34, 2008.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119-125, 2003.

CALLAWAY, R. M. et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress. **Nature**, v. 417, n. 6891, p. 844-848, 2002.

CALLAWAY, R. M. Positive interactions among plants. **The Botanical Review**, v. 61, n. 4, p. 306-349, 1995.

CALLAWAY, R. M. **Interaction between competition and facilitation**. Netherlands: Springer, p. 179-254, 2007.

CALLAWAY, R. M.; PUGNAIRE, F. I. Facilitation in plant communities. **Handbook of functional plant ecology**, p. 623-648, 1999.

CALLAWAY, R. M.; WALKER, L. R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1958-1965, 1997.

- CARDOSO, E. J. B. N.; VASCONCELLOS, R. L. F.; RIBEIRO, C. M.; MIYAUCHI, M. Y. H. PGPR in Coniferous Trees. In: *Bacteria in Agrobiolgy: Crop Ecosystem*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Cap. 12, p. 345-349, 2012.
- CASTANHO, C. T.; LORTIE, C. J.; ZAITCHIK, B.; PRADO, P. I. A meta-analysis of plant facilitation in coastal dune systems: responses, regions, and research gaps. **PeerJ**, v. 3, p. 768, 2015a.
- CASTANHO, C. T.; OLIVEIRA, A. A.; PRADO, P. I. Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. **Oecologia**, v. 178, n. 3, p. 855-866, 2015b.
- CASTANHO, C. T.; OLIVEIRA, A. A.; PRADO, P. I. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. **Journal of Vegetation Science**, v. 23, n. 5, p. 952-961, 2012.
- CASTANHO, C. T.; PRADO, P. I. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. **PloS one**, v. 9, n. 8, p. e105082, 2014.
- CAVIERES, L. A. et al. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. **Ecology Letters**, v. 17, n. 2, p. 193-202, 2014.
- COMPANT, S.; DUFFY, B.; NOWAK, J.; CLÉMENT, C.; BARKA, E. A. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. **Applied and environmental microbiology**, v. 71, n. 9, p. 4951-4959, 2005.
- CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **American naturalist**, p. 1119-1144, 1977.
- CORREIA, C. M. B.; DIAS, A. T. C.; SCARANO, F. R. Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, n. 4, p. 607-613, 2010.

DA-SILVA, J. G.; DE-OLIVEIRA, A. S. A vegetação de restinga no município de Maricá-RJ. **Acta Botanica Brasilica**, v. 3, n. 2, p. 253-272, 1989.

DEBUSSCHE, M.; ESCARRÉ, J.; LEPART, J. Ornithochory and plant succession in Mediterranean abandoned orchards. **Vegetatio**, v. 48, n. 3, p. 255-266, 1982.

DENNIS, P.G.; MILLER, A.J.; HIRSCH, P.R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? **FEMS microbiology ecology**, v. 72, n. 3, p. 313-327, 2010.

DIAS, A. T. C.; ZALUAR, H. L. T.; GANADE, G.; SCARANO, F. R. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. **Journal of tropical ecology**, v. 21, n. 03, p. 343-347, 2005.

DUPONNOIS, R. et al. Nurse shrubs increased the early growth of Cupressus seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 43, n. 10, p. 2160-2168, 2011.

EDWARDS, J. et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 8, p. E911-E920, 2015.

EHRENFELD, J. G.; RAVIT, B.; ELGERSMA, K. Feedback in the plant-soil system. **Annu. Rev. Environ. Resour.**, v. 30, p. 75-115, 2005.

FALKENBERG, D. B. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, Sul do Brasil. **INSULA Revista de Botânica**, v. 28, p. 01, 1999.

FILAZZOLA, A.; LORTIE, C. J. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1335-1345, 2014.

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

- GOBERNA, M.; PASCUAL, J. A.; GARCIA, C.; SÁNCHEZ, J. et al. Do plant clumps constitute microbial hotspots in semiarid Mediterranean patchy landscapes? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 39, n. 5, p. 1047-1054, 2007.
- GÓMEZ-APARICIO, L. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1202-1214, 2009.
- GREENLEE, J. T.; CALLAWAY, R. M. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. **The American Naturalist**, v. 148, n. 2, p. 386-396, 1996.
- GUIMARÃES, T. B. **Florística e fenologia reprodutiva de plantas vasculares na restinga do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC**. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Santa Catarina. 2006.
- GUREVITCH, J.; SCHEINER, S. M.; FOX, G. A. **Ecologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 592 p, 2009.
- GÜTTLER, F. N. **Mapeamento da vegetação do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis–SC**. Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil, 2006.
- HORTAL, S.; BASTIDA, F.; ARMAS, C.; LOZANO, Y. M.; MORENO, J. L.; GARCÍA, C.; PUGNAIRE, F. I. Soil microbial community under a nurse-plant species changes in composition, biomass and activity as the nurse grows. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 64, p. 139-146, 2013.
- KELLMAN, M.; KADING, M. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 5, p. 679-688, 1992.
- KIELAK, A. M.; BARRETO, C. C.; KOWALCHUK, G. A.; VAN VEEN, J. A.; KURAMAE, E. E. The ecology of Acidobacteria: moving beyond genes and genomes. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 744, 2016.

