



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

POLLIANA ZOCHE DE SOUZA

**EFEITOS DE MANCHAS MONODOMINANTES SOBRE  
ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DE COMUNIDADES  
VEGETAIS EM RESTINGA SUBTROPICAL**

CAMPINAS  
(2016)

**POLLIANA ZOCHE DE SOUZA**

**EFEITOS DE MANCHAS MONODOMINANTES SOBRE  
ORGANIZAÇÃO E ESTRUTURA DE COMUNIDADES VEGETAIS EM  
RESTINGA SUBTROPICAL**

*Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
da Universidade Estadual de Campinas  
como parte dos requisitos exigidos para a  
obtenção do Título de Doutora em  
Ecologia.*

ESTE ARQUIVO DIGITAL  
CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE  
DEFENDIDA PELA ALUNA POLLIANA ZOCHE  
DE SOUZA E ORIENTADA PELO FLAVIO  
ANTONIO MAËS DOS SANTOS.

*Orientador: Prof. Dr. FLAVIO ANTONIO MAËS DOS SANTOS*  
*Co-Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> TANIA TARABINI CASTELLANI*

**CAMPINAS**

**(2016)**

**Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s):** FAPESP, 2011/00103-9

Ficha catalográfica  
Universidade Estadual de Campinas  
Biblioteca do Instituto de Biologia  
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Z72e Zocche-de-Souza, Polliana, 1986-  
Efeito de manchas monodominantes sobre organização e estrutura de comunidades vegetais em restinga subtropical / Polliana Zocche de Souza. – Campinas, SP : [s.n.], 2016.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos.  
Coorientador: Tania Tarabini Castellani.  
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Competição (Biologia). 2. Alelopatia. 3. Serapilheira. 4. Plantas - Efeito da sombra. 5. Comunidades vegetais. 6. *Dalbergia*. I. Santos, Flavio Antonio Maës dos, 1958-. II. Castellani, Tania Tarabini. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em outro idioma:** Effects of monodominant patches on the organization and structure of plant communities in subtropical coastal dune vegetation

**Palavras-chave em inglês:**

Competition (Biology)

Allelopathy

Plant litter

Plants - Effect of shade on

Plant communities

*Dalbergia*

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Doutora em Ecologia

**Banca examinadora:**

Flavio Antonio Maës dos Santos [Orientador]

Alessandra Tomaselli Fidelis

Camila de Toledo Castanho

Leonardo Dias Meireles

Sergius Gandolfi

**Data de defesa:** 10-08-2016

**Programa de Pós-Graduação:** Ecologia

Campinas, 10 de agosto de 2016.

## **COMISSÃO EXAMINADORA**

Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (orientador)

Prof.(a). Dr.(a) Alessandra Tomaselli Fidelis

Prof.(a) Dr(a). Camila de Toledo Castanho

Prof. Dr. Leonardo Dias Meireles

Prof. Dr. Sergius Gandolfi

*Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.*

Dedicatória

*A todos os seres que compõem a teia da vida.*

*Em especial*

*A Isa Zocche e*

*Ao Gastón Santibañez.*

*De nuestros miedos nacen nuestros corajes, y en nuestras dudas viven nuestras certezas. Los sueños anuncian otra realidad posible, y los delirios otra razón. En los extravíos nos esperan los hallazgos porque es preciso perderse para volver a encontrarse.*

*Eduardo Galeano*

## **Agradecimentos**

Hoje vejo que foi um erro não ter reservado um espaço para anotar os agradecimentos que tenho para fazer desde 2011. Tantos aportes de pessoas distintas, alguns pontuais, mas extremamente importantes para minha caminhada, outros constantes, de pessoas que compartilharam seu tempo, conhecimento, suas vidas comigo durante estes últimos anos. Todos igualmente relevantes e necessários para que o fim desta etapa acontecesse e para que eu a terminasse como uma pessoa melhor.

Ao Flavio Antonio Maës dos Santos, pela oportunidade de aprimorar constantemente meu pensamento crítico com seus questionamentos profundos. Por me fazer olhar o que eu tinha quando eu travava olhando o que faltava.

À Tânia Tarabini Castellani, não só pela orientação e convite a reflexão desde o mestrado, mas pela parceria e pelo ombro amigo disponível para chorar as pitangas além da academia durante o doutorado.

À minha mãe, Isa Zocche, por continuar sendo minha parceira de campo no doutorado e por todo o suporte durante estes anos. O campo não teria graça sem você!

Ao meu irmão, Robson Zocche, pelas palavras de apoio nos momentos de desânimo e pelo suporte técnico e caronas até a área de estudo.

Aos professores (as), Camila Toledo Castanho, Fábio Scarano e John Du Vall Hay, que prontamente aceitaram participar da avaliação prévia da tese e contribuíram para o aprimoramento dos capítulos e para os futuros manuscritos. Obrigada por todas as sugestões de literaturas, observações críticas e comentários amistosos.

Aos professores (as), Alessandra Fidelis, Camila Toledo Castanho, Leonardo Meireles e Sergius Gandolfi por aceitar participar da banca, trazer considerações tão ricas para este dia e conduzir a arguição de uma maneira muito agradável. Certamente suas considerações deixaram não apenas esta tese melhor, mas principalmente os manuscritos que sairão daqui.

À FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela bolsa concedida e o financiamento deste projeto (Processo 2011/00103-9).

À Claudia Haddad por oferecer suporte e apoio para a realização dos experimentos envolvendo alelopátia, por compartilhar seu conhecimento e colaborar na elaboração do capítulo.

À Dulcinéia Pereira (Néia) e ao Luciano Pereira pelo auxílio nas questões práticas que envolveram os experimentos de alelopátia, tanto no laboratório quanto na casa de vegetação da UNICAMP.

Ao pessoal do BOTEÇO, em especial à Milene Silvestrini, pelas diversas vezes que se dispuseram a me ensinar como se organizavam as prestações de conta da FAPESP.

À Karla Scherer pelo apoio constante para que todas as atividades que precisasse realizar na UFSC fossem possíveis, inclusive ao coletar parte das sementes para o experimento e colocar a família na missão.

À professora Áurea Randi pelas sugestões e auxílio nas decisões para a realização do experimento de sombreamento.

Ao professor Cláudio Fonsêca Sousa Soares por ceder o espaço para os experimentos de alelopatia e sombreamento na casa de vegetação do MIP na UFSC.

Ao Daniel Rosa por me ajudar a conseguir o papel filtro em cima da hora com o pessoal da Agronomia enquanto montava os experimentos na casa de vegetação!

Ao professor Daniel Falkenberg pela identificação e confirmação de espécies das exsiccatas.

À Michele Dechum pela imensa ajuda nas análises de sobrevivência.

À Tatiane Beduschi pelas diversas socorridas quando as dúvidas estatísticas apertavam.

Ao Maurício Bonesso Sampaio em Campinas e ao Eduardo Hettwer Giehl em Florianópolis, nos momentos em que eu batia cabeça sem saber como resolver as escolhas das análises dos dados e pelas explicações sobre estatística.

À Luciana Franci pela revisão dos abstracts e helps estatísticos ao longo destes anos.

À Edmárcia Elisa de Souza por ter me recebido na república durante as provas de seleção da Pós.

À Caroline Caramano de Lourenço por me receber como companheira de quarto, casa, forró e muitas histórias durante os anos que morei em Campinas.

À Anna Abrahão e sua mãe pela estadia em São Paulo durante a disciplina de R na USP. E também por me receber na república em Campinas, junto com a Elisa Candido, Alan Becker, Sophie Fauset, Talita Reis. Por compartilharem alegrias, tristezas, frustrações, vitórias, chopps e pizzas, rs.

À Angélica Robatino, parte integrante da entidade que criamos! Não há como descrever o quanto este tempo que passamos em Campinas foi bom, divertido (às vezes nem tanto, mas a gente ria das desgraças igual!) e engrandecedor.

Ao Mario José Marques Azevedo pela parceria e por todas as conversas, ajudas estatísticas, não estatísticas, reflexões sobre a academia e sobre a vida em geral.

Ao Arildo Dias por compartilhar ideias e ideais, buscas e conversas que tocam o chão.

Às parceiras e parceiros durante o doutorado no núcleo Campinas: Mario José Marques, Arildo Dias, Jefferson Bugoni, Camila Vieira, Marcelo Moro, Iara Niero, Nili Posada, André Rech, Mauro Brum. Quantos momentos bonitos vividos e quantos aprendizados!

Às parceiras do núcleo Floripa: Áurea Lemes, Cecília Dalloto, Cristiana Barbosa, Mariana Paz, Michele Dechum.

À galera do forróóó, que muito alegrou nossas noites quando os dias de estudos eram intensos!

Ao Gastón Santibanéz, parceiro nestes últimos três anos, por buscar ver o melhor de mim sempre e me apoiar em quaisquer que sejam as minhas decisões. Obrigada por compartilhar uma rotina e a vida, por ver a beleza e felicidade presente nos pequenos detalhes do dia a dia comigo. Gracias por existir.

Sinto que não encontro palavras capazes de transmitir da melhor maneira as lembranças de experiências que vivi nestes últimos anos, das pessoas que encontrei e que foram importantes para minha formação. Agradeço a todos de coração. Que nossas vidas continuem entrelaçadas, nossos caminhos se tocando para que mais benefícios possam acontecer.

## Resumo

Algumas espécies de plantas alteram as condições bióticas e abióticas em níveis que interferem na organização e estrutura da comunidade. Hipóteses de que a importância de interações interespecíficas positivas aumenta à medida que as condições se tornam mais estressantes estão sendo questionadas com o aumento de evidências de interações interespecíficas negativas nessas condições. A perda de riqueza e diversidade provocada por espécies monodominantes mostra que é necessário questionar o papel das interações interespecíficas em ambientes com condições estressantes. Nesta tese observamos como manchas monodominantes atuam sobre diferentes parâmetros de comunidades vegetais, que mecanismos funcionam como filtros ambientais e biológicos e propiciam sua dominância. Utilizamos como sistema de estudo manchas da espécie arbustiva *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae) que se desenvolvem em restingas predominantemente herbáceas em dunas de planícies costeiras subtropicais. Questionamos se a cobertura deste arbusto interfere e modifica a vegetação (Capítulo 1), avaliando diferenças entre manchas e áreas abertas adjacentes às manchas com monitoramentos da riqueza e cobertura de outras espécies durante quatro anos. O arbusto está se expandindo, modificando a composição de espécies, a estrutura da comunidade e apresenta relações predominantemente negativas com outras espécies. A redução de cobertura e riqueza nas áreas de manchas é dependente da porcentagem de cobertura do arbusto e do tipo de ocupação. A redução de riqueza nas manchas não levou a perda de riqueza total na duna frontal. Questionamos se há mecanismos como efeitos alelopáticos em folhas verdes e senescentes de *Dalbergia* e também se o sombreamento influencia a germinação e crescimento de plântulas (Capítulo 2). Avaliamos estes efeitos com experimentos de germinação e monitoramento do crescimento de plântulas em laboratório utilizando extratos aquosos de folhas verdes e senescentes de *Dalbergia* e a mesma redução de luz medida abaixo da sua copa. A germinação foi inibida sob efeito de extratos de folhas verdes. A germinação sob ação de extratos de folhas senescentes foi inibida, atrasada ou diminuída e o sombreamento isoladamente não influenciou a germinação. O sombreamento aparentemente amenizou os efeitos alelopáticos sobre a germinação. *Dalbergia* pode atuar na estruturação das comunidades de restinga causando um efeito negativo imediato e uma redução desse efeito após sua senescência. Investigamos em campo se a camada de serapilheira de *Dalbergia* impede a emergência de plântulas em áreas de manchas (Capítulo 3). Acompanhamos a emergência de plântulas em áreas de mancha com e sem serapilheira. A camada de serapilheira reduziu o número de plântulas que emergiu, sobreviveu, o tempo que sobreviveu e a riqueza de plântulas em relação às áreas com serapilheira. A dinâmica de manchas de *Dalbergia* em planícies costeiras possui um papel relevante como modelador e estruturador das comunidades de dunas frontais. Diferentes mecanismos de uma espécie arbustiva monodominante funcionam como filtros que trazem restrições à germinação, crescimento, emergência e ocorrência de espécies em áreas de manchas. Estas informações serão úteis para métodos de restauração de dunas costeiras impactadas baseadas nas interações interespecíficas e visando a regeneração da vegetação natural de forma mais eficiente.

## Abstract

Some plant species change biotic and abiotic conditions in levels capable of interfering on the organization and structure of the community. The hypotheses that the importance of positive interspecific interactions increases whilst conditions become more stressful are being questioned because of the increasing evidences of negative interspecific interactions in these conditions. Loss of richness and diversity caused by monodominant species shows the need of questioning the role of interspecific interactions in environments with stressful conditions. In this thesis, we observed how monodominant patches act on different plant community parameters, which mechanisms work as environmental and biological filter and provide their dominance. We used patches of the shrub species *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae) as study system. These patches occur in predominantly herbaceous restingas in dunes of subtropical coastal plains. We asked whether the shrub cover interferes with and modifies vegetation (Chapter 1). We evaluated the differences between patches and adjacent open areas monitoring richness and others species' cover for four years. We found out the shrub is expanding; modifying the species composition, community structure, and the majority of relationships with others species are negative. The reduction of cover and richness in the patch areas is dependent of the shrub cover percentage and occupation type. Richness reduction in patches did not lead to losses in total richness in foredune. We asked whether mechanisms as allelopathic effects on green and senescent leaves of *Dalbergia* are present, and whether shade affects germination and seedling growth (Chapter 2). We evaluated these effects by germination experiments and seedling growth monitoring in laboratory using aqueous extracts of green and senescent leaves of *Dalbergia* maintaining the same amount of light reduction measured under its canopy in the field. Extract of green leaves inhibited the seed germination. Extract of senescent leaves inhibited, delayed, or decreased seed germination. Shading alone did not affect germination, but mitigated the allelopathic effects on germination. *Dalbergia* can act on restinga community organization causing instant negative effect, which decreases after senescence. We investigated in the field whether *Dalbergia* litter layer prevents seedlings emergence on patch areas (Chapter 3). We monitored seedlings emergence in patch areas with and without litter. The litter layer reduced the number of emerged and survived seedlings, their survival time, and seedlings richness were lower in areas with litter. The dynamics of *Dalbergia* patch in coastal plains has a relevant role in community modeling and structure in foredunes. Different mechanisms of a monodominant shrub species work as filters restricting germination, growth, emergency and occurrence of species in patch areas. Such information will be useful for restoration methods of impacted coastal dunes based on interspecific interactions and aiming natural plant regeneration more efficiently.

## Sumário

Agradecimentos .....	6
Resumo .....	9
Abstract .....	10
Sumário .....	11
Introdução Geral .....	12
Material e Métodos .....	16
Capítulo 1 – Expansão de manchas de arbusto monodominante reduz o estabelecimento de espécies de dunas costeiras em região subtropical do Brasil .....	21
Capítulo 2 – O papel da alelopatia e do sombreamento de manchas de <i>Dalbergia ecastaphyllum</i> na estruturação de comunidades de restinga .....	50
Capítulo 3 – A serapilheira sob formações arbustivas monodominantes como barreira para a vegetação de dunas costeiras .....	71
Considerações Finais .....	89
Anexos .....	100

## Introdução Geral

Comunidades, independente do ambiente, são compostas por poucas espécies com grande abundância, outras relativamente comuns e muitas espécies raras (Magurran 2004). Esta distribuição de abundância de espécies, repetido em diversos ambientes, em alguns casos é ainda mais assimétrico (Hillebrand 2008) e extensas áreas são dominadas por uma espécie. Uma formação monodominante é assim definida quando composta por uma única espécie com mais de 50% de dominância (cobertura, área basal, biomassa) (Hart et al. 1989; Connell & Lowman 1989). Comunidades dominadas por uma espécie são encontradas, por exemplo, em florestas tropicais (Connell & Lowman 1989; Hart et al. 1989; Hart 1990; Amador et al. 2012), no pantanal (Nascimento & Cunha 1989; Bueno et al. 2014), em marismas (Castellanos et al. 2000) e em dunas costeiras (Isermann 2008; Richards & Burningham 2011).

As alterações nas condições ambientais provocadas por determinados organismos podem interferir na distribuição e abundância de outras espécies (Jones et al. 1994; 1997). Alterações que amenizam condições extremas em desertos de regiões semiáridas e dunas costeiras geram associações espaciais positivas entre indivíduos que modificam as condições do ambiente e os indivíduos recrutados que se aproveitam de tal condição modificada (Franco & Nobel 1989; Pugnaire & Lázaro 2000; Maestre & Cortina 2004; Maestre et al. 2009). Ilhas de vegetação compostas por espécies que formam copas monodominantes, que alteram as condições e possibilitam a ocorrência de outras espécies no sub-bosque, são encontradas dispersas na matriz de areia nua em dunas costeiras (Dias et al. 2005). Embora seja amplamente aceito que a facilitação aumente com o aumento de estresse físico (Callaway 1995; Bruno et al. 2003; Brooker et al. 2008), estudos questionam a generalização da sua ocorrência e mostram que os benefícios para os recrutas variam no tempo (Tielbörger & Kadmon 1997; Facelli & Temby 2002), dependem das formas de vida das espécies envolvidas (Callaway & Walker 1997; Castanho et al. 2012; He et al. 2013), fazendo com que os benefícios sejam dependentes do contexto, diminuindo à medida que os recrutas beneficiados crescem e passam a competir com a espécie facilitadora (Franks 2003; Miriti 2006; Fayolle et al. 2009).

Muitas alterações nas condições ambientais provocadas por plantas prejudicam a ocorrência de outros indivíduos (Schoener 1983; Connell 1983), diminuindo a germinação (Chaves & Escudero 1997), a sobrevivência (Fayolle et al. 2009), interferindo na disponibilidade de recursos (Tilman 1990) e, conseqüentemente, mudando a composição de

espécies e a estrutura da comunidade (Facelli & Temby 2002; Isermann et al. 2007; Gabay et al. 2012). Estes efeitos negativos podem ser ainda maiores para a estrutura da comunidade quando são provocados por formações monoespecíficas (Connell & Lowman 1989; Hart 1990; Marchante et al. 2008; Richards & Burningham 2011). A perda de riqueza e diversidade provocada por espécies invasoras monodominantes em dunas costeiras (Isermann et al. 2007; Isermann 2008; Richards & Burningham 2011), campos e savanas (Lett & Knapp 2005; Ratajczak et al. 2012) são bem relatadas e pesquisadas quanto as formas de manejo dessas áreas são realizadas buscando controlar a perda de biodiversidade (Kollman et al. 2007; Marchante et al. 2008). Entretanto, os mecanismos utilizados pelas espécies dominantes para atingir e manter, em escala espacial e temporal, este estado ainda não estão claros (Hart 1990; Wilson & Agnew 1992; Hillebrand 2008; Peh et al. 2011).

Algumas modificações geradas por espécies dominantes podem influenciar a estrutura de comunidades e são inerentes à própria espécie, como o aumento do sombreamento provocado pela copa. Embora a disponibilidade de luz que chega ao solo seja reduzida abaixo de espécies dominantes (Hart 1990), a copa pode proteger plântulas de temperaturas extremas (Shumway 2000) e elevar a disponibilidade de nutrientes e umidade do solo com sua matéria orgânica (Callaway 1995). O sombreamento também pode amenizar a amplitude térmica necessária para a germinação de algumas espécies (Facelli & Pickett 1991a), diminuir excessivamente a interceptação de luz, impedindo a sobrevivência de espécies heliófitas (Fayolle et al. 2009) e atuar como um filtro que modifica a composição de espécies.

Além da interferência da copa, a camada de serapilheira pode atuar como uma barreira mecânica (Ruprecht & Szabó 2012) tanto para a chegada de sementes ao solo quanto para a germinação e estabelecimento de plântulas (Facelli & Pickett 1991a; 1991b) em manchas monodominantes. Espécies que contém sementes pequenas e não possuem reservas energéticas para ultrapassar a camada de folhas, têm a germinação e o estabelecimento prejudicados (Facelli & Pickett 1991a; Torti et al. 2001). Já espécies com sementes maiores, podem ser beneficiadas pelas condições de umidade e temperatura mais amenas enquanto ultrapassam a barreira de folhas mortas (Brunn & Brink 2008; Lönnberg & Eriksson 2013). Apesar de algumas espécies se beneficiarem com a serapilheira, diversos estudos mostram que a simples remoção de sua camada elevam a germinação e sobrevivência em diferentes comunidades (Facelli & Pickett 1991a; Xiong & Nilsson 1999; Santos & Válio 2002).

A serapilheira modifica o ambiente não apenas fisicamente, mas também quimicamente (Mallik 2008; Bonanomi et al. 2011). Formações monodominantes de espécies

perenes são fortes indícios da atuação de compostos químicos sobre outras espécies (Chou & Muller 1972; Maraschin-Silva & Aqüila 2005; Kato-Noguchi et al. 2012). Esses compostos podem ser lixiviados das próprias folhas verdes pela água da chuva (McPherson et al. 1971) e também podem ser liberados após a senescência das folhas (Chou & Muller 1972; Petranka & McPherson 1979), na própria camada de serapilheira. Os efeitos de compostos alelopáticos para a composição da comunidade são vistos desde a germinação, onde a ação dos aleloquímicos pode impedi-la (Chou & Muller 1972; Nascimento et al. 2007), bem como sobre o desenvolvimento das plântulas, provocando danos aos cotilédones (Chaves & Escudero 1997) e às raízes (Oliveira et al. 2004; Grombone-Guaratini et al. 2009; Peguero et al. 2012) ou simplesmente inibindo o seu crescimento (Petranka & McPherson 1979). A ação de compostos alelopáticos também interfere nas interações entre as espécies associadas à espécie alelopática, alterando a habilidade competitiva destas (Wardle et al. 1998).

Características como estas demonstram que as manchas monodominantes exercem forte influência sobre a estrutura da comunidade, principalmente na riqueza, equabilidade e diversidade local (Hart 1990). Embora estas formações monodominantes sejam recorrentes (Hart et al. 1989; Connell & Lowman 1989; Richards 1996; Amador et al. 2012), existem muitas dúvidas sobre a formação das manchas e por que espécies de formações adjacentes não conseguem se estabelecer nas áreas dominadas por uma espécie (Peh 2009). É possível que filtros ambientais atuem na composição destas comunidades, onde as condições extremamente restritivas ao estabelecimento só são toleradas por uma ou poucas espécies (Keddy 1992). Uma espécie também pode alterar fisicamente (ex. formação de barreira mecânica por serapilheira) e quimicamente (ex. liberação de compostos alelopáticos) o ambiente, impedindo o estabelecimento de outras espécies. Neste caso, um agente biológico altera as condições ambientais e o reconhecimento como um filtro ambiental ou biológico varia entre estudos (Kraft et al. 2015). Caso a espécie monodominante se estabeleça por ser competitivamente superior, há um deslocamento das demais espécies para outros setores, representando um filtro biológico (Keddy 1992).

Em dunas costeiras, existem arbustos capazes de formar manchas, de diferentes tamanhos e extensões, que se destacam na vegetação herbácea contígua (Mortimer et al. 2000; Shumway 2000; Martínez 2003; Isermann 2008). Há casos em que um arbusto espalha longos ramos, formando manchas monodominantes de dezenas a centenas de metros de extensão (Zocche de Souza 2010; Richards & Burningham 2011). Manchas de espécies lenhosas podem modificar as condições bióticas e abióticas do ambiente e interferir na disponibilidade de recursos para outras espécies (Callaway & Walker 1997) e atuar como um

filtro que altera a composição de espécies. Desta forma, as manchas podem atuar como moduladores da paisagem alterando não somente a composição de espécies, mas também a estrutura da paisagem (Shachak 2008; Gabay et al. 2012).

Manchas monodominantes de arbustos adjacentes a estratos herbáceos são como pradarias e matagais, savana herbácea e savana arbustiva, formações vegetais estruturalmente diferentes, contíguas, apresentam atratores distintos, ou seja, um conjunto de condições características que mantêm as distintas formações alternativas estáveis sob as mesmas condições ambientais (Laycock 1991; Beisner et al. 2003). Estados estáveis alternativos são descritos para áreas com formações adjacentes e apresentam mecanismos de retroalimentação positiva que os mantêm estáveis mesmo após distúrbios (Ratajczak et al. 2011). Conhecer os mecanismos destas formações que as mantêm estáveis ajuda a criar modelos que incorporem as limitações dos ecossistemas e indiquem formas mais efetivas de recuperação de áreas degradadas (Suding et al. 2004).

Neste contexto, o objetivo desta tese foi observar como filtros ambientais e biológicos atuam sobre a organização e a estrutura de comunidades. Para isso investigamos como manchas de um arbusto monodominante influenciam diferentes parâmetros de comunidades predominantemente herbáceas e examinamos que características associadas às manchas atuam como filtros ou mecanismos que propiciam a dominância destas manchas. Para compreender melhor a influência destes filtros associados à dinâmica de manchas monodominantes sobre a estrutura de comunidades, nós utilizamos como sistema de estudo manchas da espécie arbustiva *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub., Fabaceae (referida como *Dalbergia* daqui em diante) que se desenvolvem na vegetação de restinga em dunas de planícies costeiras subtropicais, no sul do Brasil. Estudos evidenciam que em áreas onde a espécie expandiu-se nos últimos anos (Castellani et al. 2004; 2005), formando manchas com mais de 100 m de extensão ocorreram perdas de riqueza de espécies após 16 anos (Zocche de Souza 2010), embora os mecanismos que provocam essas perdas sejam desconhecidos.

Este sistema torna-se relevante para o estudo por se encontrar em um ambiente extremo com altas temperaturas, baixa umidade e capacidade de retenção de água no solo e pobre em nutrientes, onde as relações interespecíficas positivas são mais esperadas, mas parecem não ocorrer em manchas de *Dalbergia* (Zocche de Souza 2010). Para isso, inicialmente questionamos se a cobertura deste arbusto interfere e modifica a vegetação predominantemente herbácea (Capítulo 1). Avaliamos diferenças entre a vegetação de manchas e de áreas abertas adjacentes às manchas e investigamos os efeitos da expansão e permanência de manchas sobre a vegetação de áreas abertas adjacentes para responder esta

questão. Devido ao caráter monodominante da espécie arbustiva que se desenvolve em condições extremas de dunas frontais, esperamos que o arbusto seja um estruturador da comunidade, que altere a composição de espécies onde se desenvolve e que os parâmetros observados (cobertura das outras espécies e riqueza) sejam inversamente relacionados ao aumento de cobertura das manchas e sua permanência, tanto na escala utilizada na amostragem quanto na escala da paisagem. Em paralelo, com experimentos em laboratório perguntamos se há efeitos alelopáticos associados às folhas verdes e senescidas de *Dalbergia* e se estes, junto ao sombreamento, são mecanismos que influenciam a germinação e crescimento de plântulas de uma espécie modelo e espécies nativas de dunas (Capítulo 2). Aleloquímicos são produzidos no caule da espécie e esperamos encontrar efeitos alelopáticos também em folhas. Ao senescer, moléculas complexas são degradadas e por isso esperamos que o efeito seja maior em folhas verdes do que em folhas senescidas. Esperamos que o sombreamento diminua a germinação, já que as espécies de restinga herbácea são mais tolerantes a condição de luz solar. Esperamos que os efeitos alelopáticos e de sombreamento sejam negativos e que sua associação potencialize os efeitos prejudiciais à germinação de sementes. E, em campo, questionamos se a camada de serapilheira de *Dalbergia* impede a emergência de plântulas em áreas de manchas (Capítulo 3). Exploramos esta hipótese acompanhando a emergência de plântulas em áreas de mancha com e sem serapilheira. Esperamos que a serapilheira atue como uma barreira mecânica e que a emergência, sobrevivência, tempo de vida e riqueza de plântulas sejam maiores em áreas onde ela é removida. Com estes capítulos pretendemos compreender melhor a ação de filtros, as interações entre arbustos monodominantes e outras espécies de plantas, se estes possuem papel relevante na estruturação e composição das comunidades de dunas costeiras, e quais momentos do ciclo de vida de espécies (germinação, emergência de plântulas, indivíduos adultos) há restrições para a colonização em áreas de manchas. Estas informações serão úteis para métodos de restauração de dunas costeiras impactadas baseadas nas interações interespecíficas e visando a regeneração da vegetação natural de forma mais eficiente.

## **Material e Métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado nas dunas frontais da Praia da Joaquina em Florianópolis, situada na região leste (27°37' S e 48°27' O) da Ilha de Santa Catarina, Brasil (Figura 1). As

dunas da Praia da Joaquina são localizadas em Área de Preservação Permanente, além de fazerem parte do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, que abrange desde a parte sul da Lagoa da Conceição até a Praia do Campeche, com cerca de 560 ha (CECCA 1997).

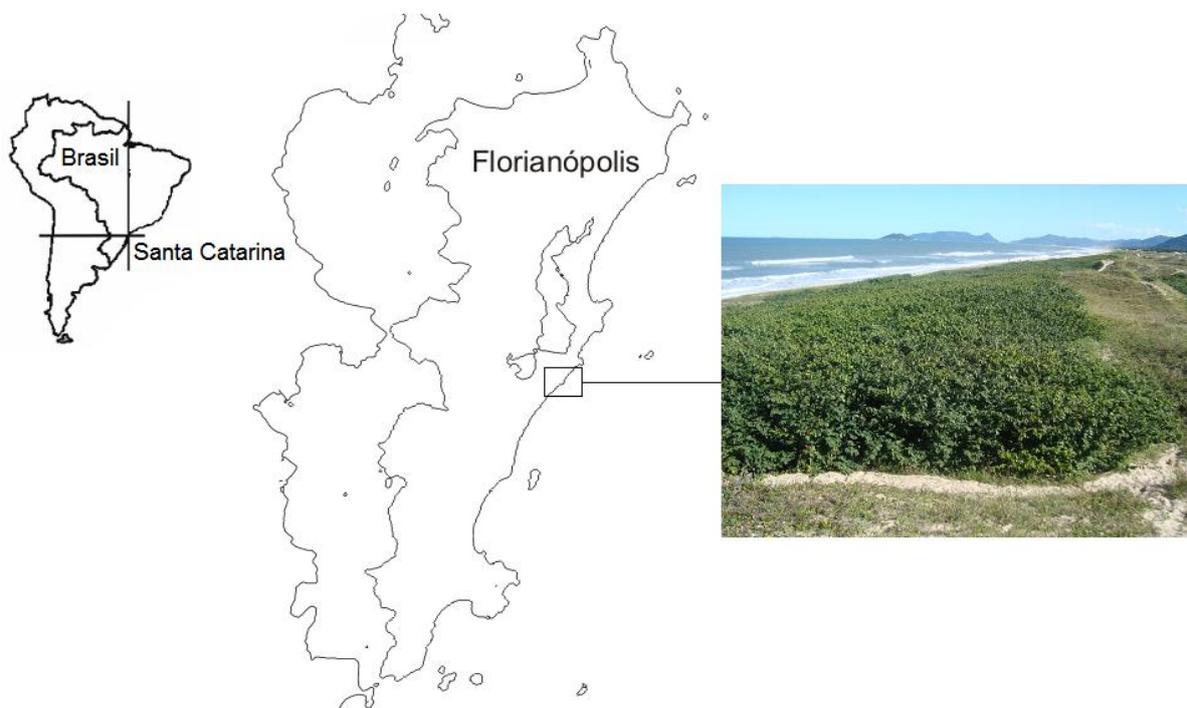


Figura 1: Localização da área de estudo, em Florianópolis, Ilha de Santa Catarina, Brasil, com destaque para manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* na Praia da Joaquina.

O clima da região possui as estações bem definidas e é classificado em subtropical úmido (Cfa; CECCA 1997) com temperatura média anual de 21 °C, com médias inferiores entre junho e agosto, em torno de 16 °C, e médias máximas entre janeiro e março, em torno de 24 °C. As maiores pluviosidades são encontradas no verão, em janeiro e fevereiro (235 e 215 mm), e as menores de junho a agosto (entre 71 a 102 mm), com média anual de 1.726 mm (Figura 2).

De acordo com o Decreto Federal 750/1993 a restinga faz parte do domínio de Mata Atlântica e estende-se por toda a região costeira, alcançando até centenas de metros no sentido ao interior do país. Em alguns locais, restinga e mangue se misturam sobre os solos arenosos (Falkenberg 1999). O termo restinga possui diferentes conceitos e definições empregadas em várias áreas de conhecimento, como geologia, geomorfologia, botânica e ecologia (Souza et al. 2008). Após muitas décadas de discussões sobre a utilização apropriada do termo restinga nas diferentes áreas, o uso como uma designação da vegetação que inclui as

comunidades de plantas vasculares do litoral arenoso do Brasil, iniciando na praia e finalizando em geral, junto à floresta pluvial tropical vem sendo amplamente adotada (Araujo 1992; Falkenberg 1999). A restinga pode ser caracterizada como um conjunto de ecossistemas de comunidades florísticas fisionomicamente distintas, dispostas em terrenos predominantemente arenosos, de origem marinha, fluvial ou lagunar, eólica ou a combinação destas, de idade quaternária, com solos pouco desenvolvidos (Falkenberg 1999). A variação entre locais bem drenados, inundáveis e mal drenados gera um mosaico de formações distintas (Waechter 1985).

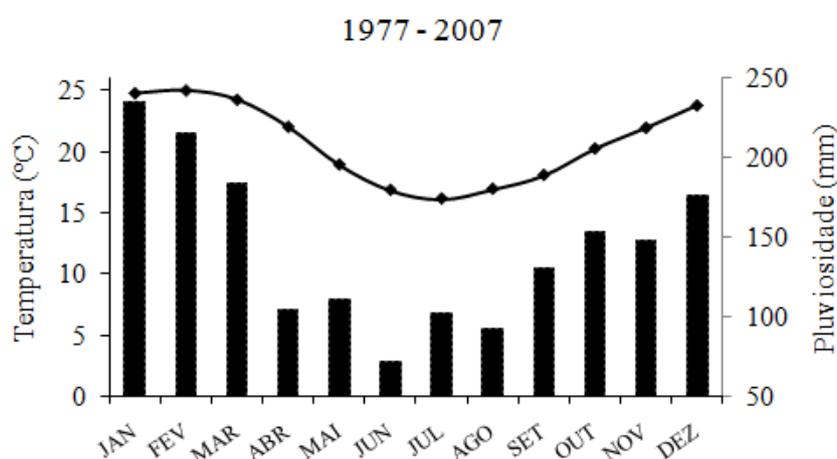


Figura 2: Valores médios mensais de temperaturas (—) e pluviosidade total (barras) mensal em uma série de 30 anos, Ilha de Santa Catarina, SC. Fonte: CIRAM – EPAGRI, estação de coleta localizada no Itacorubi, há cerca de 8 km de distância da área de estudo.

A vegetação de restinga em Santa Catarina apresenta fisionomias herbácea/subarbusciva, arbustiva ou arbórea e está entre as maiores restingas brasileiras em superfície, com uma grande riqueza, mas que vem sendo ameaçada ao longo do processo de ocupação da região litorânea (Falkenberg 1999). Em Santa Catarina, a duna frontal é composta por espécies herbáceas estoloníferas ou rizomatosas, sendo também observadas espécies lenhosas de subarbuscos que podem formar densos aglomerados, cobrindo grandes extensões de areia. Por localizar-se na região de maior proximidade ao mar, ocorre influência direta do vento e da salinidade e, geralmente, os indivíduos da duna frontal não ultrapassam a altura de 1 m, alcançando maiores alturas somente na região entre dunas (Falkenberg 1999).

A Praia da Joaquina é composta por oito tipos de habitat, praia, duna frontal, dunas internas móveis, dunas internas semifixas, dunas internas fixas, baixadas secas, baixadas úmidas e baixadas alagadas. Na faixa de praia, que varia entre 12 a 30 m de largura

e aproximadamente 2 km de comprimento, encontra-se uma vegetação herbácea composta por apenas sete espécies. Região intensamente afetada pelo *spray* salino e ventos marítimos, por vezes fica incoberta pela água do mar em períodos de ressaca. *Blutaparon portulacoides*, *Paspalum vaginatum* e *Panicum racemosum* são algumas das espécies listadas para este setor (Guimarães 2006).

As dunas frontais da Praia da Joaquina, sistema de estudo, localizam-se após a faixa de praia, chegando a aproximadamente 5 m de altura e variando entre 15 e 20 m de largura. Possuem riqueza de aproximadamente 100 espécies com predomínio de estrato herbáceo-subarbuscivo com alguns arbustos isolados no topo das dunas. Entre as espécies abundantes neste setor estão *Ipomoea pes-caprae*, *Blutaparon portulacoides*, *Senecio crassiflorus* e *Alternanthera marítima*, *Spartina ciliata*, *Panicum racemosum*, *Porophyllum ruderale*, *Polygala cyparissias*. Neste setor encontram-se manchas de *Dalbergia* que cobrem dunas frontais e dunas internas, impossibilitando a separação destes sistemas de dunas em alguns setores (Guimarães 2006). Avaliações de fotografias aéreas de 1994, 1998, 2002 e 2007 mostraram que, nas últimas décadas, manchas isoladas expandiram-se, unindo pequenas manchas e formando outras maiores que se estendem por mais de 100 m de extensão. Com o passar dos anos a localização das manchas se modificou no espaço e apresentou maior tendência à expansão que à retração (Zocche de Souza 2010).

*Dalbergia ecastaphyllum* (Figura 3) distribui-se na América, da Flórida (EUA) ao Brasil, e no país, desde o litoral Norte até o seu limite sul de distribuição, em Palhoça, SC (Camargo 2005), ocorrendo também no continente africano (Doing 1985). É uma espécie escandente ou semiprostrada, associada a estuários, mangues e dunas, onde, com seu hábito semi-prostrado, auxilia na fixação da areia. É bem adaptada a condições de alta salinidade e seus frutos possuem forma alada, possivelmente sendo capazes de flutuar (Carvalho 1997). Possui floração entre os meses de dezembro e fevereiro e frutificação entre janeiro e julho (Camargo 2005), com registros de frutificação por até sete meses (Guimarães 2006). A espécie por vezes chega a dominar a vegetação, formando um emaranhado de ramos (Carvalho 1997), característica esta observada nas dunas frontais da Praia da Joaquina (Guimarães 2006). Durante o outono e inverno *Dalbergia* perde parcialmente as folhas, ficando com galhos e ramos expostos e com o sub-bosque permeável à chegada de luz direta e durante a primavera e verão as folhas voltam com vigor (Peixoto 2005; Zocche de Souza 2010). Francis (2004) afirma que *Dalbergia* se trata de uma planta clonal e que, por rebrota, a planta pode sobreviver quase indefinidamente. Apresenta taxa de germinação em torno de 80% (Scarano 1998; Galitzki 2013) e alta capacidade de expansão vegetativa, com caules que

chegam a medir até 10 m e sistemas de raízes laterais noduladas (Francis 2004) capazes de fixar nitrogênio (Saur et al. 2000).<sup>1</sup>



Figura 3: *Dalbergia ecastaphyllum* (Fabaceae) em formação arbustiva monodominante que se estende por dezenas de metros sobre as dunas frontais, Praia da Joaquina, Florianópolis, SC, Brasil.

---

<sup>1</sup> Referências bibliográficas desta seção encontram-se após as Considerações Finais.

## Capítulo 1 – Expansão de manchas de arbusto monodominante reduz o estabelecimento de espécies de dunas costeiras em região subtropical do Brasil

Zocche de Souza, P.<sup>1</sup>; Castellani, T. T.<sup>2</sup>, Santos, F. A. M.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, São Paulo

<sup>2</sup> Laboratório de Ecologia Vegetal – Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, UFSC, Florianópolis, Santa Catarina

<sup>3</sup> Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, São Paulo

### Abstract

Plant cover of some species can cause changes in local beneficial conditions for determined species and not for others. In environments with stressful conditions, such as coastal plains, positive interspecific interactions are expected. However, this relationship is not universal, it has been noticed in different environments native and exotic species patches which decrease others species occurrence under their canopy and their expansion area. In this study, we tested the hypothesis that the cover of a monodominant shrub (*Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae)) is expanding and its cover interferes and modifies other species cover and richness, species composition, and community structure of foredune. We monitored the monodominant patches shrub and their expansion over adjacent areas formerly not occupied, and we compared other species cover, richness, and modifications in species composition between patch areas and adjacent open areas. We found out the cover of this native monodominant shrub species is expanding, modifying species composition and community structure, moreover, it presents predominantly negative relationships with other species occurring in patch areas in the foredune. The effects on others species in the patch areas are more intense as the shrub cover increases and vary according to the species occupation type (cover degree oscillates, increases gradually or patch area). In broader scale, considering the whole dune, the relationships were more complex because the richness reduction in patches did not lead to total richness loss in foredune, neither in adjacent areas nor patches. The *Dalbergia* patch dynamics on coastal plains plays relevant role as community modulator and structuring in foredunes.

**Keywords:** competition, facilitation, plant-plant interactions, dominance, coastal dunes, patch dynamics.

### Resumo

A cobertura vegetal de algumas espécies pode provocar alterações nas condições locais que são benéficas para determinadas espécies e para outras não. Em ambientes com condições estressantes, como planícies costeiras, interações interespecíficas positivas são previstas. No entanto, esta relação não é universal, sendo observadas em diferentes ambientes manchas de espécies nativas e exóticas que reduzem a ocorrência de outras espécies sob suas copas e sua área de expansão. Neste estudo nós testamos a hipótese de que a cobertura de um arbusto monodominante (*Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae)) está em expansão e que sua cobertura interfere e modifica a cobertura de outras espécies, a riqueza, a composição de espécies e a estrutura da comunidade de dunas frontais. Monitoramos manchas

monodominantes do arbusto e sua expansão sobre áreas adjacentes inicialmente não ocupadas e comparamos a cobertura de outras espécies, riqueza e modificações na composição de espécies entre áreas de mancha e áreas abertas adjacentes. Encontramos que a cobertura deste arbusto nativo monodominante está se expandindo, modificando a composição de espécies e a estrutura da comunidade e apresenta relações predominantemente negativas com as outras espécies que ocorrem nas áreas de mancha na duna frontal. Os efeitos sobre as outras espécies nas áreas de manchas são mais intensos com o aumento de cobertura do arbusto e variam com o tipo de ocupação (grau de cobertura que oscila, que aumenta progressivamente ou área mancha). Em escala ampla, considerando toda a duna, as relações se mostraram mais complexas, pois as reduções de riqueza nas manchas não levaram a perda de riqueza total na duna frontal, nem em áreas adjacentes e manchas. A dinâmica de manchas de *Dalbergia* em planícies costeiras possui um papel relevante como modelador e estruturador das comunidades de dunas frontais.

**Palavras-chave:** competição, facilitação, interações planta-planta, dominância, dunas costeiras, dinâmica de manchas.

## Introdução

Interações interespecíficas, como a competição e a facilitação, modificam a composição de espécies, a estrutura e a trajetória sucessional das comunidades (Clements 1916; Connell & Slatyer 1977; Kellman & Keding 1992; Bertness & Callaway 1994; Brooker et al. 2008; Castanho et al. 2015a). Estas modificações acontecem pelas alterações nas condições bióticas e abióticas provocadas pela presença dos indivíduos e interferem no sucesso ou fracasso de outras espécies em colonizar ou se manter nestas áreas (Silander & Antonovics 1982; Franco & Nobel 1989; Forseth et al. 2001; Castanho & Prado 2014). Certas mudanças na temperatura, potencial de evaporação (Franco et al. 1984), umidade (Muñoz-Vallés et al. 2011), retenção de água no solo (Callaway 1995) promovidas pelo estabelecimento de uma espécie são malélicas para algumas espécies e para outras não. Estas variações nos padrões de interações entre espécies e, conseqüentemente, da montagem da comunidade podem estar relacionadas aos padrões de dominância de uma espécie (Hovick et al. 2012; Koyama et al. 2015), à arquitetura das plantas (Crutsinger et al. 2010), ser dependente das formas de vidas (Gómez-Aparicio 2009; Maestre et al. 2009; Castanho et al. 2012), ser espécie-específica (Holmgren et al. 1997), ser percebida de maneira distinta de acordo com a escala de observação (Levin 1992; Dullinger et al. 2007; Koyama et al. 2015) e variar de acordo com o estresse a que as espécies estão submetidas (Bertness & Callaway 1994; Brooker & Callaghan 1998; Castanho & Prado 2015).

A hipótese do gradiente de estresse prediz que a facilitação e a competição variam inversamente ao longo do gradiente ambiental, com a facilitação sendo mais

importante em condições estressantes (Bertness & Callaway 1994; Brooker & Callaghan 1998). Em dunas frontais de planícies costeiras, por exemplo, onde a vegetação está exposta a altas temperaturas (Franco et al 1984; Scarano 2002), a ação dos ventos (Bresolin 1979), *spray* salino e salinidade do solo (Wilson & Sykes 1999), a facilitação é esperada como sendo uma interação frequente e determinante da estruturação das comunidades (Shumway 2000; Martínez 2003; Castanho & Prado 2014). No entanto, estudos considerando a hipótese do gradiente de estresse realizados em ambientes extremamente estressantes, têm encontrado que as interações de facilitação podem colapsar em condições severas (Michalet et al. 2006; Koyama & Tsuyuzaki 2013; Castanho et al. 2015b), porque os benefícios trazidos pelas plantas facilitadoras são anulados pelos efeitos negativos de competição por água no solo entre plantas facilitadas (Maestre & Cortina 2004; Holmgren & Scheffer 2010). De fato, interações negativas são relatadas em ambientes com condições estressantes como desertos (Forseth et al. 2001) e dunas costeiras (Lichter 2000; Weigelt et al. 2005; Muñoz-Vallés et al. 2014) que resultam em perda de cobertura (Moreno-Casasola 1996), riqueza e diversidade (Isermann et al. 2007; Richards & Burningham 2011). As modificações no ambiente provocadas por espécies lenhosas (árvores ou arbustos), por exemplo, podem atuar como filtros no estabelecimento de espécies associadas (Gabay et al. 2012). É o que ocorre com a expansão de espécies lenhosas (*woody encroachment*) que altera a estrutura da comunidade e leva à perda de riqueza e diversidade (Lett & Knapp 2005; Isermann et al. 2007; Isermann 2008; Ratajczak et al. 2012) em diferentes formações vegetacionais (Eldridge et al. 2011). O aumento de cobertura de arbustos e a redução da cobertura de espécies herbáceas pode levar à dominância de uma única espécie, resultando em formações monodominantes. Estas são assim definidas quando compostas por uma única espécie com mais de 50% de dominância (cobertura, área basal, biomassa) (Hart et al. 1989; Connell & Lowman 1989).

Os impactos da expansão de arbustos sobre a riqueza e diversidade não apresentam um padrão claro e os efeitos positivos e negativos são igualmente prováveis em uma escala global (Eldridge et al. 2011). As interações possíveis vão desde impactos negativos, como a desertificação em ambientes áridos pela perda de fertilidade do solo nas áreas abertas (Schlesinger et al. 1990), até interações facilitadoras, como as observadas em campos do Mediterrâneo semiárido (Maestre et al. 2009), além da criação de heterogeneidade ambiental sob suas copas (Aguiar & Sala 1999; Maestre & Cortina 2005). Muitos estudos atuais buscam entender os padrões encontrados nas comunidades (Keddy 1992; Chase 2003; Götzenberger et al. 2012) e uma forma de identificar esses padrões é através da observação e caracterização de quais seriam as regras de montagem (*assembly rules*) que definiriam a

formação das comunidades (Zobel 1997; Belyea & Lancaster 1999). Em uma escala local, além dos fatores abióticos, as interações bióticas têm papel fundamental na composição de uma comunidade (Zobel 1997) e analisar os padrões de coocorrência de espécies ajuda a compreender que regras de montagem estão atuando e resultam na comunidade encontrada.