- KITZBERGER, T.; STEINAKER, D. F.; VEBLEN, T. T. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. **Ecology**, v. 81, n. 7, p. 1914-1924, 2000.
- LARIMER, A. L.; CLAY, K.; BEVER, J. D. Synergism and context dependency of interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia with a prairie legume. **Ecology**, v. 95, n. 4, p. 1045-1054, 2014.
- LAU, J. A.; LENNON, J. T. Evolutionary ecology of plant–microbe interactions: soil microbial structure alters selection on plant traits. **New Phytologist**, v. 192, n. 1, p. 215-224, 2011.
- LENZ, T. I.; FACELLI, J. M. Shade facilitates an invasive stem succulent in a chenopod shrubland in South Australia. **Austral Ecology**, v. 28, n. 5, p. 480-490, 2003.
- MAESTRE, F. T.; Callaway, R. M.; Valladares, F.; Lortie, C. J. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 2, p. 199-205, 2009.
- MARTÍNEZ, M. L. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. **Plant Ecology**, v. 168, n. 2, p. 333-345, 2003.
- MARTÍNEZ-GARZA, C.; Flores-Palacios, A.; De La Pena-Domene, M.; Howe, H. F.. Seed rain in a tropical agricultural landscape. **Journal of Tropical Ecology**, v. 25, n. 05, p. 541-550, 2009.
- MCCONKEY, K. R. et al. Seed dispersal in changing landscapes. **Biological Conservation**, v. 146, n. 1, p. 1-13, 2012
- MCINTIRE, E. J. B.; FAJARDO, A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. **New Phytologist**, v. 201, n. 2, p. 403-416, 2014.
- MIYAUCHI, M. Y. H. **Biocontrole de fungos fitopatogênicos por actinobactérias isoladas de rizosfera de *Araucaria angustifolia***. Tese de Doutorado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, 2012.
- MORO, M. J. PUGNAIRE, F. I.; HAASE, P.; PUGDEFÁBREGAS, J. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. **Functional Ecology**, v. 11, n. 4, p. 425-431, 1997.

NIERING, W. A.; WHITTAKER, R. H.; LOWE, C. H. The saguaro: a population in relation to environment. **Science**, v. 142, n. 3588, p. 15-23, 1963.

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

PAUSAS, J. G.; BONET, A.; MAESTRE, F. T.; CLIMENT, A. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. **Acta Oecologica**, v. 29, n. 3, p. 346-352, 2006.

PENDERGAST, T. H.; BURKE, D. J.; CARSON, W. P. Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: a test of the soil community feedback model. **New Phytologist**, v. 197, n. 4, p. 1300-1310, 2013.

PRIETO, I.; ARMAS, C.; PUGNAIRE, F. I. Water release through plant roots: new insights into its consequences at the plant and ecosystem level. **New Phytologist**, v. 193, n. 4, p. 830-841, 2012.

PUGNAIRE, F. I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. **Ecology**, p. 1420-1426, 1996.

PUTTEN, W. H. et al. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 265-276, 2013.

REITZ, R. **Bromeliáceas e a malária - bromélias endêmicas**. Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, 1983.

REITZ, R. **Flora ilustrada catarinense: Nictagináceas**. Herbário Barbosa Rodrigues, 1970.

RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S.; ARMAS, C.; PISTÓN, N.; HORTAL, S.; PUGNAIRE, F. I. A role for below-ground biota in plant–plant facilitation. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 6, p. 1420-1428, 2013.

RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S.; LOZANO, Y. M.; BARDGETT, R. D. Influence of soil microbiota in nurse plant systems. **Functional Ecology**, v. 30, n. 1, p. 30-40, 2016.

SÁ, C.F.C. Nyctaginaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2016. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB10913>>. Acesso em: 18 Jan. 2016.

SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. **Annals of Botany**, v. 90, n. 4, p. 517-524, 2002.

SCHÖB, C.; ARMAS, C.; GULER, M.; PRIETO, I.; PUGNAIRE, F. I. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 753-762, 2013.