Dunas frontais de planícies costeiras são sistemas ideais para investigar os questionamentos das diferentes teorias sobre quais interações interespecíficas ocorrem em ambientes de condições estressantes. Em sistemas praias, as condições estressantes diminuem no gradiente praia-interior e as dunas frontais são locais onde as condições são mais severas (Maun 2009). No setor de duna frontal são encontradas formações monodominantes de uma espécie arbustiva, *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub., Fabaceae (referida como *Dalbergia* daqui em diante), que expandiram nas dunas frontais nas últimas décadas, se estendem por mais de 100 m de extensão e possuem menor riqueza que áreas abertas sem o arbusto (Zocche de Souza 2010), indicando a ocorrência de interações negativas entre as espécies. O fato deste estudo ser realizado em ambiente de dunas costeiras em região de clima subtropical, que possuem composição e estrutura distintos de regiões temperadas (Hesp 2004, Maun 2009) onde são realizados a maior dos estudos (He et al. 2013), ajuda a diminuir a lacuna de conhecimento sobre as relações interespecíficas que existe para estas condições (Castanho et al. 2015a).

Neste estudo nós testamos a hipótese de que a cobertura de um arbusto monodominante está em expansão e que sua cobertura interfere e modifica a cobertura de outras espécies, a riqueza, a composição de espécies e a estrutura da comunidade. Para explorar esta hipótese utilizamos como modelo manchas monodominantes de uma espécie arbustiva e áreas adjacentes inicialmente não ocupadas por *Dalbergia*. Realizamos monitoramentos da expansão do arbusto, comparações entre a cobertura de outras espécies, riqueza e modificações na composição de espécies entre áreas de mancha e áreas abertas adjacentes. Esperamos que o arbusto atue como um estruturador da comunidade, alterando a composição de espécies entre áreas de mancha e áreas abertas adjacentes e que os parâmetros observados sejam inversamente relacionados ao aumento de cobertura das manchas e sua permanência, tanto na escala amostral quanto na escala da duna. Estas expectativas são devido ao caráter monodominante do arbusto que se desenvolve em condições extremas de dunas frontais.

## Material e Métodos

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado em área de dunas costeiras, na Praia da Joaquina, Florianópolis, Ilha de Santa Catarina, Brasil (27°37' S e 48°27' O). O clima da região é classificado em temperado subtropical úmido (Cfa; CECCA 1997) com temperatura média anual de 21 °C, com mínimas entre junho e agosto, em torno de 16 °C, e máximas entre janeiro e março, em torno de 24 °C. As maiores pluviosidades são encontradas no verão, em janeiro (234 mm) e fevereiro (215 mm), e as menores no inverno, em junho (71 mm) e agosto (92 mm), com média anual de 1.726 mm.

As restingas de Santa Catarina apresentam fisionomias herbácea/subarbustiva, arbustiva ou arbórea, que se desenvolvem nos ambientes de praia, dunas frontais, dunas internas (móveis, semifixas e fixas), baixadas secas e úmidas. A duna frontal contém espécies herbáceas estoloníferas e rizomatosas, sendo também observadas espécies arbustivas lenhosas que podem formar densos aglomerados, cobrindo grandes extensões de areia. Dentre as espécies vegetais frequentes estão: *Ipomoea pes-caprae*, *Panicum racemosum*, *Spartina ciliata*, *Senecio crassiflorus*, *Blutaparon portulacoides*, *Polygala ciparissias*, *Alternanthera maritima*, *Porophyllum ruderale* (Falkenberg 1999).

Na Praia da Joaquina, há setores onde é impossível distinguir a duna frontal das dunas internas, pois estão cobertas densamente por *Dalbergia*. Apresenta porte de aproximadamente um metro de altura (Guimarães 2006), chegando até três metros. Copa com poucas aberturas durante a primavera e o verão e com queda de folhas durante o outono e inverno (Peixoto 2005; Zocche de Souza 2010). É uma leguminosa clonal (Francis 2004), fixadora de nitrogênio (Saur et al. 2000) que possui sementes capazes de dispersar por água e vento (Camargo 2005). Floresce entre os meses de dezembro e fevereiro e frutifica entre janeiro e julho (Camargo 2005). *Dalbergia* forma um mosaico de manchas de diferentes tamanhos que se expandem por aproximadamente um quilômetro de extensão em direção paralela ao mar, atingem desde poucos metros até 60 m de largura e chegam a alcançar mais de 100 m de extensão (Zocche de Souza 2010). A dinâmica de expansão e retração das manchas observada por fotografias aéreas mostrou que 28% do trecho de 3,6 ha de duna frontal estudado era coberto por *Dalbergia* e após 13 anos as manchas ocupavam 62% desta área. As alterações dos locais de ocorrências de manchas analisadas pelas fotografias aéreas mostram que as manchas apresentam caráter móvel na paisagem e que as retrações de

manchas na duna frontal possivelmente estiveram relacionadas a episódios erosivos da duna (Zocche de Souza 2010). A riqueza total em áreas ocupadas pelo arbusto menor que em áreas adjacentes (Zocche de Souza 2010) e a ausência de espécies sob sua copa também foi observada em outros locais (Peixoto et al. 2006), embora os mecanismos que provocam essas perdas sejam desconhecidos.

### *Metodologia*

Realizamos a avaliação da expansão de *Dalbergia* e o monitoramento das outras espécies com 60 pares de parcelas permanentes de 1 m<sup>2</sup> cada, onde uma das parcelas foi instalada em manchas de *Dalbergia* e a outra em área aberta adjacente às manchas, totalizando 120 m<sup>2</sup> de área amostrada. Instalamos os pares de parcelas em 2009, distando em pelo menos 5 metros cada par, acompanhando o desenho irregular das manchas, sendo que as parcelas de mancha ficavam a 20 cm da borda sob a copa de *Dalbergia*, ou seja, no interior das manchas, e as parcelas adjacentes a 40 cm de sua borda, em área exterior às manchas. Metade das parcelas de mancha e área aberta adjacente (30 de cada) localizava-se em setor voltado para a praia e metade para o interior das dunas (Figura 1). Registramos a expansão da ocupação e da porcentagem de cobertura de *Dalbergia* sobre a área aberta adjacente e as alterações na riqueza e cobertura das outras espécies anualmente até 2013. Reamostramos as 120 parcelas anualmente entre 2010 e 2013, durante o verão (janeiro). Nos anos seguintes da instalação das parcelas, manchas de *Dalbergia* continuaram expandindo e ocuparam as parcelas da área aberta adjacente às manchas. Como a expansão de manchas sobre a área aberta adjacente ocorreu de forma irregular, após quatro anos de avaliação separamos as parcelas da área adjacente em três categorias: área aberta adjacente (Ab), ou seja, não ocupada por manchas em nenhuma amostragem; ocupada com cobertura de manchas oscilando ao longo dos anos (O) e; ocupada com cobertura de manchas aumentando progressivamente (P). Cada categoria foi composta por 10 parcelas localizadas na área adjacente. A expansão da ocupação e a porcentagem de cobertura foram avaliadas com o registro de presença e ausência de *Dalbergia* e demais espécies em cada parcela, e a estimativa de porcentagem de cobertura vegetal de cada espécie em seis classes: 0 a 5%; > 5 a 15%; > 15 a 25%; > 25 a 50%; > 50 a 75%; > 75 a 100% (Assumpção & Nascimento 2000). O valor mediano de cada classe foi utilizado nas análises de cobertura vegetal.

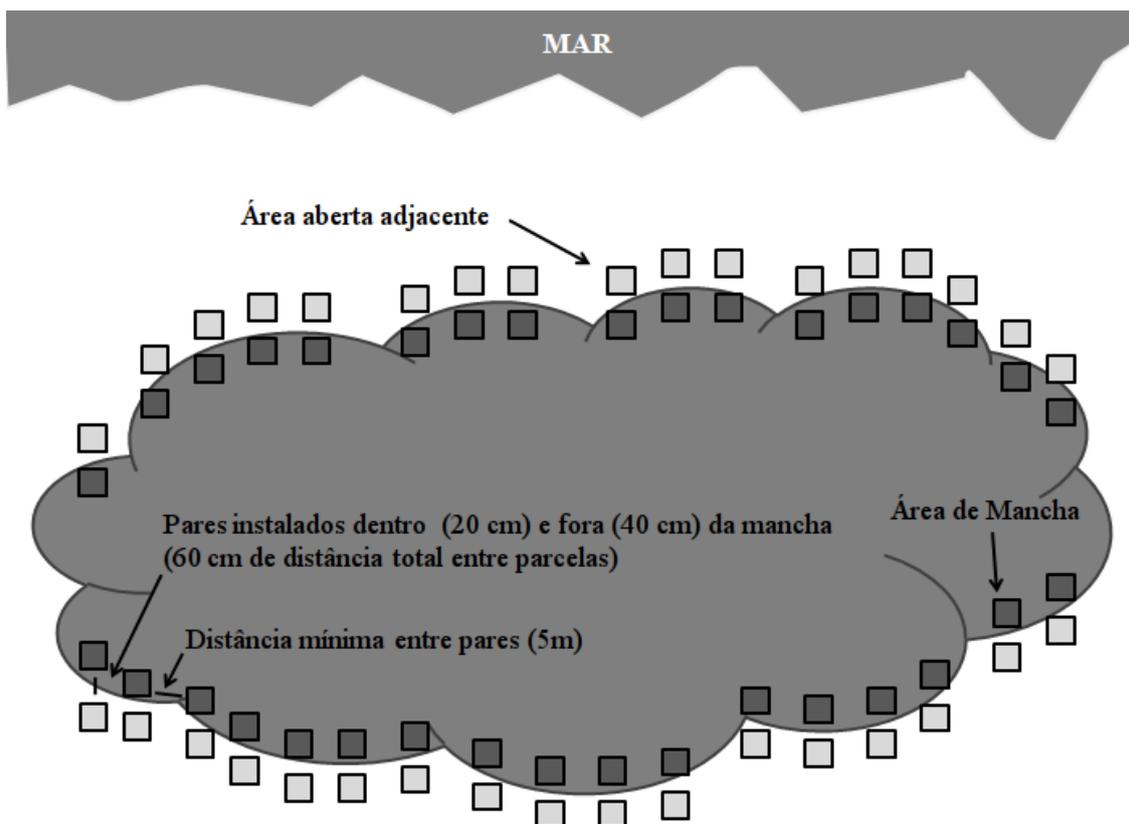


Figura 1: Esquema do desenho amostral e da disposição das parcelas instaladas sob a copa de manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* e em áreas adjacentes em dunas frontais da Praia da Joaquina, Florianópolis, SC, Brasil.

### *Análise de dados*

Para descrever a dinâmica de expansão e retração das manchas, representamos estes valores pela porcentagem de parcelas em áreas abertas adjacentes que passaram a ser ocupadas do *Dalbergia* a cada ano e por sua porcentagem cobertura nestas parcelas. A porcentagem de parcelas ocupadas por *Dalbergia* e sua cobertura em áreas de manchas também foram relatadas. Reunimos a cobertura de *Dalbergia* amostrada em áreas de mancha e abertas adjacentes para representar a área total ocupada pela espécie em duna frontal em cada ano entre 2009 e 2013.

Para observar se a riqueza e cobertura total de outras espécies (somatório dos valores medianos das classes de cobertura de cada espécie) diferiam entre mancha e área aberta adjacente utilizamos testes de Wilcoxon pareados em cada ano.

Avaliamos o efeito da cobertura de *Dalbergia* sobre riqueza e cobertura total de outras espécies em cada ano com regressões lineares. Estas também foram empregadas para observar as relações entre a cobertura de manchas e a cobertura de espécies individualmente.

Os dados de cobertura utilizados nas regressões foram obtidos com o somatório dos valores medianos das classes de cobertura de cada espécie observada.

Avaliamos as diferenças na riqueza e cobertura total de outras espécies entre manchas estabelecidas (M) e as três categorias criadas (Ab, O e P) de acordo com o tipo de ocupação que as parcelas em área adjacente posteriormente ocupada por *Dalbergia* sofreram com ANOVA e teste de Tukey. Verificamos a normalidade e homocedasticidade dos resíduos com gráficos exploratórios antes da execução das análises.

Para analisar a composição de espécies em manchas e áreas abertas adjacentes, assim como as alterações a cada ano, utilizamos matrizes de dissimilaridade com índice de Jaccard (presença e ausência) e Bray-Curtis (cobertura). Análises de variância com matrizes de distância (PERMANOVA) foram calculadas para avaliar diferenças entre áreas de mancha e abertas adjacentes e anos. Uma ordenação bidimensional foi gerada utilizando escalonamento multidimensional para mostrar as dissimilaridades entre os grupos (pacote *vegan*; Oksanen et al. 2013). Realizamos as análises no programa R (R Development Core Team 2015) e utilizamos um  $\alpha = 0,05$  como nível de significância das análises.

## Resultados

### *Expansão de manchas em dunas frontais*

Manchas de *Dalbergia* expandiram rapidamente para a área aberta adjacente (Tabela 1 e Figura 2.a), estando presente em mais da metade das parcelas amostradas após um ano e 78% após quatro anos (Tabela 1). Não houve redução de ocupação durante todos os anos. A expansão das manchas sobre o setor adjacente ocorreu de maneira irregular no espaço e no tempo. Ao fim do estudo, apenas treze parcelas em áreas abertas adjacentes (Ab) não foram ocupadas em nenhum momento, em 26 parcelas a cobertura oscilou (O) ao longo dos anos e em 21 a cobertura aumentou progressivamente (P) até 2013. A porcentagem mediana de cobertura/m<sup>2</sup> de *Dalbergia* passou de zero a 50% no setor adjacente em quatro anos (Figura 2.a) e se manteve acima dos 62% durante todos os anos nas áreas de manchas já estabelecidas (Figura 2.b), o que representou um aumento progressivo de cobertura do arbusto na área de estudo como um todo (Figura 2.c). Apenas no ano de 2012 houve uma pequena retração de cobertura em parte das parcelas adjacentes e nas manchas, mas em 2013 o aumento de cobertura prosseguiu.

Tabela 1: Frequência acumulada das parcelas ocupadas por *Dalbergia ecastaphyllum* (%) a cada ano em parcelas (n = 60, 1 m<sup>2</sup> cada) localizadas em área aberta adjacente às manchas estabelecidas em duna frontal.

Ano	Ocupação Frequência acumulada (%)
2009	0
2010	53
2011	70
2012	70
2013	78

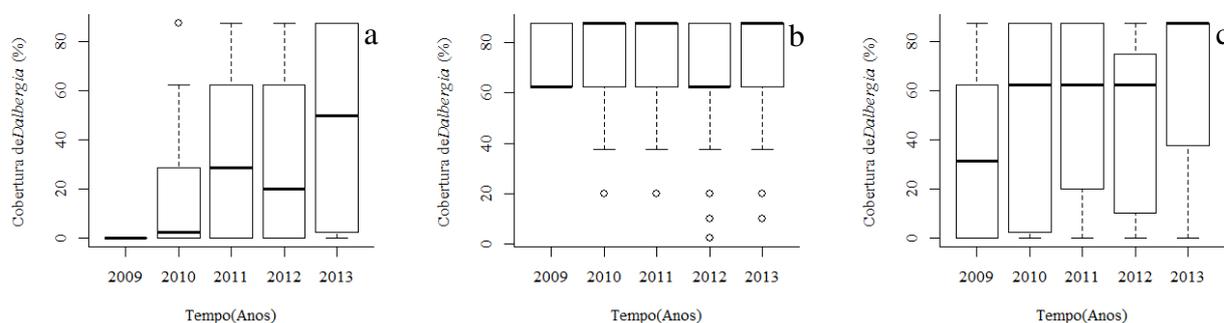


Figura 2: Cobertura de *Dalbergia ecastaphyllum* (a) nas parcelas em área inicialmente aberta adjacente às manchas estabelecidas (n = 60), (b) em manchas (n = 60) e (c) em duna frontal (área aberta e manchas, n = 120), durante quatro anos. Mediana (linha central), 1o e 3o quartil, mínimo, máximo e valores extremos.

### *Cobertura e riqueza em manchas e áreas abertas adjacentes no momento inicial*

Em 2009, 41 espécies ocorreram em área aberta adjacente e 39 em área de mancha, considerando todas as parcelas de cada condição. Seis espécies não foram observadas dentro das manchas e quatro em área aberta adjacente (Anexo 1). Neste mesmo ano, na escala das parcelas, manchas de *Dalbergia* também continham menor cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> ( $V = 1691$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 3.a) e riqueza/m<sup>2</sup> ( $V = 1344$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 3.b) do que em área aberta adjacente.

No início do estudo, observamos que as espécies com maior cobertura absoluta/m<sup>2</sup> em área aberta adjacente continham menor cobertura absoluta/m<sup>2</sup> em áreas de manchas. Essa redução de cobertura absoluta alterou a ordem de importância das espécies dentro e fora das manchas quanto as suas coberturas relativas. *Spartina ciliata* e *Senecio crassiflorus* somaram maior cobertura relativa em áreas abertas adjacentes (46,8%) que em áreas de manchas (25,7%). No entanto *Hydrocotyle bonariensis*, *Remirea maritima*,

*Alternanthera maritima* e *Microstachys corniculata* apresentaram coberturas relativas maiores dentro das manchas (Tabela 2).

Tabela 2: Cobertura absoluta/m<sup>2</sup> e cobertura relativa/m<sup>2</sup> (%) das espécies que mais ocorrem em área aberta adjacente (Ab) e que também ocorrem em manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* (M) em dunas frontais, em 2009.

Espécies	Cobertura Absoluta (%)		Cobertura Relativa (%)	
	Ab	M	Ab	M
<i>Spartina ciliata</i>	22,1	5,3	33,7	22,5
<i>Senecio crassiflorus</i>	8,6	0,8	13,1	3,2
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	4,3	3,9	6,5	16,5
<i>Noticastrum malmei</i>	4,0	1,5	6,1	6,5
<i>Remiria maritima</i>	3,1	1,9	4,7	8,1
<i>Alternanthera maritima</i>	2,8	2,3	4,3	9,7
<i>Ipomoea imperati</i>	2,5	0,4	3,9	1,8
<i>Paspalum vaginatum</i>	2,4	0,1	3,7	0,5
<i>Ipomoea pers-caprae</i>	1,9	0,2	2,9	0,9
<i>Polygala cyparissias</i>	1,7	0,4	2,5	1,6
<i>Smilax campestris</i>	1,6	0,3	2,5	1,4
<i>Microstachys corniculata</i>	1,3	1,1	1,9	4,7
Total	56,3	18,2	85,8	77,4

#### *Mudanças na vegetação após expansão de manchas sobre áreas abertas adjacentes*

A cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> se manteve menor em áreas de manchas em relação às áreas abertas adjacentes em processo de colonização por *Dalbergia* depois de 2009 (2010: V = 1697; p < 0,001; 2011: V = 1752; p < 0,001; 2012: V = 1450; p < 0,001; 2013: V = 1615; p < 0,001; Figura 3.a). A riqueza/m<sup>2</sup> também continuou menor em áreas de mancha do que em áreas abertas adjacentes em todos os anos (2010: V = 1517; p < 0,001; 2011: V = 1641; p < 0,001; 2012: V = 1376; p < 0,001; 2013: V = 1186; p < 0,001; Figura 3.b).

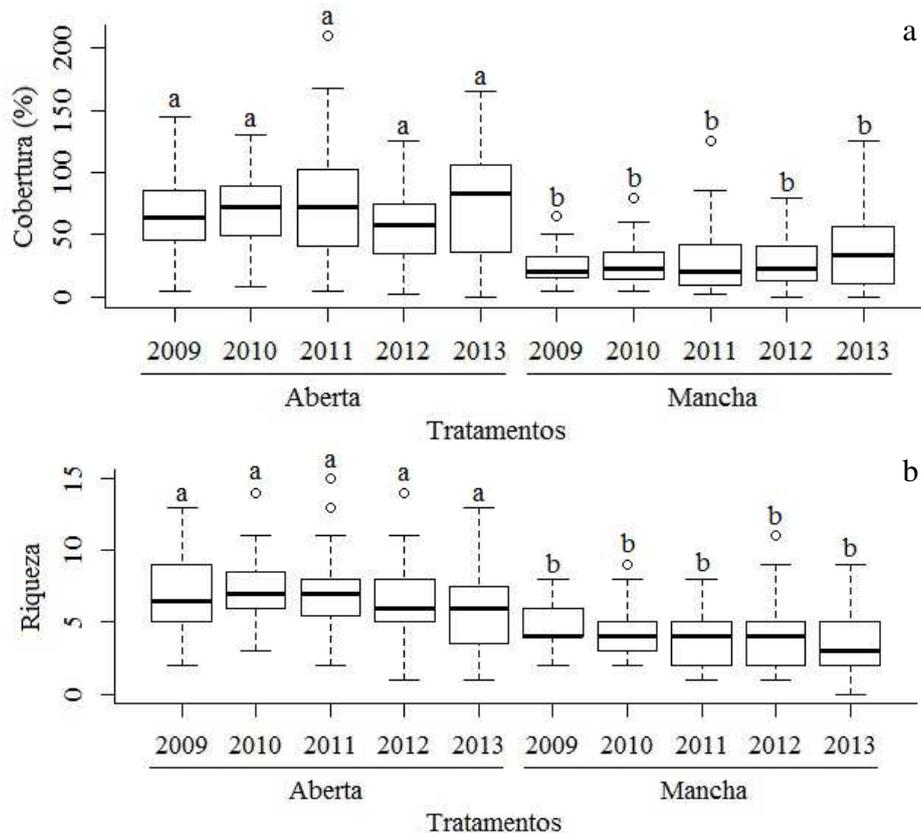


Figura 3: Cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> (a) e riqueza/m<sup>2</sup> (b) em manchas estabelecidas de *Dalbergia ecastaphyllum* e área aberta adjacente, em 2009, posteriormente ocupada por manchas entre 2010 e 2013, em setor de duna frontal. Mediana (linha central), 1° e 3° quartil, mínimo, máximo e valores extremos. Letras diferentes representam diferenças significativas a cada ano entre área aberta e mancha (Wilcoxon,  $p < 0,001$ ).

Em todos os anos, a cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> em manchas e em áreas abertas adjacentes posteriormente ocupadas por manchas foi negativamente relacionada à cobertura de *Dalbergia* nestes locais ( $p < 0,001$  em todas as funções lineares;  $R^2$  na Figura 4.a – d). Observamos que a cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> em áreas progressivamente ocupadas por *Dalbergia* (P) foi menor que em área aberta adjacente (Ab) e áreas com a cobertura oscilando ao longo dos anos (O). Áreas progressivamente ocupadas (P) após quatro anos tinham cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> similar a áreas de manchas (M) ( $F_{gl(3)} = 10,66$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 4.e).

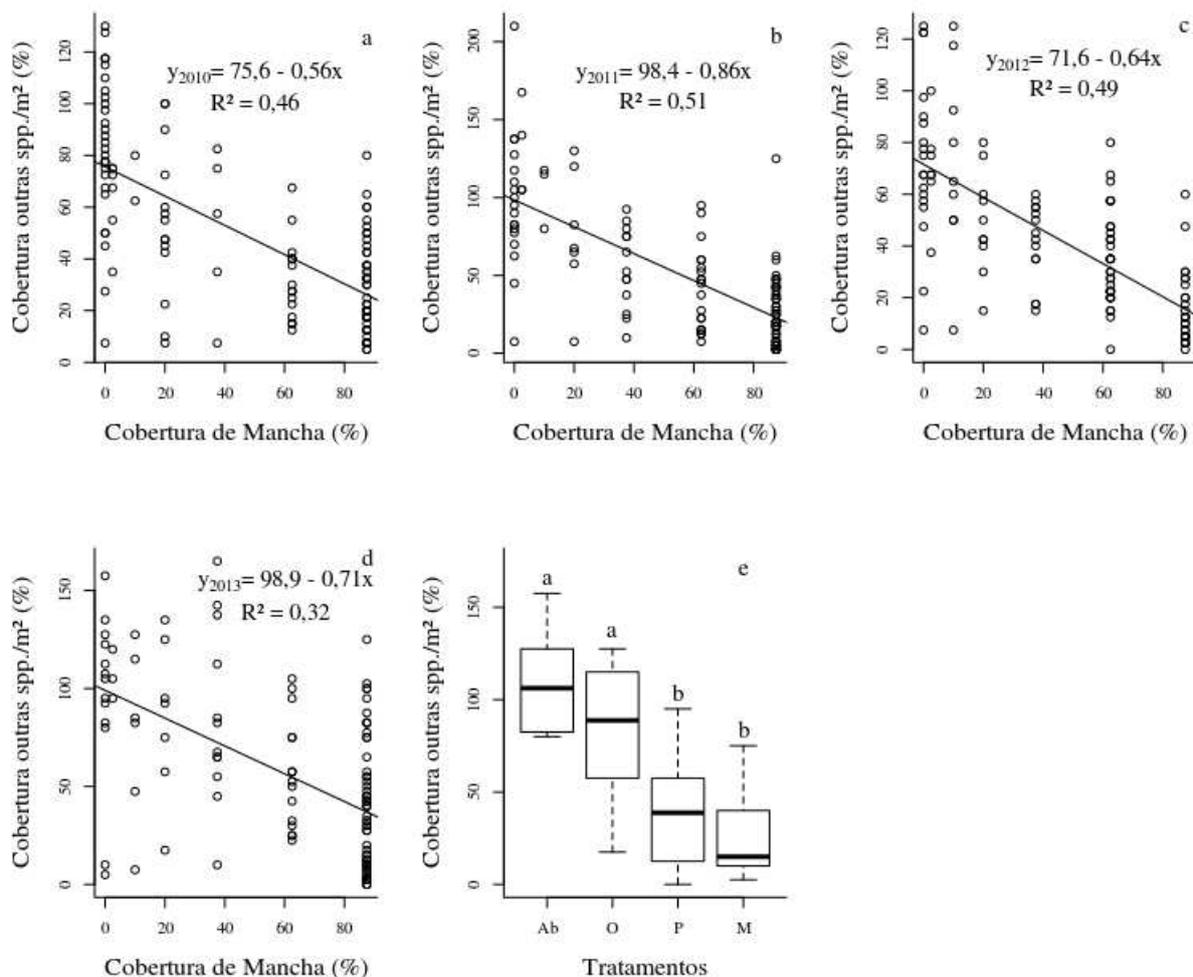


Figura 4: Relação entre a cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> (%) e cobertura de *Dalbergia ecastaphyllum* em manchas e área adjacente posteriormente ocupada por manchas nos anos de 2010 (a), 2011 (b), 2012 (c), 2013 (d). Cobertura total de outras espécies/m<sup>2</sup> em área aberta adjacente (Ab), ocupada com cobertura de manchas oscilando ao longo dos anos (O), ocupada com cobertura de manchas aumentando progressivamente (P) e manchas estabelecidas (M), após quatro anos de expansão (e) em dunas frontais (n = 10 cada). Linhas representam regressões lineares significativas (p < 0,001) nas figuras a-d. No boxplot, são representados a mediana (linha central), o 1º e 3º quartil (limites das caixas), valores mínimo, máximo (limites das linhas verticais na figura e). Letras representam diferenças significativas na figura e (ANOVA; p < 0,001).

A riqueza/m<sup>2</sup> também esteve negativamente relacionada à cobertura de manchas em todos os anos (p < 0,001 em todas as funções lineares; R<sup>2</sup> na Figura 5.a – d). Após quatro anos de expansão das manchas, áreas progressivamente ocupadas por *Dalbergia* (P) apresentaram redução na riqueza/m<sup>2</sup>, ficando semelhantes a áreas de manchas (M), enquanto que áreas abertas adjacentes (Ab) mantiveram maior número de espécies/m<sup>2</sup> (F<sub>gl(3)</sub> = 8,35; p = 0,001; Figura 5.e).

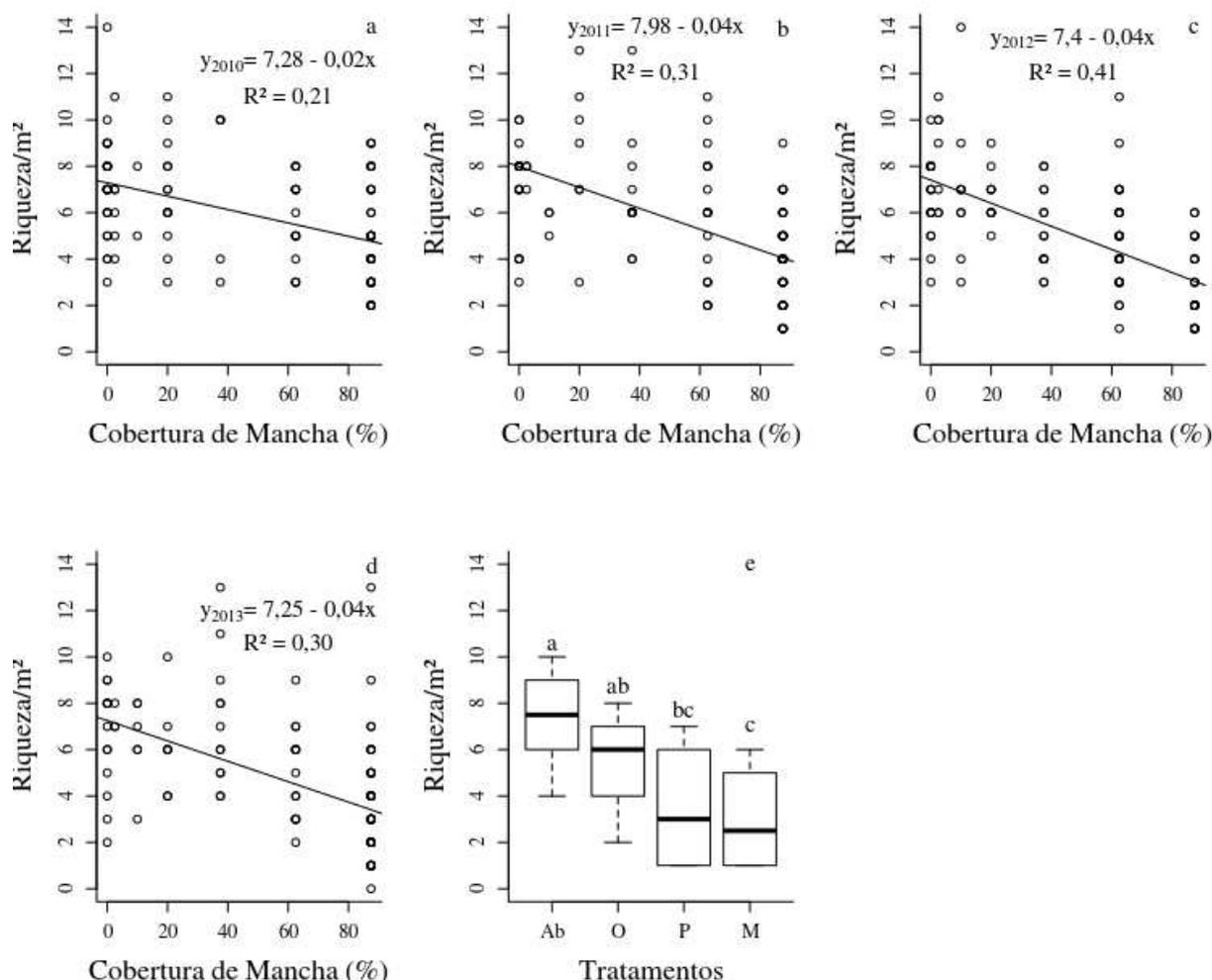


Figura 5: Relação entre a riqueza/ $m^2$  e cobertura de *Dalbergia ecastaphyllum* (%) em áreas de mancha e áreas abertas adjacentes posteriormente ocupadas por manchas nos anos de 2010 (a), 2011 (b), 2012 (c), 2013 (d). Riqueza/ $m^2$  em área aberta adjacente (Ab), ocupada com cobertura de manchas oscilando ao longo dos anos (O), ocupada com cobertura de manchas aumentando progressivamente (P) e manchas estabelecidas (M), após quatro anos de expansão (e) em dunas frontais ( $n = 10$  cada). Linhas representam regressões lineares significativas ( $p < 0,001$ ) nas figuras a-d. No box-plot, são representados a mediana (linha central), o 1º e 3º quartil (limites das caixas), valores mínimo, máximo (limites das linhas verticais na figura e). Letras representam diferenças significativas na figura e (ANOVA;  $p = 0,001$ ).

Contextos distintos de ocupação por manchas de *Dalbergia* provocaram alterações na cobertura absoluta e relativa de maneira distinta. Em áreas abertas adjacentes (Ab) *Spartina*, *Remirea* e *Senecio* dominaram a composição da comunidade, somando 46% da cobertura relativa. Já em áreas progressivamente ocupadas por *Dalbergia* (P) estas espécies tiveram menor cobertura relativa e *Noticastrum*, *Conyza* e *Hydrocotyle* apresentaram as maiores coberturas relativas (Tabela 3), alterando a ordem de importância das espécies dentro e fora das manchas, o que altera a estrutura da comunidade. Para algumas espécies como

*Noticastrum* e *Conyza* áreas progressivamente ocupadas (P) após quatro anos ainda não provocaram o mesmo efeito que manchas estabelecidas (M), onde foram excluídas.

Tabela 3: Cobertura absoluta/m<sup>2</sup> e cobertura relativa/m<sup>2</sup> (%) das 12 espécies que mais ocorrem em área aberta adjacente (Ab), ocupada com cobertura de manchas oscilando ao longo dos anos (O), ocupada com cobertura de manchas aumentando progressivamente (P) e manchas estabelecidas (M), após quatro anos de expansão (e) em dunas frontais (n = 10 cada).

Espécies	Cobertura Absoluta (%)				Cobertura Relativa (%)			
	Ab (m <sup>2</sup> )	O (m <sup>2</sup> )	P (m <sup>2</sup> )	M (m <sup>2</sup> )	Ab (m <sup>2</sup> )	O (m <sup>2</sup> )	P (m <sup>2</sup> )	M (m <sup>2</sup> )
<i>Spartina ciliata</i>	19,0	17,5	5,3	2,8	18,8	21,0	12,5	10,7
<i>Remirea maritima</i>	15,8	7,8	0,3	3,3	15,6	9,3	0,6	12,6
<i>Senecio crassiflorus</i>	11,8	7,5	0	0	11,6	9,0	0	0
<i>Achyrocline satureioides</i>	11,3	0,3	0	0	11,1	0,3	0	0
<i>Alternanthera maritima</i>	10,0	16,3	4,0	8,5	9,9	19,5	9,5	33,0
<i>Sophora tomentosa</i>	9,8	0,0	0,3	1,3	9,7	0,0	0,6	4,9
<i>Noticastrum malmei</i>	8,8	5,8	11,0	0	8,7	6,9	26,2	0
<i>Oxypetalum tomentosum</i>	2,3	2,5	1,0	0,8	2,2	3,0	2,4	2,9
<i>Blutaparum portulacoides</i>	2,3	1,0	0	0	2,2	1,2	0	0
<i>Conyza</i> sp.	2,0	0,3	3,0	0	2,0	0,3	7,1	0
<i>Ipomoea imperati</i>	2,0	0,3	2,0	1,0	2,0	0,3	4,8	3,9
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	1,8	0,8	2,8	1,5	1,7	0,9	6,5	5,8
Total	96,5	59,8	29,5	19,0	95,5	71,8	70,2	73,8

Quando avaliamos os efeitos da cobertura de manchas sobre espécies em específico, encontramos que *Senecio* ( $y = 32,8 - 0,5x$ ;  $R^2 = 0,07$ ;  $p = 0,003$ ) e *Spartina* ( $y = 52,5 - 0,7x$ ;  $R^2 = 0,24$ ;  $p < 0,001$ ) mostraram redução na cobertura à medida que a cobertura de *Dalbergia* aumentou (em área aberta adjacente e mancha durante todo o período do estudo). Apesar de apresentar aumento de cobertura relativa, *Hydrocotyle* ( $y = 45,9 - 0,2x$ ;  $R^2 < 0,001$ ;  $p = 0,6$ ) e *Noticastrum* ( $y = 37,7 - 0,4x$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $p = 0,06$ ) não apresentaram tendências significativas em função da cobertura de *Dalbergia* diretamente. As espécies *Guapira*, *Dodonaea* e *Polipodium*, apesar da baixa frequência, foram observadas quase exclusivamente (25 de 27 registros) onde havia *Dalbergia* (dados não apresentados).

#### *Dinâmica da vegetação em dunas frontais*

Registramos 45 espécies em duna frontal, em 2009, tanto em áreas de manchas quanto em áreas abertas adjacentes às manchas. Em 2013, a mesma área continha 49 espécies. Treze destas não foram amostradas na duna frontal em 2009 e nove espécies presentes no início do estudo não foram amostradas em 2013 (Anexo 1). A perda de

riqueza/m<sup>2</sup>, ou seja, na escala das parcelas amostradas, em função do aumento da cobertura de *Dalbergia* (Figura 5) não levou à perda de espécies na escala da comunidade da duna frontal ( $p = 0,55$ ; Figura 6). A área aberta adjacente ocupada por manchas após 2009, com 41 espécies, teve perda de riqueza/m<sup>2</sup> (escala da parcela) em função do aumento da cobertura de *Dalbergia* (Figura 4), mas a riqueza total nestas áreas se manteve (2013 = 43 espécies;  $p = 0,85$ ; Figura 6) na duna frontal (escala da comunidade). O mesmo ocorreu com áreas de manchas, locais onde a riqueza/m<sup>2</sup> (escala da parcela) foi menor, iniciando em 2009 com 39 espécies e terminando em 2013 com 34 espécies e sem tendência significativa de perda de espécies em manchas ( $p = 0,41$ ;  $R^2$  das funções lineares não significativas na Figura 6) na duna frontal (escala da comunidade).

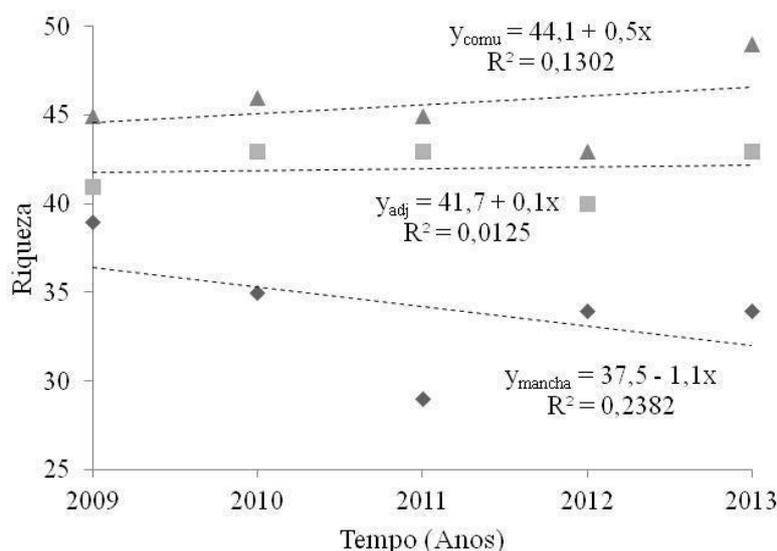


Figura 6: Riqueza da vegetação de restinga em duna frontal (▲), em áreas de mancha de *Dalbergia ecastaphyllum* (◆) e áreas abertas adjacentes posteriormente ocupadas por manchas (■), entre 2009 e 2013. Regressões não significativas (p-valor no texto).

A composição das manchas e áreas abertas adjacentes mostraram uma alta similaridade no primeiro ano do estudo (PERMANOVA, eixo 1 = 50%; eixo 2 = 24%;  $r^2 = 0,27$ ;  $p = 0,036$ ; Figura 7.a). Com o passar dos anos áreas de manchas perderam mais espécies que ocorriam em 2009 do que áreas adjacentes abertas e a representação da variação dos dados de presença e ausência de espécies das áreas de manchas e áreas abertas adjacentes para os dois primeiros eixos principais se distanciaram (Anexo 1). Embora a cobertura de *Dalbergia* tenha aumentado em áreas abertas adjacentes, tornando-as semelhantes às áreas de manchas, o ganho de cobertura da mancha variou no tempo e no espaço, o que configurou um

mosaico de condições para a ocorrência de espécies ser mais ampla em áreas adjacentes que a encontrada em áreas de manchas.

Quanto à cobertura das espécies, as diferenças entre área aberta adjacente e manchas variaram em relação ao eixo 1 (eixo 1 = 56%) das coordenadas principais e se mantiveram constantes em relação ao eixo 2 (eixo 2 = 24%; PERMANOVA,  $r^2 = 0,54$ ;  $p = 0,012$ ; Figura 7.b), o que está de acordo com a presença de maior cobertura de outras espécies em áreas abertas adjacentes que em áreas de manchas em todos os anos do período de estudo.

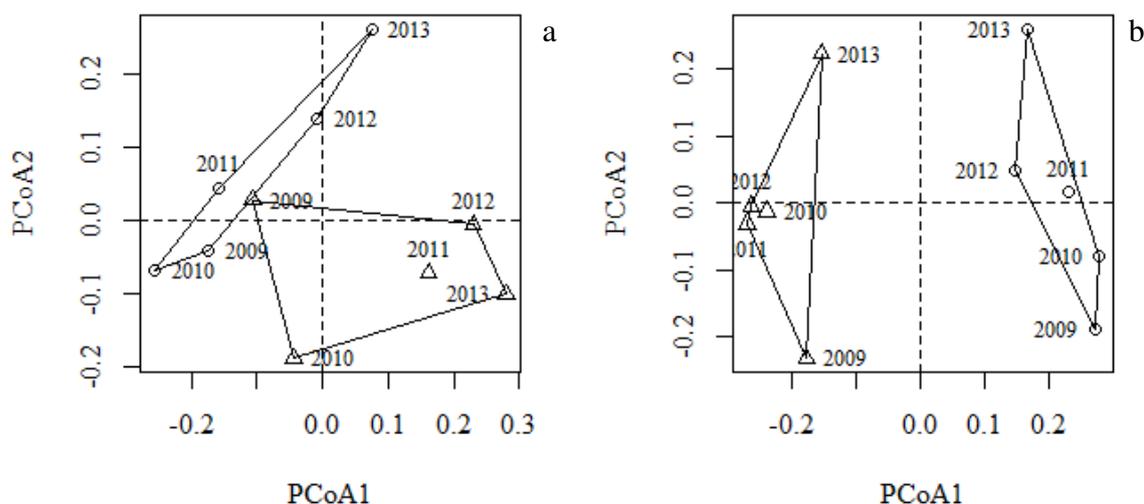


Figura 7: Variação na a) composição de espécies (presença e ausência) e na b) cobertura de espécies em setor de duna frontal adjacente às manchas (○) e em manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* (Δ) entre 2009 e 2013 baseadas nos dois primeiros eixos principais (porcentagem de explicação no texto) de ordenação da análise de coordenadas principais (PCoA).

## Discussão

Este estudo mostrou que manchas monodominantes de uma espécie arbustiva em ambientes de condições extremamente severas possuem papel estruturador da comunidade vegetal, como a estabelecida em dunas frontais em região subtropical. Estes resultados empíricos estão de acordo com estudos teóricos recentes que propõem que os benefícios da facilitação não são capazes de superar as condições estressantes nestes ambientes de condições muito severas (Michalet et al. 2006; Malkinson & Tielbörger 2010; Koyama & Tsuyuzaki 2013) e a intensificação da competição entre plantas ditas facilitadas. A cobertura de *Dalbergia*, uma espécie arbustiva nativa de restinga e que forma manchas monodominantes, apresenta relações negativas com as espécies de hábito predominantemente herbáceo que ocorrem na duna frontal. O arbusto continua em expansão e reduz a cobertura

de espécies/m<sup>2</sup> e riqueza/m<sup>2</sup> sob suas copas. No entanto as relações se mostraram mais complexas na escala da duna, pois estas reduções na escala da parcela não levaram a perda de riqueza total na duna frontal, nem em áreas adjacentes e manchas.

#### *Expansão de manchas em dunas frontais*

Pouca atenção é dirigida para a expansão acentuada de espécies nativas em sua área natural de distribuição (Peters et al. 2006; Van Auken 2000, mas veja Cirne et al. 2003). No entanto, os efeitos de nativas sobre a riqueza e diversidade podem ser tão agressivos quanto de espécies invasoras (Peters et al. 2006; Isermann 2008; Muñoz-Vallés et al. 2014). Espécies nativas e exóticas podem compartilhar alta similaridade funcional e possuir dinâmicas populacionais semelhantes. Inclusive, espécies exóticas extremamente agressivas de estágios tardios exibem a mesma dinâmica populacional que espécies nativas lenhosas de estágio inicial e intermediário de sucessão (Meiners 2007). *Dalbergia* é uma espécie de estágio intermediário de sucessão em dunas costeiras (Falkenberg 1999) e com taxa de germinação superior a 80% (Scarano 1998; Galitzki 2013). Ocupou 78% das parcelas estudadas em quatro anos, com uma média de 62% de cobertura nas áreas adjacentes e sem retração da cobertura em áreas de manchas. Manchas de *Dalbergia* que cobriam pouco mais de 10.000/m<sup>2</sup> da área de estudo passaram a ocupar 22.000/m<sup>2</sup> em 13 anos (Zocche de Souza 2010). Muitas espécies após o período de estabilização de dunas passam a expandir de maneira agressiva, tornando-se um problema para a conservação da diversidade local (Avis 1995; Marchante et al. 2008; Muñoz-Vallés et al. 2013; 2014). *Dalbergia* é uma espécie frequente no litoral brasileiro (Santos & Rosário 1988; Falkenberg 1999) indicada para a recuperação de áreas de dunas por seu rápido crescimento e função estabilizadora (Bechara 2004). Características das espécies arbustivas devem ser levadas em conta para entender que tipo de relações interespecíficas são esperadas (Eldridge et al. 2011) e entre quais formas de vida das espécies há predomínio de interações positivas ou negativas (Castanho et al. 2012). A observação de grupos de espécies nativas e exóticas pode revelar mecanismos comuns que operam no fenômeno da invasão (Meiners 2007). Dunas costeiras são locais com baixos níveis de competição e com micro-sítios disponíveis para o estabelecimento de outras espécies, tornando-se suscetíveis à invasão (Jørgensen & Kollmann 2008). Estudos mostram que há um predomínio de interações interespecíficas negativas entre *Dalbergia* e outras espécies de formações herbáceas em região subtropical (Castellani et al. 2004; Peixoto et al. 2004; Zocche de Souza 2010), o que indica que a recomendação deste arbusto para a

recuperação de áreas de dunas deve levar em consideração quais espécies se deseja conservar e se há a presença de espécies endêmicas. Cabe ressaltar que não se sabe que tipo de interações ocorre entre *Dalbergia* e espécies de arbustos e árvores, bem como em outras regiões climáticas ou após a senescência das manchas.