SEMCHENKO, M.; LEPIK, M.; GÖTZENBERGER, L.; ZOBEL, K. Positive effect of shade on plant growth: amelioration of stress or active regulation of growth rate? **Journal of ecology**, v. 100, n. 2, p. 459-466, 2012.

SHUMWAY, S. W. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. **Oecologia**, v. 124, n. 1, p. 138-148, 2000.

SLOCUM, M. G. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. **Ecology**, v. 82, n. 9, p. 2547-2559, 2001.

SUGIYAMA, M. **Estudos florísticos e fitossociológicos em comunidades vegetais de restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP.** Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos, 2003.

VAN DE VOORDE, T. F. J.; VAN DER PUTTEN, W. H.; BEZEMER, T. M.. Soil inoculation method determines the strength of plant–soil interactions. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 55, p. 1-6, 2012.

VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; MARTIN F. M.; SELOSSE, M. A.; SANDERS I. R. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. **New Phytologist**. v. 205, n. 4, p. 1406-1423, 2015.

VAN DER PUTTEN, W. H. A multitrophic perspective on functioning and evolution of facilitation in plant communities. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1131-1138, 2009.

- PUTTEN, W. H. et al. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 265-276, 2013.
- WAGG, C.; BENDER, S. F.; WIDMER, F.; VAN DER HEIJDEN, M. G. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 14, p. 5266-5270, 2014.
- WILSON, J. B.; SYKES, M. T. Is zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. **Ecology letters**, v. 2, n. 4, p. 233-236, 1999.
- YANG, L. H.; RUDOLF, V. H. W. Phenology, ontogeny and the effects of climate change on the timing of species interactions. **Ecology letters**, v. 13, n. 1, p. 1-10, 2010.
- YARRANTON, G. A.; MORRISON, R. G. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. **The Journal of Ecology**, p. 417-428, 1974.
- ZAK, D. R.; HOLMES, W. E.; WHITE, D. C.; PEACOCK, A. D.; TILMAN, D. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links?. **Ecology**, v. 84, n. 8, p. 2042-2050, 2003.
- ZALUAR, H. L. T. **Dinâmica da vegetação em restingas abertas fluminenses: uma aproximação através das interações entre plantas**. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2002.
- ZHAO, H. L.; ZHOU, R. L.; SU, Y. Z.; ZHANG, H.; ZHAO, L. Y.; DRAKE, S. Shrub facilitation of desert land restoration in the Horqin Sand Land of Inner Mongolia. **Ecological engineering**, v. 31, n. 1, p. 1-8, 2007.
- ZOU, C. B.; BARNES, P. W.; ARCHER, S.; MCMURTRY, C. R. Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree–shrub clusters. **Oecologia**, v. 145, n. 1, p. 32-40, 2005.

Anexos

Anexo 1: Análise química de solo autoclavado com aplicação de extrato de área aberta e fechada de restinga.

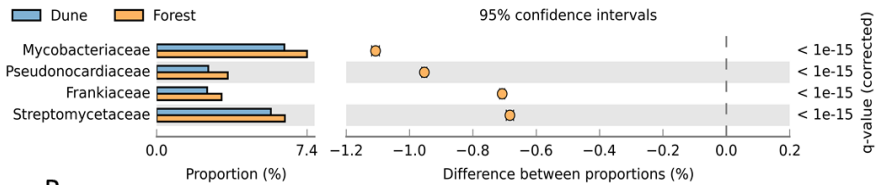
Área	pH	Índice SMP	P (mg/dm ³)	K (mg/dm ³)	MO (%)	Al (cmolc/d)	Ca (cmolc/d)	Mg (cmolc/d)
Aberta	5,6	7,0	5,3	16,0	0,2	0,0	0,8	0,2
Fechada	5,6	7,0	4,1	16,0	0,1	0,0	0,9	0,2

Anexo 2: Sumário das análises bioinformáticas do shotgun baseado no output do MG-RAST.