#### *Cobertura e riqueza em manchas e áreas abertas adjacentes no momento inicial*

Áreas de manchas possuem menor cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> e riqueza/m<sup>2</sup> que áreas abertas adjacentes. Estas reduções de ocorrência de outras espécies em manchas indicam a natureza das interações das espécies presentes com *Dalbergia*. Manchas de *Dalbergia* exercem um papel semelhante ao de espécies exóticas invasoras em pradarias de dunas costeiras do hemisfério norte (Rejmánek & Rosén 1992; Lett & Knapp 2005; Isermann et al. 2007; Richards et al. 2010; Ratajczak et al. 2011; 2012). Espécies leguminosas nativas *Andira legalis* and *Swartzia apetala* também apresentaram interações negativas em dunas costeiras do Brasil (Cirne et al. 2003). A redução da disponibilidade de luz associada ao estabelecimento de arbustos pode diminuir a eficiência fisiológica dos indivíduos sombreados (Forseth et al. 2001). No entanto, esta redução provocada por *Dalbergia* (Capítulo 2) parece não ser o causador da redução de riqueza/m<sup>2</sup> e cobertura/m<sup>2</sup> abaixo de suas copas. Características da espécie *Dalbergia*, como a formação de uma camada de folhíço que reduz a germinação de sementes e a sobrevivência de plântulas (Capítulo 3) e a presença de compostos alelopáticos em folhas verdes e senescentes do arbusto (Capítulo 2) sinalizam os mecanismos chave na montagem desta comunidade.

No entanto, diferenças na composição de espécies em áreas de manchas e áreas abertas adjacentes mostram que a interação dos indivíduos com *Dalbergia* é distinta entre as espécies de herbáceas. A natureza das interações interespecíficas pode ser indicada pela forma de vida (Castanho et al. 2012) já que grupos pertencentes a uma mesma forma de vida tendem a apresentar necessidades e tolerâncias semelhantes (Grime 2001), mas as características particulares de cada espécie podem resultar em efeitos distintos, o que resulta em relações interespecíficas espécie-específicas (Callaway 1998; Blanck & Carmel 2012). *Spartina* e *Senecio* continham menor cobertura em áreas de manchas e esta mudança alterou a ordem de importância em relação à cobertura relativa das espécies encontradas dentro e fora das manchas. Apesar de *Dalbergia* continuar como espécie dominante, a redução de cobertura das espécies subdominantes poderia diminuir a intensidade da competição para espécies que continham menor cobertura, possibilitando um aumento da cobertura destas.

Isso é possível, pois não há uma hierarquia competitiva, onde uma espécie A sempre exclui B e esta por sua vez exclui C e, por consequência é excluída por A. Essa ausência de hierarquia, chamada de competição intransitiva - ou jogo de pedra-papel-tesoura - mostra que não há uma espécie que seja sempre um fraco competidor (Laird & Schamp 2006; Soliveres et al. 2015), o que permite a manutenção da diversidade em maior escala (Soliveres et al. 2015).

A variabilidade das relações interespecíficas de *Dalbergia* e outras espécies também pode ser observada com o estabelecimento de *Guapira*, *Dodonaea* e *Polypodium*, que apesar de apresentarem baixa ocorrência no local, ocorreram majoritariamente em áreas de manchas. A maior associação espacial entre arbustos facilitadores e indivíduos de outras espécies de arbustos e árvores quando comparados a áreas abertas, também foi observada em outros estudos (Dullinger et al. 2007; Gómez-Aparicio 2009; Castanho et al. 2012). Devido a baixa ocorrência, pouco podemos inferir com estes resultados. No entanto, a capacidade de *Guapira* germinar sob condições de sombreamento semelhante ao que ocorre em manchas de *Dalbergia* e sob efeito de seu extrato alelopático (Capítulo 2) somado a amenização das condições abióticas de locais abertos, favoreçam o estabelecimento desta espécie em áreas de manchas. *Dalbergia* pode atuar como uma espécie chave por ser uma espécie tolerante às condições adversas de dunas abertas e por sua capacidade de crescimento e expansão. Ao formar manchas, esta espécie altera as condições do ambiente. Algumas espécies menos tolerantes às condições de áreas abertas podem se beneficiar com sua expansão, e espécies que não toleram este novo ambiente são deslocadas destas áreas. Sugerimos que estudos futuros investiguem se as condições em áreas de manchas facilitam estas e outras espécies, como arbustivas e arbóreas, que tendem a se estabelecer em ambientes sombreados e com condições microclimáticas mais amenas, como observado com outras espécies em dunas costeiras.

#### *Mudanças na vegetação após expansão de manchas sobre áreas abertas adjacentes*

O acompanhamento das áreas abertas adjacentes posteriormente ocupadas por *Dalbergia* sustentam a hipótese sobre o papel da espécie na estruturação da comunidade. Tanto a cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> quanto a riqueza/m<sup>2</sup> foram negativamente relacionadas à cobertura das manchas. Reduções de cobertura e riqueza em áreas dominadas por arbustos são constantemente registradas em experimentos que investigam suas interferências sobre a vegetação e mostram que há diferentes mecanismos que influenciam o grau de efeitos negativos sobre a vegetação (Rejmánek & Rosén 1988; Bingeli et al. 1992;

Mortimer et al. 2000; Collier et al. 2002; Isermann et al. 2007). Manchas que ocupam grandes áreas (Rejmánek & Rosén 1992), estrutura de copa densa (Blanck & Carmel 2012), a presença de compostos alelopáticos (Gentle & Duggin 1997; Viard-Crétat et al. 2012; Zhang et al. 2015), e camada densa de serapilheira (Donath & Eckstein 2008; Cushman et al. 2010; Loydi et al. 2014) são alguns dos mecanismos que afetam a estruturação da comunidade e que são observados em áreas dominadas por *Dalbergia* (Capítulo 2; 3).

O fato de que áreas abertas adjacentes, progressivamente ocupadas por *Dalbergia* durante os quatro anos (P), foram mais afetadas que áreas onde houve uma oscilação na cobertura do arbusto (O), indicam que a influência sobre a estruturação da comunidade varia com o grau de cobertura e o tempo de permanência das manchas. Coberturas menos densas de arbustos formam condições apropriadas para a permanência de outras espécies sob suas copas do que coberturas mais densas (Blank & Carmel 2012). Além disso, a cobertura presente por um intervalo de tempo curto em um micro-sítio podia ser suficiente para melhorar as condições no momento de germinação e estabelecimento inicial (Fayolle et al. 2009) e estar ausente no momento do crescimento, quando a competição poderia ser prejudicial (Miriti 2006; Pescador et al. 2014). Ao contrário, as reduções provocadas por copas densas e que permanecem por muitos anos (Isermann 2008) podem alterar a composição e estrutura da vegetação e causar mudanças de difícil reversão (Marchante et al. 2008). O intervalo de tempo de quatro anos foi suficiente para que as áreas inicialmente abertas e progressivamente ocupadas por *Dalbergia* apresentassem cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> e riqueza/m<sup>2</sup> iguais às áreas de manchas estabelecidas. As mudanças nestes parâmetros nas áreas abertas após a ocupação por manchas podem permanecer durante todo o tempo de vida de *Dalbergia* e possivelmente são mantidas nas áreas de manchas por mecanismos de retroalimentação positiva (*positive feedbacks*), como ocorre com organismos modificadores (*switches*) que criam condições que são mais favoráveis para a permanência da própria espécie ou de outras com características semelhantes (Wilson & Agnew 1992). Neste caso as manchas funcionariam como um estágio intermediário de sucessão para a formação de agrupamentos de espécies arbustivas e arbóreas.

#### *Dinâmica da vegetação em dunas frontais*

Os padrões de riqueza de espécies são influenciados pela escala (Levin 1992). Neste estudo, os efeitos de manchas de *Dalbergia* sobre a riqueza ocorreram na escala da parcela, mas não em relação à riqueza total das áreas de mancha, das áreas abertas adjacentes

e áreas de dunas frontais como um todo (manchas e áreas abertas). A manutenção da riqueza total, mesmo com a perda de espécies/m<sup>2</sup> na escala da parcela pode ser compreendida quando observamos que houve uma grande troca de espécies, tanto em áreas de manchas quanto em áreas abertas adjacentes. À medida que a cobertura de *Dalbergia* expandiu, 18% das espécies presentes em 2009 tiveram sua ocorrência eliminada e 26% de novas espécies colonizaram estes setores em 2013, alterando a composição de espécies (Anexo 1). Como o número de espécies total se manteve ao longo do tempo, podemos ter a impressão que a ocorrência destas espécies não está sendo afetada. Mas o que observamos é que os efeitos variam na escala e no tempo, fazendo com que as alterações na estrutura da comunidade sejam menos perceptíveis na duna, embora sejam visíveis na parcela.

As alterações, tanto na composição de espécies quanto na porcentagem de cobertura, mostraram que *Dalbergia* pode atuar como um modulador da paisagem em dunas de planícies costeiras modificando a comunidade em poucos anos. Algumas espécies lenhosas atuam como moduladoras da paisagem ao modificar condições bióticas e abióticas, que afetam a ocorrência de outros organismos. A formação de manchas é uma via moduladora comum na natureza, já que conduz a processos ecológicos distintos dos que ocorrem em áreas abertas (Shachak 2008; Agra & Ne'nam 2009). A alta porcentagem de cobertura de *Dalbergia* em áreas de manchas, bem como todos os fatores associados à sua presença, foram capazes de modificar a composição de espécies e a estrutura da comunidade, mas não são os únicos que determinam estas alterações. A permanência das manchas intensifica os efeitos associados a estas, como foi observado em áreas adjacentes progressivamente ocupadas (P). Assim, a paisagem é composta por um mosaico de manchas e áreas abertas, que possuem condições e composições distintas, o que resulta em maior riqueza para o setor de duna frontal.

Manchas de *Dalbergia* continuam se expandindo rapidamente sobre as dunas frontais da Praia da Joaquina e afetando a composição de espécies e estrutura da comunidade. A cobertura de *Dalbergia* interfere na dinâmica da vegetação, reduzindo a cobertura de outras espécies/m<sup>2</sup> e riqueza/m<sup>2</sup>, o que pode prejudicar a conservação de espécies raras (em abundância local) que totalizam 65% das espécies em áreas de dunas frontais (Guimarães 2006), onde manchas se expandem de forma acentuada. Por outro lado, há indícios que algumas espécies arbustivas, como *Guapira* e *Dodonaea*, sejam beneficiadas com as alterações provocadas pelas manchas e tenham a ocorrência beneficiada com a sua presença. Manchas alteram a ordem de importância (em cobertura) das espécies sob suas copas. Esta alteração reduz nas áreas de mancha, a cobertura das espécies dominantes em áreas abertas,

como *Spartina*, *Remirea* e *Senecio*, o que pode liberar espaço para que espécies menos abundantes possam se estabelecer. Estas mudanças nas relações interespecíficas junto com a ausência de tendências de queda na riqueza de plantas da duna frontal podem ser indicativos de que os efeitos destas manchas são complexos e podem refletir na complexidade da paisagem. Neste contexto, manchas poderiam colaborar para prolongar a permanência na paisagem de espécies competitivamente inferiores que competem com as espécies subdominantes. Espécies que têm aumento de cobertura com a expansão progressiva de cobertura de *Dalbergia* aproveitariam essa janela de oportunidade para se estabelecer, desenvolver e reproduzir antes que a mancha em expansão se estabeleça e passe a atuar negativamente sobre os indivíduos, efeito observado em longo prazo. Portanto, a dinâmica de manchas de *Dalbergia* em planícies costeiras possui um papel relevante como modelador e estruturador das comunidades de dunas frontais.

### Referências bibliográficas

- Agra, H, Ne'eman, G., 2009. Woody species as landscape modulators: their effect on the herbaceous plants in a Mediterranean maquis. *Plant Ecology*, 205:165:177.
- Aguiar, M.R & Sala, O. E., 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14:273-277.
- Araújo, R.C., 2011. Chuva de sementes em restinga: uma abordagem em nucleação. 59 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Assumpção, J. & Nascimento, M.T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no Complexo Lagunar Grusai/IQUIPARI, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasiliensis*, 14(3):301-315, 2000.
- Avis, A.M., 1995. An evaluation of the vegetation developed after artificially stabilizing South African coastal dunes with indigenous species. *Journal of Coastal Conservation*. 1, 41-50.
- Bechara, F.C., 2003. Restauração Ecológica de Restingas Contaminadas por *Pinus* no Parque Florestal do Rio Vermelho, Florianópolis, SC. 125f. *Dissertação* (Mestrado em Biologia Vegetal). Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Belyea, L.R. & Lancaster, J., 1999. Assembly within a contingent rules ecology. *Oikos*, 86(3):402-416.
- Bertness, M.D. & Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5):191-193.

- Binggeli, P., Eakin, M., Macfadyen, A., Power, J., McConnell, J., 1992. Impact of the alien sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) on sand dune ecosystems in Ireland. In: Carter, R.W.G.; Curtis, T.G.F.; Sheehy-Skeffington, M.J. (eds) *Coastal dunes: geomorphology, ecology and management for conservation. Proceedings of the third European dune congress*, Galway, Ireland. Balkema, Rotterdam, p.325–337.
- Blank, L. & Carmel, Y., 2012. Woody vegetation patch types affect herbaceous species richness and composition in a Mediterranean ecosystem. *Community Ecology*, 13(1):72-81.
- Bresolin, A. 1979. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina. *Insula*, 10:1-54.
- Brooker, J.R., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielboerge, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E.M., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffrers, K., Sifan, M., Touzard, B. & Michalet, R., 2008 Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.
- Brooker, R.W. & Callaghan, T.V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81(1):196-207.
- Callaway, R.M., 1995. Positive Interactions among Plants. *Botanical Review*, 61(4):306-349.
- Callaway, R.M., 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos*, 82(1):202-207.
- Camargo, R. A., 2005. A tribo Dalbergieae ( Leguminosae-Faboideae ) no estado de Santa Catarina, Brasil. 153f. *Dissertação* (Mestrado em Botânica), Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Castanho, C.T. & Prado, P.I., 2014. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. *PLOS One*, 9(8):e105082.
- Castanho, C.T., Lortie, C.J., Zaitchik, B., & Prado, P.I. 2015a. A meta-analysis of plant facilitation in coastal dune systems: responses, regions, and research gaps. *Peer J*. 3:e768, DOI 10.7717/peerj.768
- Castanho, C.T., Oliveira, A.A. & Prado, P.I., 2015b. Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-015-3285-7
- Castanho, C.T., Oliveira, A.A. & Prado, P.I., 2012. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *Journal of Vegetation Science*, 23:952–961.
- Castellani, T.T., Peixoto, J.R.V. & Lopes, B.C., 2004. Variação temporal da vegetação das dunas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa. *Anais...* In: Semana Nacional de Oceanografia, Itajaí.
- Castillo, S.A. & Moreno-Casasola, P., 1996. Coastal sand dune vegetation: an extreme case of species invasion. *Journal of Coastal Conservation*, 2:13-22.

CECCA, Centro de Estudos Cultura e Cidadania, 1997. *Unidades de conservação e áreas protegidas da Ilha de Santa Catarina: caracterização e legislação*. Florianópolis: Editora Insular, 158p.

Chase, J.M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136:489–498.

Cirne, P., Zaluar, H.L.T. & Scarano, F.R., 2003. Plant diversity, interspecific associations and postfire resprouting on a sandy spit in Brazilian coastal plain. *Ecotropica*, 18(3):677-687.

Clements, F.E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation, Carnegie Inst. Washington Publ. 242, 1-512

Collier, M.H., Vankat, J.L., Hughes, M. R., 2002. Diminished plant richness and abundance below *Lonicera maackii*, an invasive shrub. *The American Midland Naturalist Journal*, 147:60–71.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982):1119-1144.

Connell, J.H. & Lowman, M.D., 1989. Low-density tropical rain forests: some possible mechanism for their existence. *The American Naturalist*, 134:88-119.

Crutsinger, G.M., Sharon, Y.S. & Rudgers, J., 2010. Genetic variation within a dominant shrub species determines plant species colonization in a coastal dune ecosystem. *Ecology*, 91(4):1237-1243.

Cushman, J., Waller, J.C. & Hoak, D.R., 2010. Shrubs as ecosystem engineers in a coastal dune: influences on plant populations, communities and ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 21(5):821–831.

Dullinger, S., Kleinbauer, I., Pauli, H., Gottfried, M., Brooker, R., Nagy, L., Theurillat, J.P., Holten, J.I., Abdaladze, O., Benito, J.L., Borel, J.L., Coldea, G., Ghosn, D., Kanka, R., Merzouki, A., Klettner, C., Moiseev, P., Molau, U., Reiter, K., Rossi, G., Stanisci, A., Tomaselli, M., Unterlugauer, P., Vittoz, P. & Grabherr, G., 2007. Weak and variable relationships between environmental severity and small-scale co-occurrence in alpine plant communities. *Journal of Ecology*, 95:1284-1295.

Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., & Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14:709-722.

Falkenberg, D.B. , 1999. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. *Insula*, 28:1-30.

Forseth, I.N., Wait, D.A. & Casper, B.B., 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial, *Journal of Ecology*, 89:670-680.

Francis, J.K., 2004. *Wildland shrubs of the United States and its territories: thamnisc descriptions*: volume 1. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26. San Juan, PR: U.S. Department of

Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, and Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 830 p.

Franco, A.C. et al., 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. In: L.D. Lacerda, D.S.D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, eds. *Restingas: Origem, Estrutura, Processos. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras*. Niterói, RJ: CEUFF, p.413-425.

Franco, C.A. & Nobel, P.S., 1989. Effect of nurse plants on the micro-habitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77:870-886.

Gabay, O., Perevolotsky, A. & Shachak, M., 2012. How landscape modulators function: woody plant impact on seed dispersal and abiotic filtering. *Plant Ecology*, 213:685-693.

Galitzki, E.L., 2013. Germinação e estabelecimento de plântulas de *Dalbergia ecastophyllum* (L.) Taub. em duna frontal. 55 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

Gentle, C.B. & Duggin, J.A., 1997. Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities. *Plant Ecology*, 132:85-95.

Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97:1202-1214.

Götzenberger, L., De Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M., 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87:111-127.

Grime, J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley and Sons, Chichester, UK. 456p.

Guimarães, T.B., 2006. Florística e fenologia reprodutiva de plantas vasculares na restinga do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Florianópolis. 107f. *Dissertação* (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

Hart, T.B.; Hart, J.A. & Murphy, P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133:613-633.

Hesp, P.A., 2004. Coastal dunes in the tropics and temperate regions: location, formation, morphology and vegetation process. In: Martínez, M.L., Psuty, N.P., (eds). *Coastal dunes – ecology and conservation*. Springer-Verlag, 29-49.

Holmgren, M. & Scheffer, M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, 98: 1269-1275.

Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7):1966-1975.

- Hovick, S.M., Gümüser, E.D., Whitney & K.D., 2012. Community dominance patterns, not colonizer genetic diversity, drive colonization success in a test using grassland species. *Plant Ecology*, 213:1365-1380.
- Isermann, M., 2008. Expansion of *Rosa rugosa* and *Hippophae rhamnoides* in coastal grey dunes: Effects at different spatial scales. *Flora*, 203:273-280.
- Isermann, M., Diekmann, M. & Heemann, S., 2007. Effects of the expansion by *Hippophae rhamnoides* on plant species richness in coastal dunes. *Applied Vegetation Science*, 10:33-42.
- Jørgensen, R.H., Kollmann, J., 2008. Invasion of coastal dunes by the alien shrub *Rosa rugosa* is associated with roads, tracks and houses. *Flora*, 204:289-297.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3:157-164.
- Kellman, M. & Kading, M., 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science*, 3:679-688.
- Koyama, A. & Tsuyuzaki, S., 2013. Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. *Journal of Vegetation Science*, 24(3):473-483.
- Koyama, A., Sasaki, T., Jamsran, U. & Okuro, T. 2015. Shrub cover regulates population dynamics of herbaceous plants at individual shrub scale on the Mongolian steppe. *Journal of Vegetation Science*, 26:441-451.
- Laird, R.A. & Schamp, B.S., 2006. Competitive intransitivity promotes species coexistence. *The American Naturalist*, 168:182-193.
- Lett, M.S. & Knapp, A.K., 2005. Woody plant encroachment and removal in mesic grassland: production and composition responses of herbaceous vegetation. *American Midland Naturalist*, 153:217-231.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73:1943-1967.
- Lichter, J., 2000. Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of Ecology*, 88:825-83.
- Maestre, F.T. & Cortina, J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings Royal Society London B*, 271, S331-S333.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Puche, M.D., Hinojosa, M.B., Martinez, I., Garcia-Palacios, P., Castillo, A.P., Soliveres, S., Luzuriaga, A.L., Sanchez, A.M., Carreira, J.A., Gallardo, A. & Escudero, A. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semiarid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12:930-941.
- Maestre, F.T. & Cortina, J., 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica*, 27:161-169.

- Malkinson, D. & Tielbörger, K., 2010. What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos*, 119:1546-1552.
- Marchante, E., Kjølner, A., Struwe, S. & Freitas, F., 2008. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 40:210-217.
- Martínez, M.L., 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168:333-345.
- Maun, M.A., 2009. *The Biology of Coastal Sand Dunes*. Oxford University Press.
- Meiners, S.J., 2007. Native and exotic plant species exhibit similar population dynamics during succession. *Ecology*, 88:1098-1104.
- Michalet, R., 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? *New Phytologist*, 169:3-6.
- Miriti, M.N., 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94:973-979.
- Mortimer, S.R., Turner, A. J., Brown, V.K., Fuller, R.J., Good, J.E.G., Bell, S.A., Stevens, P.A., Norris, D., Bayfield, N. & Ward, L.K. 2000. *The nature conservation value of scrub in Britain*. JNCC Report 308, 191p.
- Muñoz-Vallés, S., Fernández, J.B.G., Dellafiore, C. & Cambrollé, J., 2011. Effects on soil, microclimate and vegetation of the native-invasive *Retama monosperma* (L.) in coastal dunes. *Plant Ecology*, 212:169-179.
- Muñoz-Vallés, S., Gallego-Fernández, J.B. & Cambrollé, J., 2014. The role of the expansion of native-invasive plant species in coastal dunes: The case of *Retama monosperma* in SW Spain. *Acta Oecologica*, 54:82-89.
- Muñoz-Vallés, S., Gallego-Fernández, J. B., Dellafiore, C., Cambrollé, J., 2013. Long-term spatio-temporal expansion of the native-invasive *Retama monosperma* on coastal dunes: Importance of land-use and natural dispersal vectors. *Flora*, 208:259-267.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oliveira, S.C.C., Ferreira, A.G. & Borghetti, E.F., 2004. Efeito alelopático de folhas de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae) na germinação e crescimento de *Sesamum indicum* L. (Pedaliaceae) sob diferentes temperaturas. *Acta Botanica Brasilica*, 18(3):401-406.
- Peixoto, J.R., 2005. Análise morfossedimentar da Praia do Santinho e sua relação com a estrutura e dinâmica da vegetação “pioneira” da duna frontal, ilha de Santa Catarina, SC, Brasil. 2005. 76 f. *Dissertação* (Mestrado em Geografia), Programa de Pós-Graduação em Geografia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

Peixoto, J.R.V., Horn-Filho, N.O., Castellani T.T. & Oliveira, U.R., 2006. Summer variations of the morphology and the pioneer vegetation of the foredune in the Santinho Beach, Santa Catarina Island, SC, Brazil. *39:622-625*.

Pescador, D.S., Chacón-Labela, J., Cruz, M. & Escudero, A., 2014. Maintaining distances with the engineer: patterns of coexistence in plant communities beyond the patch-bare dichotomy. *New Phytologist*, 204:140-148.

Peters, D.P.C., Yao, J., Gosz, J.R., 2006. Woody plant invasion at a semi-arid/arid transition zone: importance of ecosystem type to colonization and patch expansion. *Journal of Vegetation Science*, 17:389-396.

R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Ratajczak, Z., Nippert, J. B. & Collins, S. L., 2012. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*, 93(5):697-703.

Rejmánek, M., Rosén, E., 1992. Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 3:625-630.

Richards; E. G. & Burningham, H., 2011. *Hippophae rhamnoides* on a coastal dune system: a thorny issue? *Journal of Coastal Conservation*, 15:73-85.

Santos, J.V.M. & Rosário, C., 1988. Levantamento da vegetação fixadora das dunas de Algodual-PA. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Série Botânica*, 4(1):133-154.

Scarano, F.R. et al., 2004. Ecologia vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. In: C.F.D. Rocha, A. Esteves & F.R. Scarano (eds.), *Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação*. Rio de Janeiro: RiMa Editora, p.77-97.

Scarano, F.R., 1998. A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation. In: Scarano, F.R.; Franco, A.C. (Org.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro: Programa de Pós-Graduação em Ecologia, UFRJ, 4:177-193.

Scarano, F. R., 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90:517-524.

Schlesinger, W.G., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jurell, W.W., Virginia, R.A., & Whitford, W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247:1043-1048.

Shachak, M., Boeken, B., Groner, E., Kadmon, R., Lubin, Y., Meron, E., Ne'Eman, G., Perevolotsky, A., Shkedy, Y. & Ungar, E.D., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience*, 58(3):209-221.

Shumway, S. ., 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.

Silander, J.A. Jr, & Antonovics, J., 1982. Analysis of interspecific interactions in a coastal plan community – a perturbation approach. *Nature*, 298:557-560.

Soliveres, S., Maestre, F. T., Berdugo, M & Allan, E., 2015. A missing link between facilitation and plant species coexistence: nurses benefit generally rare species more than common ones. *Journal of Ecology*, 103(5):1183-1189.

Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., Simberloff, D., 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10:1345-1351.

Van Auken, O. W, 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecological Systems*, 31:197-215.

Viard-Créat, F., Baptist, F., Secher-Fromell, H. & Gallet, C., 2012. The allelopathic effects of *Festuca paniculata* depend on competition in subalpine grasslands. *Plant Ecology*, 213:1963-1973.

Weigelt, A., Steinlein, T. & Beyschlag, W., 2005. Competition among three dune species: the impact of water availability on below-ground processes. *Plant Ecology*, 176:57-68.

Wilson, J. B. & Agnew, A. D. Q., 1992. Positive-feedback switches in plant communities Vol. 23. In: *Advances in Ecological Research*. s.l.:Academic Press, p.263-336.

Wilson, J. B., & Sykes, M. T., 1999. Is zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. *Ecology Letters*, 2:233-236.

Zhang, Y., Tang, S., Liu, K., Li, X., Huang, D., Wang, K, 2015. The allelopathic effect of *Potentilla acaulis* on the changes of plant community in grassland, northern China. *Ecological Research*, 30:41-47.

Zobel, M., 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12:266-269.

Zocche de Souza, P., 2010. Dinâmica espaço-temporal de *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. em restinga no sul do Brasil. 118 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

## Capítulo 2 – O papel da alelopatia e do sombreamento de manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* na estruturação de comunidades de restinga

Zocche de Souza, P.<sup>1</sup>; Haddad, C. R. B.<sup>2</sup>; Castellani, T. T.<sup>3</sup>, Santos, F. A. M.<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, São Paulo

<sup>2</sup> Departamento de Fisiologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, São Paulo

<sup>3</sup> Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, UFSC, Florianópolis, Santa Catarina

<sup>4</sup> Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, São Paulo

### Abstract

Communities structuring can be determined by species capable of altering physic and chemical conditions in surrounding areas. We tested the hypothesis that shading and allelopathic potential created by a shrub act on community structuring by interfering with plant's initial development. To explore this hypothesis, we made experiments evaluating the effects of aqueous extract of green and senescent leaves of *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae) on seed germination and seedling growth. During the experiment we used the same amount of light reduction under *Dalbergia* canopy as it occurs in the field. We monitored the effects of extracts and shading on the germination and growth of a species model with fast germination, *Lactuca sativa*, and on the germination of coastal dune vegetation species, *Noticastrum malmei*, *Porophyllum ruderale*, *Eugenia uniflora*, and *Guapira opposita*, which occur in foredunes where there are *Dalbergia* patches. Seed germination and seedling growth of *L. sativa* were more inhibited by green leaves extract than by senescent leaves extract. Seed germination of dune species was inhibited, delayed or decreased under effect of aqueous extract of senescent leaves of *Dalbergia*, however shading alone had no influence on germination. Shading apparently mitigates the allelopachic effects on dune species germination. The reducing allelopathic effect of senescent leaves in relation to the effects of green leaves indicates the role of the patches in the community changes during the shrub lifetime. *Dalbergia* can be an important species in community structuring of restinga because it causes prompt negative effect, this effect decreases over time, after its senescence.

**Keywords:** community structure, shrub, frontal dune, herbaceous-shrubby coastal dune vegetation, allelopathic potential, inhibition, germination, growth.

### Resumo

A estruturação das comunidades pode ser determinada por espécies que são capazes de alterar condições físicas e químicas das áreas onde ocorrem. Testamos a hipótese de que o sombreamento e o potencial alelopático gerado por um arbusto atuam na estruturação de comunidades ao interferir no desenvolvimento inicial das plantas. Para explorar esta hipótese utilizamos extratos aquosos de folhas verdes e senescentes de uma espécie arbustiva presente em dunas costeiras, *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub., Fabaceae, e a mesma redução de quantidade de luz abaixo de suas copas, em experimentos que avaliaram o efeito destas variáveis sobre a germinação de sementes e o crescimento de plântulas. Monitoramos os efeitos dos extratos e sombreamento sobre a germinação e crescimento de uma espécie modelo de rápida germinação, *Lactuca sativa* e sobre a germinação de espécies de restinga,

*Noticastrum malmei*, *Porophyllum ruderale*, *Eugenia uniflora* e *Guapira opposita* que ocorrem em dunas frontais onde há manchas de *Dalbergia*. A germinação de sementes e crescimento de plântulas de *Lactuca* foram mais inibidos pelo extrato de folhas verdes do que de folhas senescentes. A germinação de sementes das espécies de dunas foi inibida, atrasada ou diminuída sob ação de extratos aquosos de folhas senescentes de *Dalbergia*, mas o sombreamento isoladamente não influenciou na germinação. O sombreamento aparentemente amenizou os efeitos alelopáticos sobre a germinação das espécies de dunas. A redução do efeito alelopático de folhas senescentes em relação aos efeitos de folhas verdes indica que o papel das manchas na comunidade se modifica durante o período de vida do arbusto. *Dalbergia* pode ser uma espécie importante na estruturação das comunidades de restinga por causar um efeito negativo imediato e uma redução desse efeito no tempo, após sua senescência.

**Palavras-chave:** estrutura de comunidade, arbusto, duna frontal, restinga herbáceo-arbustiva, potencial alelopático, inibição, germinação, crescimento.

## Introdução

Os fatores que determinam a distribuição e abundância dos organismos que co-ocorrem nas comunidades são estudados há quase um século (Gleason 1926; Clements 1936; Diamond 1975; Weiher & Keddy 1999; Belyea & Lancaster 1999; Chase 2003; Kraft, et al. 2015). Em grande escala, a distribuição dos organismos pode ser definida por fatores abióticos, como solo e condições climáticas (Whittaker 1973; Brown 1984). Em escala local, a distribuição das espécies é altamente influenciada pelas interações interespecíficas, que alteram as condições bióticas e abióticas (Wilson & Agnew 1992; Jones et al. 1994; Jones et al. 1997). Apesar de ser amplamente descrito que fatores abióticos são mais importantes para a distribuição das espécies em grande escala, é reconhecido que localmente existe a interferência de fatores como luz, temperatura, disponibilidade de nutrientes e água que determinam o sucesso ou fracasso dos indivíduos em escala local (Shachak et al. 2008). Muitas destas alterações estão relacionadas à presença de espécies que criam condições microclimáticas distintas às que são predominantes no ambiente, como as provocadas pela vegetação que altera o fluxo dos ventos e modifica a temperatura local (Chapman 1964; Franco et al. 1984). Estas modificações microclimáticas geram uma gama de interações interespecíficas que vão desde positivas à negativas e influenciam a ocupação de áreas alteradas pelas espécies (Holmgren et al. 1997).

Em ambientes em que as condições climáticas são extremas, como dunas costeiras, a temperatura do solo pode chegar a 70 °C e poucas espécies são capazes de

germinar em solo nu (Scarano 2002). O recrutamento em ambientes de dunas é limitado pela forte dessecação sofrida pelas plântulas (Maun 1994). Assim, o sombreamento causado pela copa das plantas altera as condições abióticas, reduz a temperatura do ar, do solo e aumenta a umidade, como acontece com plantas-berçário ou nucleadoras (Franco & Nobel 1989; Callaway 1995; Zaluar & Scarano 2000). Esta modificação ameniza condições físicas potencialmente limitantes, facilita o estabelecimento e desenvolvimento de indivíduos e favorece diferentes aspectos da dinâmica populacional de espécies em áreas sombreadas em relação a áreas abertas (Yarranton & Morrison 1974; Kellman & Kading 1992; Shumway 2000; Castanho & Prado 2014). Diversos estudos apontam a importância das espécies arbustivas nucleadoras em ambientes de dunas costeiras (Shumway 2000; Scarano 2002) e desertos (Turner et al. 1966; Franco & Nobel 1989) e ressaltam que interações como a facilitação são mais esperadas do que relações de competição nestes ambientes estressantes (Bertness & Callaway 1994). No entanto, os efeitos provocados por arbustos são complexos e não apontam em apenas uma direção (Fowler 1986; Brooker & Callaghan 1998; Martínez & García-Franco 2004). O sombreamento pode atuar como um importante filtro para o estabelecimento dos indivíduos com a redução na disponibilidade de luz causada pela copa de arbustos, provocando efeitos negativos como a redução no desempenho fisiológico e afetando a distribuição das populações de herbáceas (Forseth et al. 2001), bem como reduções na produção de sementes (McKinney & Goodell 2010).

A alteração de condições abióticas, como o sombreamento pela copa, não está desvinculada de outras interferências bióticas provocadas pela própria planta (Holmgren et al. 1997). Muitas vezes, a presença de uma espécie implica na formação de uma camada de serapilheira sob a copa (Barton 1993) que libera compostos alelopáticos e dificulta a emergência de plântulas (Muller 1966; Mahall & Callaway 1992; Novoa et al. 2012). A produção de aleloquímicos é uma estratégia competitiva observada em arbustos que formam manchas capazes de modificar a germinação, crescimento e sobrevivência dos indivíduos selecionando as espécies que ocorrem sob suas copas (Chou & Muller 1972; Gentle & Duggin 1997; Novoa et al. 2012), funcionando como um filtro biótico. Estes compostos podem ser lixiviados pela água da chuva (McPherson et al. 1971) e estão presentes em folhas, brotos, raízes, caules, flores e frutos (Weir et al. 2004), embora suas concentrações possam variar dependendo de qual tecido vegetal estão armazenados (Golisz et al. 2007). Efeitos distintos também são observados entre tecidos vivos e senescidos de espécies com potencial alelopático. Estas variações ressaltam diferenças entre efeitos imediatos, durante o período de vida do indivíduo, e após a sua morte e criam um legado de efeitos alelopáticos sobre a

ocorrência de indivíduos pela persistência dos aleloquímicos no solo (Fabbro & Prati 2015). Desta maneira, espécies que competem liberando aleloquímicos podem causar uma cadeia de modificações no ecossistema que são determinantes para a formação e estruturação da vegetação (Wardle et al. 1998). Uma espécie alelopática que diminui a ocorrência de um competidor superior possibilita que espécies competitivamente inferiores persistam localmente. Indiretamente este efeito causa um impacto positivo com o ganho em diversidade na escala da comunidade (Ehlers et al. 2014). Além disso, quando o efeito alelopático após a morte do indivíduo é de curta duração (Souto et al. 1994; González et al. 1995), o material vegetal pode representar uma fonte de nutrientes para o estabelecimento de outras espécies (Wardle et al. 1998).

Neste estudo testamos a hipótese de que o sombreamento e o potencial alelopático gerado por uma espécie arbustiva atuam na estruturação de comunidades ao interferir no desenvolvimento inicial das plantas de restinga. Para explorar esta hipótese nós utilizamos folhas verdes e senescentes de *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub., Fabaceae (referida como *Dalbergia* daqui em diante), um arbusto nativo presente em restingas, e a mesma redução de luz abaixo de suas copas em experimentos de germinação e monitoramento do crescimento de plântulas. Os efeitos foram observados sobre uma espécie modelo, *Lactuca sativa* L. (Asteraceae), bem como sobre quatro espécies nativas, comuns na restinga, *Noticastrum malmei* Zardini (Asteraceae), *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. (Asteraceae), *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae) e *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) (espécies referidas pelos gêneros daqui em diante). *Dalbergia* cresce formando manchas monoespecíficas que apresentam uma dinâmica de expansão, coalescência e retração em áreas de dunas costeiras e deslocam-se sobre as espécies nativas da vegetação de restinga herbáceo-subarbustiva. Áreas de manchas estabelecidas e áreas ocupadas pelo arbusto em expansão têm cobertura e riqueza de outras espécies reduzidas após a ocupação (Castellani et al. 2004; Zocche de Souza 2010). A restinga herbáceo-subarbustiva é formada por espécies com características fisiológicas, morfológicas e de histórias de vida distintas, ideal para testar os efeitos de condições bióticas e abióticas geradas pela presença de uma espécie sobre a germinação de sementes e crescimento de plântulas de demais nativas. Neste contexto, sugerimos que a riqueza menor em áreas de manchas de *Dalbergia* em relação às áreas de predominantemente herbáceas no entorno das manchas seria resultante de algum efeito inibitório possivelmente ligado à presença de aleloquímicos e ao sombreamento provocado pela copa das manchas.

O objetivo deste estudo foi responder às seguintes perguntas: 1. *Dalbergia* possui potencial alelopático que prejudica a germinação de sementes e crescimento de plântulas de outras espécies? Compostos considerados aleloquímicos, como flavonoides, são produzidos no caule da espécie (Donnelly et al. 1973; Matos et al. 1975) e esperamos encontrar efeitos alelopáticos também em folhas. 2. Há diferença entre o efeito sobre a germinação provocado por folhas verdes e folhas senescidas? Esperamos que o efeito seja maior em folhas verdes do que em folhas senescidas, já que ao senescer, muitas moléculas complexas são degradadas a compostos mais simples nas folhas e são enviados para outras partes da planta (Gan & Amasino 1997). 3. O sombreamento provocado pela copa de *Dalbergia* afeta a germinação de espécies nativas de restinga? Esperamos que a germinação seja afetada negativamente quando as sementes sejam sombreadas, já que o ambiente de restinga herbácea é um ambiente aberto e, portanto as espécies que ali se estabelecem são mais tolerantes a condição de luz solar e menos tolerantes ao sombreamento. 4. O sombreamento provocado por *Dalbergia* associado ao seu potencial alelopático potencializa o efeito sobre a germinação de outras espécies? Esperamos que as hipóteses anteriores se confirmem e que a associação destes efeitos negativos potencialize os efeitos prejudiciais à germinação de sementes.

## **Material e métodos**

Testamos o potencial alelopático de extratos de folhas verdes e senescidas de *Dalbergia* sobre a germinação e o tempo de germinação de espécies nativas e modelo. Coletamos em um único dia folhas verdes dos galhos de *Dalbergia* e folhas senescidas da camada de serapilheira abaixo da sua copa em cinco diferentes pontos nas manchas estabelecidas em área de dunas costeiras, na Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil (27°37' S e 48°27' O) e preparamos os extratos. As folhas foram secas em estufa com temperatura constante de 60 °C, por 48 h e moídas em moinho de facas. Preparamos os extratos em concentrações de 100 e 200 g/L de folhas verdes e senescidas com água destilada. Os componentes foram misturados por 30 minutos em agitador e filtrados com bomba de vácuo. Medimos o potencial de acidez (pH) dos extratos mais concentrados de folhas verdes (5,7) e senescidas (6,8) de *Dalbergia*. Para avaliarmos se possíveis efeitos inibitórios na germinação poderiam ser devidos à acidez dos extratos elaboramos extratos de 200 g/L de folhas verdes e senescidas da mesma maneira, mas ajustamos o pH para 7. Para confirmar se o baixo pH dos extratos das folhas isoladamente tem efeito sobre a germinação, preparamos um tratamento contendo água destilada com pH ajustado com solução tampão em

5,7, como encontrado na solução mais ácida. Também utilizamos um controle somente com água destilada. Conduzimos o experimento em placas de Petri (5 cm de diâmetro), contendo 10 sementes de *Lactuca sativa* L. (alface; a partir desse momento referida como *Lactuca*) cada. Utilizamos duas folhas de papel filtro como substrato, umedecidas com 2 mL de extrato nas diferentes concentrações de cada tratamento (10 placas por tratamento). Mantivemos as placas em câmaras de germinação, com temperatura constante de 20 °C e em presença de luz. Diariamente contabilizamos as sementes e as excluimos quando germinadas (radícula emergida da testa) durante 20 dias.

Para saber se existem efeitos alelopáticos sobre o crescimento, elaboramos extratos de folhas verdes e senescentes de *Dalbergia* nas concentrações de 50, 100, 200 g/L, e 200 g/L com ajuste de pH para 7,0 e acompanhamos o crescimento de plântulas de *Lactuca* crescendo nesses extratos. Efetuamos dois tratamentos controles, um contendo somente água destilada e outro contendo água destilada com pH ajustado para 5,7, como no experimento anterior. Conduzimos o experimento em 10 placas de Petri (9 cm de diâmetro) por tratamento, contendo 10 sementes de *Lactuca* em cada placa. Nem todas as sementes germinaram, portanto o número amostral de plântulas acompanhadas em cada tratamento foi distinto (ver resultados). Medimos o comprimento total das plântulas quatro dias após a germinação e registramos o comprimento e a largura de uma folha de dez plântulas de cada tratamento. Utilizamos sementes de *Lactuca* no estudo por se tratar de espécie modelo, com rápida germinação, e alta sensibilidade a substâncias alelopáticas (Rasmussen & Einhellig 1979; Inderjit 1996; Macías et al. 2000).

Adicionalmente, nós avaliamos os efeitos do potencial alelopático das folhas de *Dalbergia* sobre a germinação de quatro espécies comuns em áreas de duna. Conjugamos o efeito do sombreamento ao experimento por ser a condição existente em áreas de manchas e que também influencia a germinação. Os efeitos alelopáticos e de sombreamento foram avaliados utilizando quatro espécies, duas herbáceas (*Noticastrum malmei* e *Porophyllum ruderale*) e duas arbustivas (*Eugenia uniflora* e *Guapira opposita*), em um experimento em casa de vegetação da Universidade Federal de Santa Catarina, em Florianópolis, durante os meses de fevereiro e março de 2014. Estas espécies foram selecionadas por estarem presentes em áreas adjacentes às manchas, em áreas de manchas e pela disponibilidade de sementes para o experimento. Quatrocentas sementes de cada espécie, coletadas durante dois meses anteriores, foram distribuídas em quatro tratamentos, contendo cinco réplicas com 20 sementes, totalizando 100 sementes por tratamento. Os tratamentos consistiram em T1 - controle, sem extrato de *Dalbergia* e sem sombreamento, T2 - tratamento com extrato e sem

sombreamento, T3 - tratamento sem extrato e com sombreamento e T4 - tratamento com extrato e com sombreamento. O extrato foi elaborado da mesma maneira que nos experimentos anteriores, apenas com folhas senescentes na concentração de 200 g/L e água destilada. Este foi o único extrato utilizado neste experimento devido a escassez de sementes para mais concentrações. A condição de sombreamento utilizada foi determinada de acordo com a porcentagem de redução de luz (quantum –  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ) em relação à área aberta, medida em um dia de verão, sem nuvens, ao meio dia. Dez valores foram tomados com um quantômetro (Li-Cor LI-250) em área aberta (média =  $1.615 \pm 6,8 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ) e abaixo da copa de *Dalbergia* (média =  $122 \pm 2,9 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ ). A redução de luz atingiu 92% e foi reproduzida em casa de vegetação com a sobreposição de duas malhas de sombrite 70%, chegando a 90% de redução. Os potes plásticos (14 x 9 x 5 cm) referentes aos tratamentos de sombreamento foram circundados nas laterais para evitar a entrada de luz e cobertos com a malha dupla de sombrite. Os potes continham como substrato duas folhas de papel filtro e receberam 20 mL de extrato ou água destilada, dependendo do tratamento. Posteriormente realizamos irrigação com água destilada e verificamos a germinação diariamente durante 43 dias.

*Análise de dados:* Testamos a hipótese de que o efeito de folhas verdes e senescentes de *Dalbergia* afeta a germinação (variável resposta) de *Lactuca* com o teste de Kruskal-Wallis e comparação par a par como indicado por Conover (1999) no programa Infostat (Di Rienzo et al. 2015). Analisamos as diferenças entre tratamentos no crescimento de plântulas, comprimento e largura das folhas da mesma forma. Estimamos curvas de germinação para cada tratamento utilizando funções de sobrevivência com o método Kaplan-Meier. Avaliamos diferenças entre tratamentos pelo teste *log-rank* ou teste Mantel-Haenszel e as diferenças entre as probabilidades de germinação par a par com o mesmo teste, com correção de Bonferroni. Funções de sobrevivência são indicadas para casos (McNair et al. 2012) onde a autocorrelação entre a porcentagem de germinação de um dia em relação às germinações posteriores viola a independência dos dados.

Testamos as hipóteses relacionadas à resposta da germinação de sementes das espécies de duna em função das condições de presença e ausência de extratos de folhas senescentes de *Dalbergia* e sombreamento com modelos mistos lineares generalizados (GLMM). Empregamos a germinação média registrada no fim do experimento por tratamento com distribuição de Poisson (*link log*) como variável resposta e tratamentos como efeito fixo. Criamos modelos onde o efeito aleatório representava (1) somente o hábito, (2) somente as espécies e (3) as espécies aninhadas aos hábitos para avaliar qual explicava melhor a variação

da germinação. A média de sementes germinadas por planta por tratamentos algumas vezes foi  $< 5$ , então usamos a aproximação de Laplace como estimador de máxima verossimilhança dos parâmetros (Bolker et al. 2009). Verificamos que não houve dispersão em excesso e selecionamos o modelo com menor AIC (critérios de informação de Akaike). Para avaliar o efeito do sombreamento conjugado ao potencial alelopático de folhas de *Dalbergia* sobre o tempo de germinação estimamos curvas de germinação para as quatro espécies estudadas para cada tratamento e analisamos empregando funções de sobrevivência, como no experimento anterior. Usamos para as análises de tempo de germinação o pacote *survival* (Therneau & Grambsch 2000) e para o GLMM o pacote *lme4* (Bates et al. 2015) no programa R (R Core Team 2015).

## Resultados

Extratos aquosos de folhas de *Dalbergia* apresentaram potencial alelopático sobre a germinação de *Lactuca* em relação ao tratamento controle. Extratos de folhas verdes inibiram completamente a germinação nas concentrações de 100 g/L e 200 g/L. Apenas 2% das sementes de *Lactuca* germinaram sob efeito do extrato de 200 g/L de folhas verdes de *Dalbergia* com o pH ajustado para 7. Todos os extratos de folhas senescentes reduziram a germinação, chegando a até 60% quando comparados à situação controle ( $\chi^2_{gl(4)} = 37,3$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 1.a). O tempo de germinação sob efeito de extratos de folhas senescentes de *Dalbergia* esteve entre 10,9 dias (EP = 0,89 para 100 g/L) e 13,4 dias (EP = 0,87 para 200 g/L; EP = 0,84 para 200 g/L + pH 5,7), sendo esses intervalos maiores que o observado nas condições controle (1,3 dias, EP = 0,12) e controle com ajuste de pH para 5,7 (1,7 dias, EP = 0,3;  $\chi^2_{gl(4)} = 242$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 1.b).