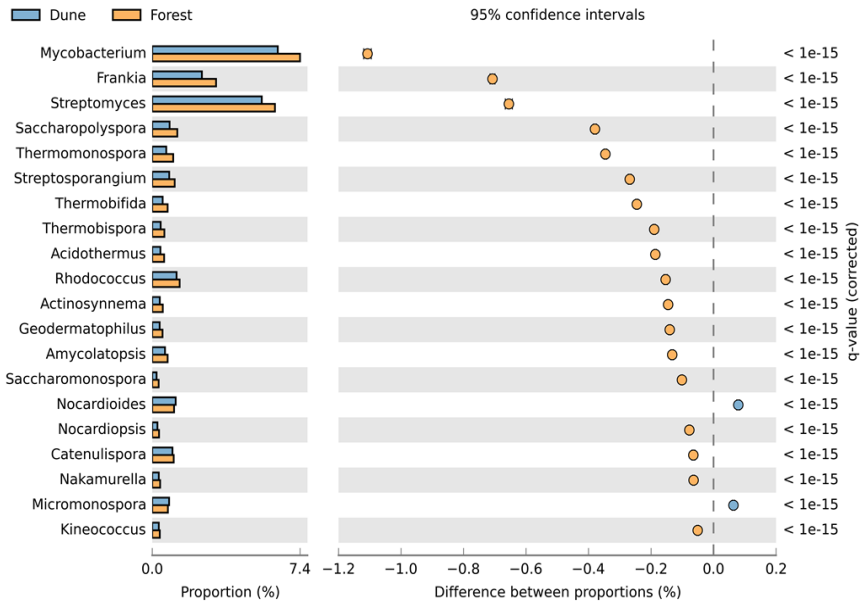
Metagenome	Dune-soil	Forest-soil
MG-RAST IDs	4688373.3	4688374.3
Upload: bp Count	11,867,065,561 bp	13,006,646,130 bp
Upload: Sequences Count	41,263,459	44,834,981
Upload: Mean Sequence Length	287 ± 62 bp	290 ± 61 bp
Upload: Mean GC percent	61 ± 9 %	61 ± 9 %
Artificial Duplicate Reads: Sequence Count	12,619,232	6,345,546
Post QC: bp Count	7,199,257,210 bp	10,223,841,421 bp
Post QC: Sequences Count	27,198,558	37,502,832
Post QC: Mean Sequence Length	264 ± 78 bp	272 ± 73 bp
Post QC: Mean GC percent	61 ± 9 %	62 ± 9 %
Processed: Predicted Protein Features	25,262,634	34,968,640
Processed: Predicted rRNA Features	1,544,794	1,718,123
Alignment: Identified Protein Features	11,666,262	16,270,806
Alignment: Identified rRNA Features	9,630	11,961
Annotation: Identified Functional Categories	9,036,301	12,683,569

Anexo 3: Composição taxonômica de Actinomycetes nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa das família (A) e gêneros (B) mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).