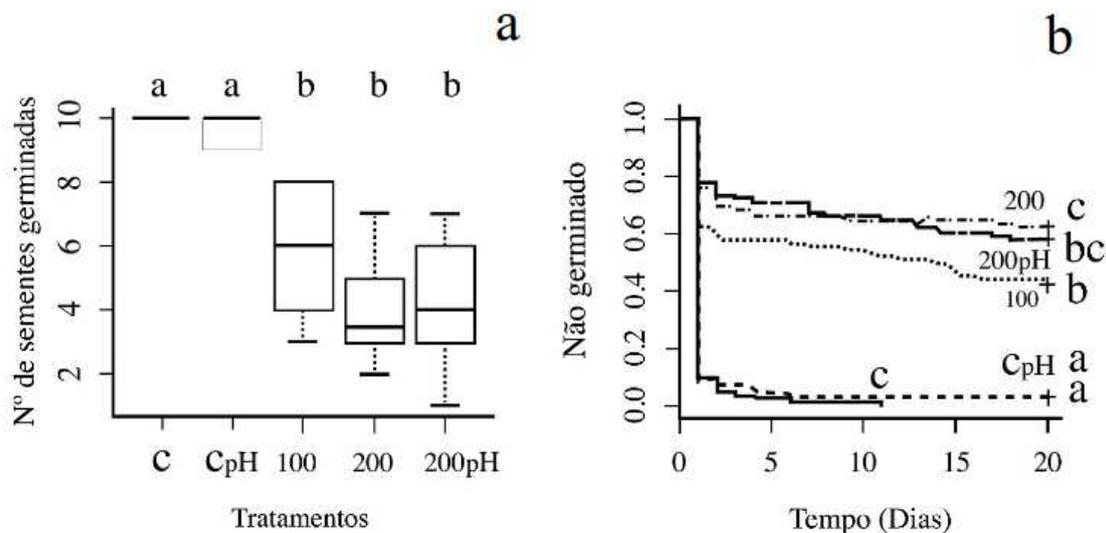


Figura 1: a) Número total de sementes de *Lactuca sativa* germinadas após 20 dias, sob efeito de extratos aquosos de folhas senescentes de *Dalbergia ecastaphyllum*, em concentrações de 100, 200, 200 g/L com pH ajustado para 7, controle (água destilada - C) e controle com pH reduzido para 5,7 (C pH). Mediana (linha central), 1° e 3° quartil (linhas horizontais extremas da caixa), mínimo, máximo (linhas extremas). Letras distintas representam diferenças (Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$ ). b) Curvas de germinação cumulativa por tratamento durante 20 dias (log-rank com correção de Bonferroni,  $p < 0,01$ ). Extratos de folhas verdes não foram representados devido aos baixos valores.

Extratos aquosos de folhas de *Dalbergia* também apresentaram potencial alelopático sobre o crescimento de plântulas de *Lactuca*. Sob ação de extrato aquoso de folhas verdes de 50 g/L, as plântulas de *Lactuca* foram menores em comprimento total ( $H_{gl(6, 398)} = 201,8$ ;  $p < 0,001$ ), comprimento ( $H_{gl(6, 63)} = 30,6$ ;  $p < 0,001$ ) e largura de folhas ( $H_{gl(6,63)} = 55,03$ ;  $p < 0,001$ ; Tabela 1). Nos demais tratamentos de folhas verdes as sementes não germinaram. Plântulas sob efeito de extratos de folhas senescentes foram maiores (comprimento total) que as plântulas do controle. Por outro lado, a largura das folhas tratadas com os extratos mais concentrados diminuiu e o comprimento das folhas não diferiu entre os tratamentos e controle. Plântulas crescendo no tratamento controle com redução do pH para 5,7 também apresentaram-se maiores que o controle, mas o comprimento e a largura das folhas foram semelhantes aos do controle. Observamos alterações morfológicas como alongamento nas raízes e caules em plântulas sob efeito de extratos de folhas senescentes em todas as concentrações e oxidação radicular em plântulas sob efeito de extratos de 50 g/L de folhas verdes (dados não apresentados).

Tabela 1: Comprimento total, comprimento e largura folhas (mm) de plântulas de *Lactuca sativa* sob ação de extratos aquosos de folhas verdes e senescidas de *Dalbergia ecastaphyllum*, em concentrações de 50, 100, 200, 200 g/L com pH ajustado para 7, controle (água destilada) e controle com pH reduzido para 5,7 mensuradas após quatro dias. Mediana (mínimos e máximos). Número de plântulas mensuradas (N), que cresceram a partir de 100 sementes por tratamento. Letras diferentes na mesma coluna representam diferenças estatísticas (Kruskal-Wallis,  $p < 0,001$ ).

Tratamentos (g/L)	Comprimento plântula	Comprimento folha	Largura folha	N
Controle	45 (16-60) <sup>a</sup>	9,5 (7,8-11,4) <sup>ab</sup>	4,6 (3,9-5,1) <sup>a</sup>	97
Controle + pH 5,7	49 (34-64) <sup>b</sup>	9,8 (8,1-11,3) <sup>ab</sup>	4,3 (3,9-5,2) <sup>a</sup>	98
Senescida 50	58 (13-70) <sup>c</sup>	9,3 (8,9-11,2) <sup>ab</sup>	3,6 (2,8-4,5) <sup>ab</sup>	82
Senescida 100	60 (6-73) <sup>c</sup>	8,5 (5,2-10,6) <sup>a</sup>	2,4 (1,9-3,2) <sup>c</sup>	57
Senescida 200	57 (42-77) <sup>c</sup>	10 (7,5-14,2) <sup>b</sup>	2,5 (2-3) <sup>c</sup>	30
Senescida 200 + pH 7,0	59 (46-67) <sup>c</sup>	10,3 (8,8-12,9) <sup>b</sup>	3,3 (2,6-4,4) <sup>b</sup>	29
Verde 50	16 (9-28) <sup>d</sup>	6 (5,3-8) <sup>c</sup>	2,5 (1,8-2,9) <sup>c</sup>	12

O modelo que melhor explicou a probabilidade de germinação das espécies de restinga não incluiu o hábito (M4, Tabela 2). Houve grande variação na germinação entre as espécies selecionadas para o experimento (Var = 0,88; EP = 0,93) e aquelas que pertenciam a um mesmo hábito apresentaram respostas distintas em um mesmo tratamento. Extratos aquosos de folhas senescidas de *Dalbergia* influenciaram a germinação de sementes das espécies de restinga. A probabilidade de germinação em presença de extrato e sem sombreamento (T2) e com extrato e sombreamento (T4) foi menor que na condição controle, sem extrato e sem sombreamento (T1). O sombreamento não foi determinante para a germinação de espécies de restinga. A condição sem extrato e com sombreamento (T3) não diferiu da condição controle, de acordo com o GLMM.

Tabela 2: Seleção de modelos para os dados de presença e ausência de sombreamento e extratos de folhas senescidas de *Dalbergia ecastaphyllum* e seus efeitos sobre a germinação de sementes de quatro espécies de vegetação de duna. Germinação foi ajustada para distribuição de Poisson para o modelo linear generalizado misto (GLMM).

Modelo	Efeito fixo	Efeito aleatório	gl	AIC	$\Delta$ AIC
M1	Trat	-	4	737,6	300,2
M2	Trat	1  Hab	5	611,9	174,5
M3	Trat	1  Hab/Spp	6	439,4	2
<b>M4</b>	<b>Trat</b>	<b>1  Spp</b>	<b>5</b>	<b>437,4</b>	<b>0</b>

Em média, 70% das sementes de *Porophyllum* germinaram (14 sementes; EP = 0,9) em T1, 13% em T2 (2,6  $\pm$ 1,7), 64% em T3 (12,8 $\pm$ 1,8) e 34% em T4 (6,8 $\pm$ 2,2). *Noticastrum* apresentou baixa capacidade de germinação em todos os tratamentos, com 9% das sementes germinadas em T1 (1,8 $\pm$ 0,7), 1% em T2 (0,2 $\pm$ 0,2), 6% em T3 (1,2 $\pm$ 0,5) e 11% em T4 (2,2 $\pm$ 0,5). *Guapira* apresentou 48% de germinação em T1 (9,6 $\pm$ 0,7), 35% em T2 (7 $\pm$ 0,8), 47% em T3 (9,4 $\pm$ 1,2) e 43% em T4 (8,6 $\pm$ 1,9). *Eugenia* apresentou a maior

germinação, com 85% das sementes germinadas em T1 ( $17 \pm 1,8$ ), 84% em T2 ( $16,8 \pm 1,4$ ), 93% em T3 ( $18,6 \pm 0,2$ ) e 85% em T4 ( $17 \pm 0,8$ ; Figura 2).

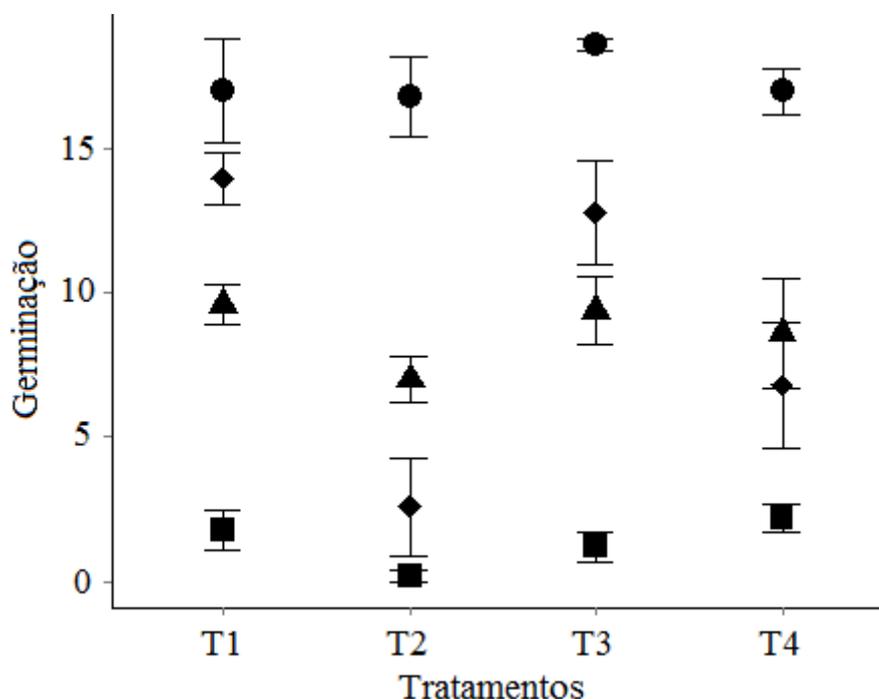


Figura 2: Germinação/pote (20 sementes/pote) de *Eugenia uniflora* (●), *Guapira opposita* (▲), *Noticastrum malmei* (■) e *Porophyllum ruderale* (◆) em ausência de extrato de folhas senescentes de *Dalbergia ecastaphyllum* e ausência de sombreamento (T1), com extrato e sem sombreamento (T2), sem extrato e com sombreamento (T3) e com extrato e sombreamento (T4). Símbolo representa média e intervalo o erro padrão.

O tempo médio de germinação variou entre condições de sombreamento e extrato para *Porophyllum* ( $\chi^2_{gl(3)} = 104$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 3.a), *Noticastrum* ( $\chi^2_{gl(3)} = 8,9$ ;  $p = 0,03$ ; Figura 3.b), *Eugenia* ( $\chi^2_{gl(3)} = 16,7$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 3.c) e *Guapira* ( $\chi^2_{gl(3)} = 9,6$ ;  $p = 0,02$ ; Figura 3.d). Para todas as espécies o tempo de germinação foi maior sob efeito do extrato (T2 – *Porophyllum* e *Noticastrum*: 42 dias; *Guapira*: 30 dias), exceto para *Eugenia*. O sombreamento isoladamente (T3) não influenciou a germinação de sementes das quatro espécies, em relação ao controle (T1). O sombreamento parece ter reduzido o efeito do extrato (T4), diminuindo o tempo de germinação de *Porophyllum* (36 dias) e *Noticastrum* (39 dias) quando comparado à condição de presença de extrato somente (T2), mas não para *Eugenia* e *Guapira* (Figura 3).

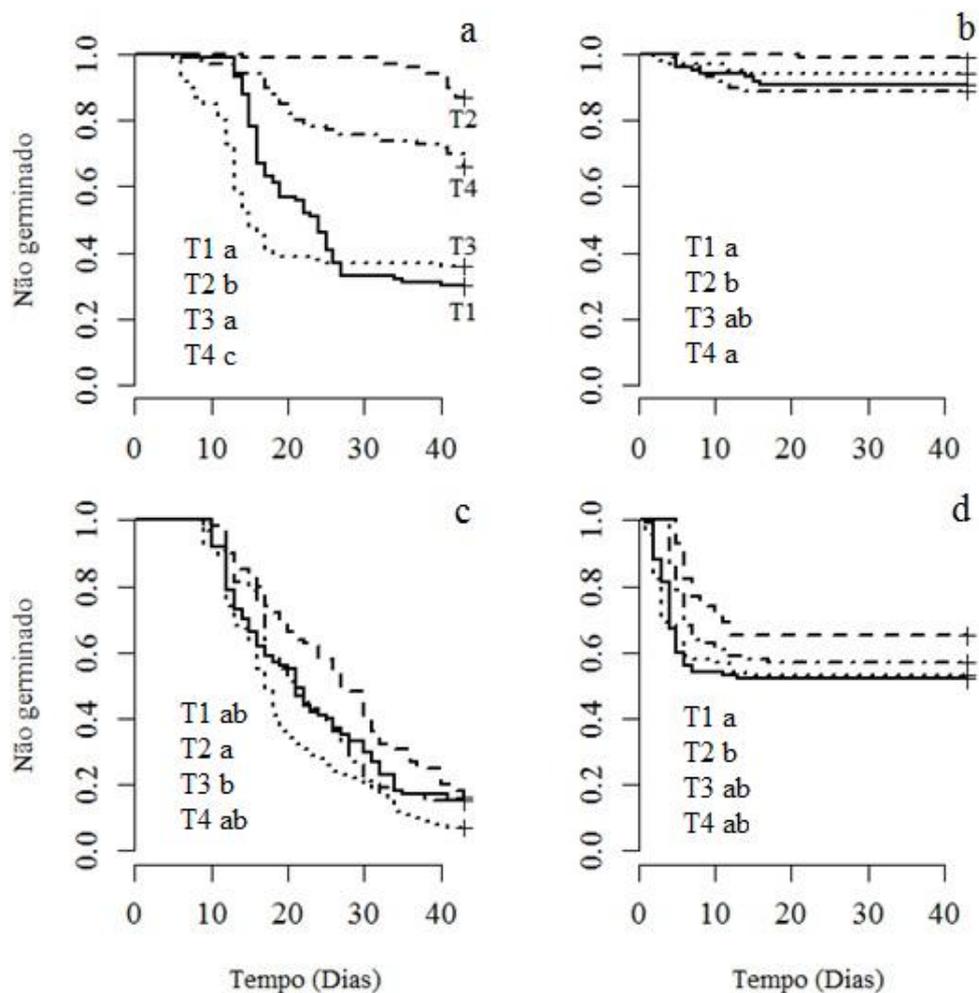


Figura 3: Probabilidade de sementes não germinarem em função do tempo para espécies herbáceas a) *Porophyllum ruderale* e b) *Noticastrum malmei* e arbustivas c) *Eugenia uniflora* e d) *Guapira opposita* sob efeito de sombreamento (92% de redução de luz), extrato de folhas senescentes de *Dalbergia ecastaphyllum* e tratamento controle (log-rank com correção de Bonferroni,  $p < 0,01$ ). Cem sementes/tratamento. Legenda: sem extratos e sem sombreamento (T1), com extrato e sem sombreamento (T2), sem extrato e com sombreamento (T3) e com extrato e com sombreamento (T4).

## Discussão

Sementes de *Porophyllum*, *Noticastrum*, *Eugenia* e *Guapira*, presentes nas dunas, tiveram a germinação completamente inibida, atrasada ou diminuída sob ação de extratos aquosos de folhas de *Dalbergia*. Os mesmos flavonoides identificados em outras espécies como inibidores da germinação de sementes (Kozłowski 1972; Inderjit 1996; Grombone-Guaratini et al. 2009) foram encontrados em caule de *Dalbergia* (Donnelly et al. 1973; Matos et al. 1975). No entanto este é o primeiro trabalho que avalia o potencial alelopático de folhas deste arbusto. Tanto a inibição, atraso ou diminuição na germinação (Chaves & Escudero 1997; Chou et al. 1998), quanto anomalias em radículas e cotilédones de plântulas relatados como efeitos alelopáticos para outras espécies (Chou & Muller 1972; Grombone-Guaratini et

al. 2009) foram observados em presença de extratos de *Dalbergia*. Estas alterações prejudicam o estabelecimento de plântulas, modificam a dinâmica populacional das espécies e trazem consequências para a sucessão da comunidade (Peguero et al. 2012). Aleloquímicos não só interferem no crescimento como também alteram as regras de montagem de uma comunidade, ao afetar as relações interespecíficas entre espécies submetidas a estes compostos (Viard-Crétat et al. 2012). Acreditamos que os aleloquímicos liberados por *Dalbergia*, aliado ao seu rápido crescimento, permitem às manchas avançarem sobre a vegetação de restinga e reduzir o estabelecimento de diversas espécies sob sua copa em dunas costeiras.

Os efeitos alelopáticos sobre a germinação de sementes e crescimento de plântulas foram maiores sob ação de extratos aquosos de folhas verdes de *Dalbergia*, mostrando que os efeitos imediatos relacionados à presença da espécie prevalecem sobre os efeitos após a retração, remoção ou senescência da mancha. Maior potencial alelopático sobre a germinação, crescimento (Nascimento et al. 2007) e produção de biomassa em curto prazo também foram observados para diversas espécies (Fabbro & Prati 2015). Antes da abscisão foliar os nutrientes são reabsorvidos pela planta e estocados em outros órgãos para serem reutilizados na formação de outros compostos (Gan & Amasino 1997), o que pode reduzir o potencial alelopático de folhas senescentes. No entanto, os efeitos alelopáticos resultantes em ambiente natural podem ser diferentes, devido à interação da microbiota do solo que pode diminuir a atividade dos aleloquímicos (Kaur et al. 2009). Cabe lembrar que estes efeitos sobre a germinação de sementes e crescimento de plântulas foram observados em condições controladas, com espécie modelo e que inferências devem ser feitas com cuidado. Apesar destes pontos, evidências de que formações de manchas monodominantes indicam a atuação de compostos alelopáticos (Chou & Muller 1972; Wilson & Agnew 1992; Kato-Naguchi et al. 2012), a existência de flavonoides em caules de *Dalbergia* (Donnelly et al. 1973; Matos et al. 1975) e a baixa frequência de espécies sob sua copa (Zocche de Souza 2010) suportam as inferências sobre a existência deste filtro atuando na ocorrência de espécies em áreas de manchas.

Mesmo que os efeitos alelopáticos de folhas senescentes sobre a germinação e crescimento de plântulas da espécie modelo sejam menores que de folhas verdes, espécies da restinga mostraram-se sensíveis aos extratos de folhas nesta condição. Esses extratos reduziram a germinação total e atrasaram a germinação de espécies de restinga. Apenas *Eugenia* foi indiferente à presença de extratos, podendo ser uma espécie com maior capacidade de colonizar áreas de manchas. A predominância de efeitos negativos causados

por um arbusto que ameniza condições físicas extremas em um ambiente estressante (Bertness & Callaway 1994) como dunas costeiras não é esperada. Em dunas costeiras subtropicais, arbustos comportam-se como plantas-berçário, associando-se espacialmente com indivíduos jovens da sua própria espécie ou de outras e facilitando o estabelecimento e sobrevivência destes indivíduos pela melhora nas condições abaixo de suas copas em relação à área aberta como ocorre com *Clusia hilariana* (Scarano et al. 2004), *Clusia criuva* (Dias & Scarano 2007), *Guapira opposita* (Castanho & Prado 2014) e *Myrica pensylvanica* (Shumway 2000). Aparentemente *Dalbergia* não exerce este papel facilitador esperado para as condições estressantes quando está viva, mas sim atua como uma espécie competidora que reduz a ocorrência de espécies em áreas ocupadas pelas manchas pela ação de compostos alelopáticos. *Dalbergia* é uma espécie nativa (Camargo 2005) que ocupa extensas áreas, possui uma alta capacidade de expansão e que reduz a riqueza em áreas de manchas em dunas frontais predominantemente herbáceas (Zocche de Souza 2010). No entanto, a redução dos efeitos alelopáticos em folhas senescentes indica que este papel competidor pode estar restrito à ocorrência da espécie viva e, uma rápida oportunidade de regeneração pode surgir à medida que as manchas senescem.

O sombreamento sozinho não modificou a germinação das espécies e inferimos que a distribuição das espécies não é limitada por este fator nas manchas. Nossos resultados estão de acordo com os de Martinazzo et al. (2007) que apontaram *Eugenia* como possuindo plasticidade de tolerância a diferentes condições de luz. *Guapira* é categorizada por Lorenzi (1992) como sendo heliófita a ciófito (intolerante ao sol) e *Porophyllum* também se mostrou indiferente em experimento com exclusão total de luz (Klein & Felipe 1991). Não encontramos estudos avaliando a germinação de *Noticastrum*, no entanto luz também não foi um fator excludente para espécies herbáceas sob manchas monoespecíficas dos arbustos *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis* (Chou & Muller 1972) e *Adenostoma fasciculatum* (McPherson & Muller 1969). Experimentos com plantas consideradas de sol e de sombra mostraram que não houve fotossíntese entre 20-30  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  nas primeiras e para plantas de sombra, a fotossíntese só ocorreu quando a intensidade de luz se aproximou de 10  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  (Böhning & Burnside 1956). A redução de intensidade de luz provocada pela copa de *Dalbergia*, em média, chega a 122  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$  e no experimento chegou a 161  $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ , possivelmente não sendo um fator limitante para a sobrevivência de indivíduos das espécies estudadas nas manchas. Muitos estudos relacionam o efeito do sombreamento e outros fatores abióticos a filtros ambientais. Uma análise tendo como base resultados publicados em 258 artigos mostrou que apenas 15% dos estudos que afirmaram haver efeito de filtros ambientais

trouxeram evidências de que as espécies toleravam as condições em ausência de outras espécies (Kraft et al. 2015). Sugerimos que outros efeitos associados ao sombreamento, como diminuição de temperatura (Turner et al. 1966; Belsky et al. 1989), evapotranspiração e aumento da umidade (Maestre et al. 2003) sejam mais importantes que a redução de luz em ambientes naturais altamente iluminados. Por outro lado, o sombreamento das manchas pode permitir a ocorrência de espécies que não se estabelecem a pleno sol e permitir um aumento de densidade de espécies que necessitam de condições mais amenas, desde que sejam tolerantes aos efeitos alelopáticos de *Dalbergia*.

Em condições aproximadas às encontradas nas manchas, ou seja, em presença de extratos de folhas senescidas e de sombreamento, a germinação total das espécies nativas foi menor. Apenas para as espécies herbáceas, o sombreamento diminuiu o tempo de germinação em relação à condição de presença de extrato isoladamente. O sombreamento, aparentemente, amenizou os efeitos alelopáticos sobre as espécies, levando a reduções menores que as observadas com o extrato e sem sombreamento. A redução na iluminação pode alterar a temperatura, modificar as reações inibitórias, interferir nos efeitos alelopáticos e mudar o grau de resposta das plantas aos aleloquímicos, que também podem reagir de maneiras distintas, dependendo da espécie (Einhelling & Eckrich 1984). Este fato traz consequências para a dinâmica de ação dos efeitos alelopáticos e de sombreamento em manchas vivas (com efeito de folhas verdes, senescidas e de sombreamento), em manchas vivas em período de queda foliar ou com abertura de clareiras e em manchas senescidas (apenas o efeito de folhas senescidas e sem sombreamento). O sombreamento provocado pela copa das manchas pode amenizar o efeito alelopático das folhas senescidas que formam uma camada de serapilheira, no entanto, nestas áreas poderão atuar por meio da lixiviação os compostos alelopáticos presentes nas folhas verdes. Neste caso, o resultado entre o balanço das condições amenizadoras e promotoras determinará os efeitos sobre a germinação e estabelecimento em áreas de manchas. Já em áreas de manchas com aberturas na copa, seja por senescência ou queda foliar periódica, em que há entrada direta de luz e possivelmente um aumento de temperatura, o estabelecimento de plântulas pode ser afetado e prejudicar a recolonização destas áreas por herbáceas. Estudos com diversas combinações de interações são necessários para esclarecer estas questões em ambiente de dunas costeiras.