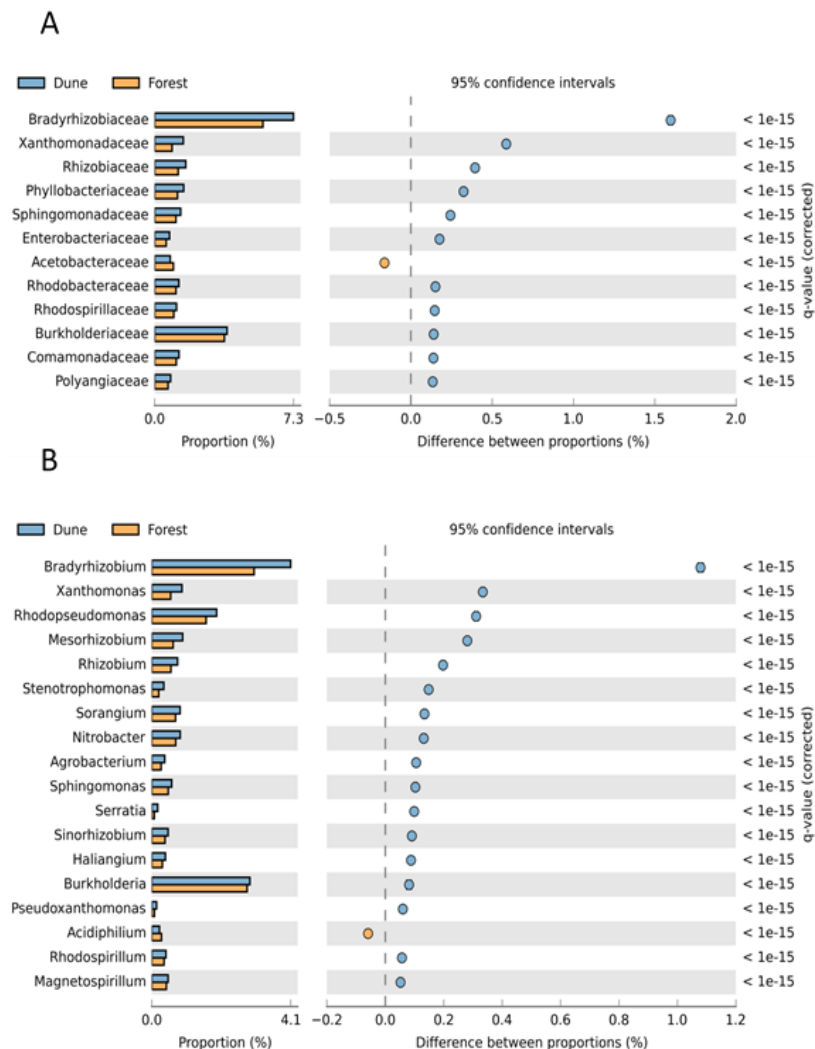
A



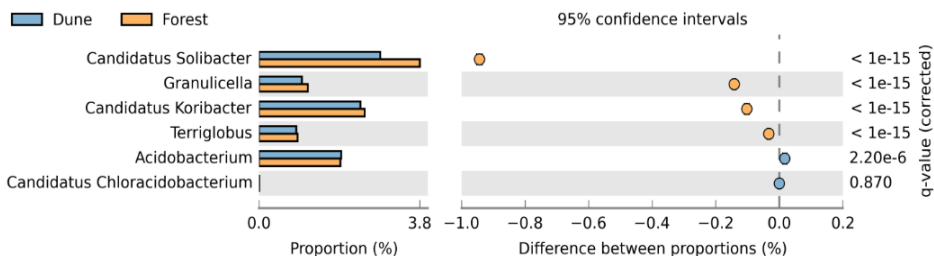
B



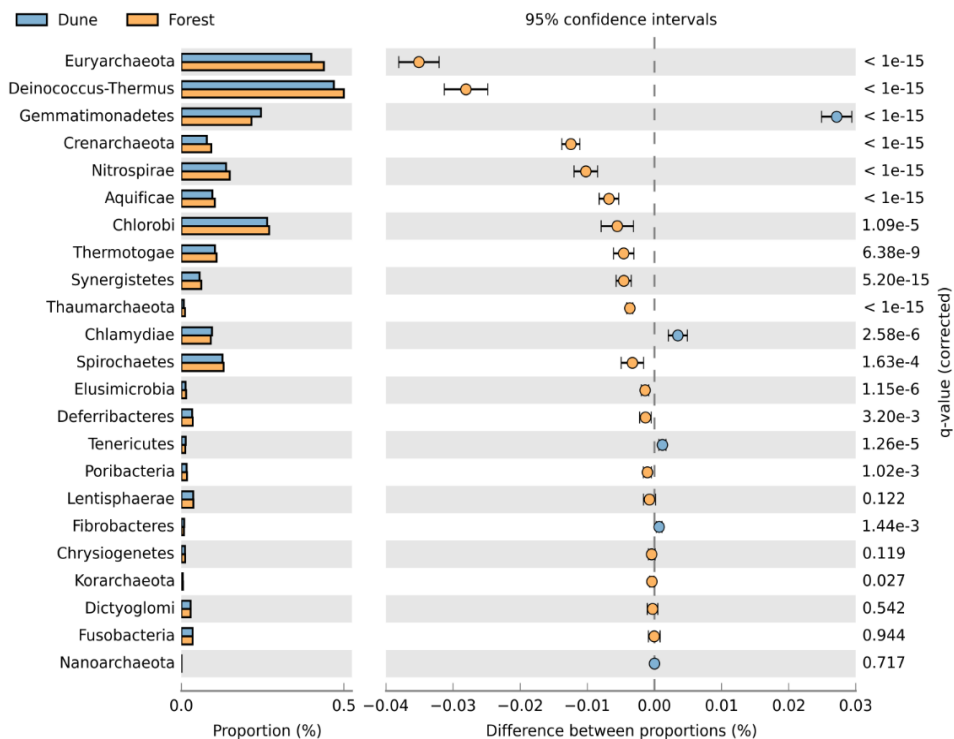
Anexo 4: Composição taxonômica de Proteobacteria nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa das família (A) e gêneros (B) mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).



Anexo 5: Composição taxonômica de Acidobacteria nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos táxons mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).



Anexo 6: Composição taxonômica dos filios de bactérias menos frequentes (<1%) nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos táxons mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado quando não são mostrados. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).



Anexo 7: Composição taxonômica de gêneros de fungos nas amostras de solo aberto (azul) e fechado (amarelo). À esquerda: Abundância relativa dos táxons mais abundantes. À direita: Diferenças na abundância relativa dos táxons entre os dois metagenomas comparados por teste Q. Os intervalos de confiança são menores que o tamanho do símbolo utilizado. (Dune = área aberta; Forest = área fechada).