Neste contexto, *Dalbergia* apresenta potencial alelopático capaz de influenciar a germinação e o crescimento de espécies em áreas de manchas. A germinação e o crescimento são duplamente afetados, pois recebem aleloquímicos lixiviados de folhas verdes e da camada de serapilheira que se desenvolve sob *Dalbergia*. Observamos que a colonização em

condição de presença de serapilheira e ausência de sombreamento (por aberturas na copa de queda foliar) é uma situação que ocorre enquanto o arbusto ainda está vivo e indicam que há um forte controle de distribuição de outras espécies iniciado no momento do recrutamento de indivíduos em áreas de manchas, tanto em manchas estabelecidas vivas quanto em manchas senescentes. Após a sua senescência, os efeitos ainda continuariam, caso a camada de serapilheira permaneça em contato com o solo e liberando aleloquímicos. Apesar do efeito local de *Dalbergia* ser negativo, reduzindo a ocorrência de espécies abaixo de sua copa, a espécie poderia atuar como um modulador da paisagem (Shachak et al. 2008; Agra & Ne'enam 2009) e aumentar a diversidade em uma escala maior que a própria mancha. *Dalbergia* diminui a cobertura de espécies herbáceas que são frequentes em áreas de dunas e subdominantes abaixo de sua copa em relação às áreas abertas (Zocche de Souza 2010). No entanto, é possível que após a retração, remoção, senescência natural de *Dalbergia* a menor frequência de espécies subdominantes crie uma janela de oportunidade (Eriksson & Fröberg 1996; Holmgren & Scheffer 2001) para a ocupação de áreas por espécies competidoras inferiores. Desta maneira, espécies raras sobreviveriam na comunidade por maior tempo devido aos efeitos indiretos de *Dalbergia* sobre a estrutura da comunidade e aumentariam a diversidade da paisagem. Espécies tolerantes aos efeitos alelopáticos e que precisam de condições mais amenas para se estabelecer também podem ser beneficiadas pelas manchas. A redução dos efeitos negativos em extratos de folhas senescentes mostra que o papel das manchas na comunidade se modifica durante seu período de vida e que *Dalbergia* pode ser uma espécie importante e chave na estruturação das comunidades de restinga ao provocar um efeito negativo imediato e uma rápida redução desse efeito no tempo, após sua senescência. O tempo de vida de *Dalbergia* é desconhecido, mas sabe-se que manchas em áreas de dunas frontais estão aumentando sua área de expansão nos últimos 27 anos, reduzindo a ocorrência de outras espécies em áreas ocupadas pelo arbusto (Castellani et al. 2004; Zocche de Souza 2010), mas não sabemos seus efeitos em maiores escalas espaciais. Concluímos que o potencial alelopático de *Dalbergia* interfere na composição florística, limita a ocorrência de plântulas em áreas de manchas e traz consequências para a formação das comunidades em dunas frontais em ambientes subtropicais.

### **Referências bibliográficas**

Agra, H. & Ne'enam, G., 2009. Woody species as landscape modulators: their effect on the herbaceous plants in a Mediterranean maquis. *Plant Ecology*, 205:165-177.

- Barton, A. M., 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in Montane Pines in Arizona. *Ecological Monographs*, 63(4):367-397.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1):1-48.
- Belsky, A. J. et al., 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology*, 26(3):1005-1024.
- Belyea, L. R. & Lancaster, J., 1999. Assembly within a contingent rules ecology. *Oikos*, 86(3):402-416.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5):191-193.
- Böhning, R. H. & Burnside, C. A., 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *American Journal of Botany*, 43(8):557-561.
- Bolker, B. M. et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3):127-135.
- Brooker, R. W. & Callaghan, T. V., 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 81(1):196-207.
- Brown, J. H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124:255–279.
- Callaway, R., 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4), p. 306–349.
- Camargo, R. A., 2005. A tribo Dalbergieae ( Leguminosae-Faboideae ) no estado de Santa Catarina, Brasil. 153f. *Dissertação* (Mestrado em Botânica), Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Castanho, C. T. & Prado, P. I., 2014. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. *PLOS One*, 9(8):e105082.
- Castellani, T. T., Peixoto, J. R. V. & Lopes, B. C., 2004. Variação temporal da vegetação das dunas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa. *Anais...* Itajaí, Semana Nacional de Oceanografia.
- Chapman, V. J., 1964. *Coastal vegetation*. Oxford: Pergamon Press.
- Chase, J. M., 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, 136:489–498.
- Chaves, N. & Escudero, J. C., 1997. Allelopathic effect of *Cistus ladanifer* on seed germination. *Functional Ecology*, 11:432-440.
- Chou, C. C. & Muller, C. H., 1972. Allelopathic mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. *American Midland Naturalist*, 88(2):324-347.
- Chou, C. H., Fu, C. Y., Li, S. Y. & F, W. Y., 1998. Allelopathic potential of *Acacia confusa* and related species in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology*, 24(12): 2131-2150.

Clements, F. E., 1936. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology*, 24(1):252-284.

Conover, W. J., 1999. *Practical Nonparametric Statistics*. 3ª Edição ed. New York: John Wiley & Sons.

Di Rienzo, J. C. F. et al., 2015. *InfoStat*. Versão 2015 ed. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, FCA.

Diamond, J. M., 1975. Assembly of species communities. In: M. L. Cody & J. M. Diamond, eds. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press, p.342-444.

Dias, A. T. C. & Scarano, F. R., 2007. *Clusia* as nurse plant. In: U. Lüttge, ed. *Clusia*. Berlin, Heidelberg: Springer, p. 55-71.

Donnelly, D. M. X., Keenan, P. J. & Prendergast, J. P., 1973. Isoflavonoids of *Dalbergia ecastophyllum*. *Phytochemistry*, 12:1157-1161.

Ehlers, B. K., Charpentier, A. & Grøndahl, E., 2014. An allelopathic plant facilitates species richness in the Mediterranean garrigue. *Journal of Ecology*, 102(1):176-185.

Einhelling, F. A. & Eckrich, P. C., 1984. Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain-sorghum and soybeans. *Journal of Chemical Ecology*, 10(1):161-170.

Eriksson, O. & Fröberg, H., 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 74:1369- 1374.

Fabbro, C. & Prati, D., 2015. The relative importance of immediate allelopathy and allelopathic legacy in invasive plant species. *Basic and Applied Ecology*, 16:28-35.

Forseth, I. N., Wait, D. A. & Casper, B. B., 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial, *Journal of Ecology*, 89:670-680.

Fowler, N., 1986. The role of competition in plant communities in arid and semi-arid regions. *Annual Review of Ecological Systematics*, 17:89-110.

Franco, A. C. et al., 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. In: L. D. Lacerda, D. S. D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, eds. *Restingas: Origem, Estrutura, Processos. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras*. Niterói, RJ: CEUFF, p.413-425.

Franco, C. A. & Nobel, P. S., 1989. Effect of nurse plants on the micro- habitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77:870-886.

Gan, S. & Amasino, R. M., 1997. Making sense of senescence. *Plant Physiology*, 113:313-319.

Gentle, C. B. & Duggin, J. A., 1997. Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities. *Plant Ecology*, 132:85-95.

- Gleason, H. A., 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1):7-26.
- Golisz, A., Lata, B., Gawronski, S. W. & Fuji, Y., 2007. Specific and total activities of the allelochemicals identified in buckwheat. *Weed Biology and Management*, 7:164-171.
- González, L., Souto, X. C. & Reigosa, M. J., 1995. Allelopathic effects of *Acacia melanoxylon* R.Br. phyllodes during their decomposition. *Forest Ecology and Management*, 77:53-63.
- Grombone-Guaratini, M. T., Jensen, R. C., Cardoso-Lopes, E. M. & Torres, L. M. B., 2009. Allelopathic potential of *Aulonemia aristulata* (Döll) MacClure, a native bamboo of Atlantic Rain Forest. *Allelopathy Journal*, 24(1):183-190.
- Holmgren, M. & Scheffer, M., 2001. El niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems*, 4:151-159.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7):1966-1975.
- Inderjit, K. M. M., 1996. Plant phenolics in allelopathy. *The Botanical Review*, 62(2):186-202.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7):1946-1957.
- Kato-Naguchi, H., Saito, Y. & Suenaga, K., 2012. Involvement of allelopathy in the establishment of pure colony of *Dicranopteris linearis*. *Plant Ecology*, 213:1937-1944.
- Kaur, H. et al., 2009. Taking ecological function seriously: soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites. *PLoS One*, 4(3):e4700.
- Kellman, M. & Kading, M., 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science*, 3:679-688.
- Klein, A. & Felipe, G. M., 1991. Efeito da luz na germinação de sementes de ervas invasoras. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 26(7):955-966
- Kozłowski, T. T., 1972. *Seed Biology vol.1*. Madison: Academic Press.
- Kraft, J. B. et al., 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29:592-599.
- Lorenzi, H., 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa, SP: Plantarum.
- Macías, F. A., Castellano, D. & Molinillo, J. M. G., 2000. Search for a standard phytotoxic bioassay for allelochemicals. Selection of standard target species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48:2512-2521.

- Maestre, F. T., Bautista, S. & Cortina, J., 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semi-arid grasslands. *Ecology*, 84:3186-3197.
- Mahall, B. E. & Callaway, R. M., 1992. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert. *Ecology*, 73(6):2145-2151.
- Martinazzo, E. G., Anese, S., Wandscheer, A. C. D. & Pastorini, L. H., 2007. Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (Pitanga) – Família Myrtaceae. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(2):162-164.
- Martínez, M. L. & García-Franco, J. G., 2004. Plant-plant interactions in coastal dunes. In: M. L. Martinez & P. N. P, eds. *Coastal dune. Ecology and conservation*. Berlin: Ecological studies, p.205-220.
- Matos, F. J. A., Gottlieb, O. R. & Andrade, C. H. S., 1975. Flavonoids from *Dalbergia ecastophyllum*. *Phytochemistry*, 14:825-826.
- Maun, M. A., 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio*, 111:59-70.
- McKinney, A. M. & Goodell, K., 2010. Shading by invasive shrub reduces seed production and pollinator services in a native herb. *Biological Invasions*, 12(8):2751-2763.
- McNair, J. N., Sunkara, A. & Frobish, D., 2012. How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: nonparametric. *Seed Science Research*, 22(2):77-95.
- McPherson, J. K. & Muller, C. H., 1969. Allelopathic effects of *Adenostoma fasciculatum*, "Chamise", in the California chaparral. *Ecological Monographs*, 39(2):177-198.
- Muller, C. H., 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93(5):332-351.
- Nascimento, M. C., Alcantra, S. F., Haddad, C. R. B. & Martins, F. R., 2007. Allelopathic potential of *Pouteria torta* (Mart.) Radlk., a species of the Brazilian cerrado. *Allelopathy Journal*, 20(2):279-285.
- Novoa, A., González, L., Moravcová, L. & Pysek, P., 2012. Effects of soil characteristics, allelopathy and frugivory on establishment of the invasive plant *Carpobrotus edulis* and a co-occurring native, *Malcolmia littorea*. *PLoS One*, 7(12):e53166.
- Peguero, G., Lanuza, O. R., Savé, R. & Espelta, J. M., 2012. Allelopathic potential of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula* Benth.: inhibition of seedling establishment exceeds facilitation under tree canopies. *Plant Ecology*, 213:1945-1953.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rasmussen, J. A. & Einhellig, F.A., 1979. Inhibitory effects of three phenolic acids on grain sorghum germination. *Plant Science Letters*, 14:69-74.
- Scarano, F. R., 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90:517-524.

- Scarano, F. R. et al., 2004. Ecologia vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. In: C. F. D. Rocha, A. Esteves & F. R. Scarano, eds. *Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação*. Rio de Janeiro: RiMa Editora, p.77-97.
- Shachak, M. et al., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience*, 58(3):209-221.
- Shumway, S. W., 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.
- Souto, X. C., González, L. & J. R. M., 1994. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in the Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11):3005-3013.
- Therneau, T. M. & Grambsch, P. M., 2000. *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. New York: Springer.
- Turner, R. M., Alcorn, S. M., Olin, G. & Booth, J. A., 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127:95-102.
- Viard-Crétat, F., Baptist, F., Secher-Fromell, H. & Gallet, C., 2012. The allelopathic effects of *Festuca paniculata* depend on competition in subalpine grasslands. *Plant Ecology*, 213:1963-1973.
- Wardle, D. A., Nilsson, M. C., Gallet, C. & Zackrisson, O., 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Reviews*, 73:305-319.
- Weiher, E. & Keddy, P. A., 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In: E. Weiher & P. A. Keddy, eds. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: University Press, p.251-271.
- Weir, T. L., Park, S. W. & Vivanco, J. M., 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(4):472-479.
- Whittaker, R. H., 1973. *Handbook of Vegetation Science 5: Ordination and Classification of Communities*. 1 ed. The Hague: Springer Netherlands.
- Wilson, J. B. & Agnew, A. D. Q., 1992. Positive-feedback switches in plant communities Vol. 23. In: *Advances in Ecological Research*. s.l.:Academic Press, p.263-336.
- Yarranton, G. A. & Morrison, R. G., 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *British Ecological Society*, 62(2):417-428.
- Zaluar, H. L. T. & Scarano, F. R., 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. In: F. A. Esteves & L. D. Lacerda, eds. *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. Macaé, RJ: NUPEM/UFRJ, p.03-23.
- Zocche de Souza, P., 2010. Dinâmica espaço-temporal de *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. em restinga no sul do Brasil. 118 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

### Capítulo 3 – A serapilheira sob formações arbustivas monodominantes como barreira para a vegetação de dunas costeiras

Zocche de Souza, P.<sup>1</sup>; Castellani, T. T.<sup>2</sup>, Santos, F. A. M.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, Unicamp, Campinas, São Paulo

<sup>2</sup> Laboratório de Ecologia Vegetal – Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, UFSC, Florianópolis, Santa Catarina

<sup>3</sup> Departamento de Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, São Paulo

#### Abstract

Litter modifies physical and chemical soil conditions. It can act on seedling establishment, species presence or absence, moreover, it can act as a filter changing community structuring. In this study we tested the hypothesis that litter acts as a physical barrier and interferes on species occurrence and richness. We conducted a litter removal experiment, and comparative analysis of areas with and without litter. To explore this hypothesis we tested the predictions in areas dominated by a shrub species, *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. (Fabaceae), which has a dense litter layer and creates monodominant patches on restinga vegetation in foredunes of coastal plains. We expect that emergence, survival, and lifetime of seedlings, as well as species richness to be lower in areas without litter removal and we suggest the low plant species occurrence in *Dalbergia* patches is related to litter layer. We sampled 441 seedling individuals in 12 sampling during 374 days. The number of emerged and survived seedlings, their lifetime, and seedling richness were lower in areas with litter. It is expected litter works as a fertility island in nutrient-poor areas, as sand soils, increasing seedling recruitment. However, the litter of *Dalbergia* decreases seedling occurrence and richness in patch areas since early life cycle of other species coexisting in foredunes of coastal plains.

**Keywords:** mechanical barrier, seedling emergence, seedling survival, lifetime, richness, restinga, frontal dunes.

#### Resumo

A serapilheira modifica as condições físicas e químicas do solo. Pode atuar sobre o estabelecimento de plântulas, a presença ou ausência de espécies e funcionar como um filtro que altera a estruturação das comunidades. Neste estudo nós testamos a hipótese de que a serapilheira atua como barreira física e interfere na ocorrência e na riqueza de espécies, utilizando um experimento de remoção de serapilheira e análises comparativas de áreas com e sem serapilheira. Para explorar esta hipótese testamos as predições em áreas dominadas por uma espécie arbustiva, *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. - Fabaceae, que contém uma densa camada de serapilheira e forma manchas monodominantes na vegetação de restinga em dunas frontais de planícies costeiras. Esperamos que a emergência, sobrevivência, tempo de vida e riqueza de plântulas sejam menores onde a serapilheira permanece e sugerimos que a baixa ocorrência de espécies em áreas de manchas de *Dalbergia* está relacionada à camada de serapilheira. Registramos um total de 441 plântulas em 12 amostragens durante 374 dias. O número de plântulas que emergiu, sobreviveu, o tempo que sobreviveu e a riqueza de plântulas foram menores em áreas com serapilheira. É esperado que em áreas com solos

pobres em nutrientes, como solos arenosos, a serapilheira funcione como uma ilha de fertilidade e provoque um aumento do recrutamento de plântulas. No entanto, a serapilheira de *Dalbergia* reduz a ocorrência de plântulas e a riqueza em áreas de manchas desde o início do ciclo de vida das outras espécies em dunas frontais de planícies costeiras.

**Palavras-chave:** barreira mecânica, emergência de plântulas, sobrevivência de plântulas, tempo de vida, riqueza, restinga, dunas frontais.

## Introdução

A serapilheira, conjunto de matéria orgânica que se acumula sobre o solo, modifica as condições microambientais que afetam a estrutura e a dinâmica das comunidades vegetais (Facelli & Pickett 1991a). A camada de serapilheira forma uma barreira física tanto para a chegada de sementes ao solo quanto para a germinação e emergência dos indivíduos que se encontram sob o material acumulado (Fowler 1986; Carson & Peterson 1990; Facelli & Pickett 1991a; Ruprecht & Szabó 2012). A capacidade de ultrapassar esta barreira e sobreviver varia entre espécies e o sucesso nesta etapa inicial pode determinar a presença ou ausência de uma espécie na comunidade (Fenner 1987).

A camada de serapilheira reduz a disponibilidade de luz (Facelli & Pickett 1991b), a evaporação da água e a temperatura do solo (Facelli & Pickett 1991a) e apresenta um importante papel na ciclagem de nutrientes (Aerts 1999). A presença de serapilheira influencia a germinação, emergência, sobrevivência (Loydi et al. 2013), crescimento e até o desempenho reprodutivo das espécies de plantas (Violle et al. 2006). Os efeitos diretos e indiretos também ocorrem sobre a riqueza e abundância de espécies, funcionando como um filtro que altera a organização das comunidades (Facelli & Facelli 1993).

Em ambientes áridos e em dunas costeiras, a serapilheira produzida por arbustos modificam as condições para a germinação e estabelecimento abaixo das suas copas em comparação a áreas abertas (Callaway 1995; Alpert & Mooney 1996; Cushman et al. 2010). Em solos pobres em nutrientes, como no solo arenoso, arbustos formam ilhas de fertilidade com a camada de serapilheira que aumenta a matéria orgânica e o nitrogênio disponível sob o arbusto (Pugnaire et al. 1996; Shachak et al. 2008; Crutsinger et al. 2010; Muñoz-Vallés et al. 2011; Abanda et al. 2011). Essas alterações criadas pela serapilheira facilitam a ocorrência de espécies nas áreas de manchas, aumentando o recrutamento (Shumway 2000). Por outro lado, alterações nas condições abióticas e bióticas também causam efeitos negativos para algumas espécies que têm a germinação e emergência inibidas mecanicamente pela camada de

serapilheira (Moro et al. 1997; Santos & Válio 2002), diminuem a densidade de plantas e riqueza de espécies (Carson & Peterson 1990). Os efeitos contrastantes que a serapilheira produz são resultado da variação nas interações com as diferentes fases da vida das plantas (Armas & Pugnaire 2009), entre espécies (Novoa et al. 2013) e entre ambientes e não há um consenso claro de quais relações são esperadas para uma determinada condição (Xiong & Nilsson 1999; Loydi et al. 2013).

Devido às condições desfavoráveis para a germinação e estabelecimento de plântulas em áreas abertas, como temperaturas máximas entre 50 °C (Franco et al. 1984) e 70 °C (Scarano 2002), são esperadas interações interespecíficas positivas, como a facilitação, nas comunidades de dunas costeiras (Bertness & Callaway 1994; Callaway & Walker 1997; Martínez 2003). Em solos arenosos, pouco produtivos e com baixa capacidade de retenção de água, observa-se que manchas de arbustos são locais propícios para a formação de ilhas de fertilidade e o incremento da riqueza e diversidade local. No entanto, *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub., Fabaceae (referida como *Dalbergia* daqui em diante), uma espécie arbustiva nativa que forma manchas monodominantes com uma densa camada de serapilheira, diminui a ocorrência de espécies herbáceas abaixo da sua copa em ambiente de duna frontal (Castellani et al. 2004; Zocche de Souza 2010). Em que momento do estágio de vida das outras espécies acontece esta interferência e que mecanismo provoca esta queda na diversidade em áreas de manchas são desconhecidos.

As relações interespecíficas positivas e negativas ocorrem simultaneamente (Holmgren et al. 1997) e variam de acordo com a forma de vida das espécies envolvidas (Callaway & Walker 1997; Castanho et al. 2012; He et al. 2013), sendo que os efeitos positivos podem diminuir à medida que os recrutas beneficiados crescem, passando a competir com a espécie facilitadora (Franks 2003; Miriti 2006; Fayolle et al. 2009). A baixa riqueza em áreas de manchas de *Dalbergia* (Zocche de Souza 2010) sugere que as melhoras proporcionadas pela espécie nas condições abióticas estressantes para a germinação e sobrevivência no ambiente de dunas costeiras podem não superar seus efeitos negativos desde o início do desenvolvimento dos indivíduos que se estabelecem nas manchas. Entender que mecanismos são determinantes para o sucesso ou fracasso na colonização em manchas monodominantes deste arbusto nativo auxilia na compreensão da dinâmica de comunidades em ambientes costeiros, que são frágeis, constantemente ameaçados e propícios à invasão (Castillo & Moreno-Casasola 1996; Martínez & Putsy 2004; Kollmann et al. 2009).

Neste estudo nós testamos a hipótese de que a serapilheira atua como barreira física e interfere na ocorrência e na riqueza de espécies, utilizando um experimento de

remoção de serapilheira para comparar áreas com e sem serapilheira. Para explorar esta hipótese testamos as predições em áreas dominadas por uma espécie arbustiva que contém uma densa camada de serapilheira e forma manchas monodominantes em dunas costeiras. Esperamos que em áreas onde a camada de serapilheira é retirada haverá maior emergência, sobrevivência, tempo de vida e riqueza de plântulas que em áreas com serapilheira e supomos que manchas possuem baixa ocorrência de espécies pela camada de serapilheira.

## Material e Métodos

O estudo foi realizado em dunas costeiras arenosas, na Praia da Joaquina, Florianópolis, Ilha de Santa Catarina, Brasil. O clima da região é classificado como temperado subtropical úmido (Cfa; CECCA 1997) com temperatura média anual de 21 °C, com mínimas médias entre junho e agosto, em torno de 16 °C, e máximas médias entre janeiro e março, em torno de 24 °C. As maiores pluviosidades são encontradas no verão, em janeiro (234 mm) e fevereiro (215 mm), e as menores no inverno, em junho (71 mm) e agosto (92 mm), com média anual de 1.726 mm.

A área de estudo está inserida no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição e contém também ambientes de praia, dunas internas, baixadas secas e úmidas. Localizada nas dunas frontais da Praia da Joaquina (27°37' S e 48°27' O) apresenta predominantemente fisionomia herbáceo-subarbustiva. As manchas monodominantes de *Dalbergia* se distribuem pela duna frontal, que também é composta por espécies herbáceas estoloníferas ou rizomatosas, subarbustos, arbustos e árvores nas áreas abertas (Guimarães 2006). Em alguns locais da duna é impossível distinguir a duna frontal das dunas internas, pois estão cobertas densamente por manchas de *Dalbergia* que se estendem por dezenas a centenas de metros, chegando a até 3 m de altura e com pouca ou nenhuma abertura na copa (Zocche de Souza 2010). A serapilheira tem em média 2,5 cm de espessura (n = 250), chegando a até 6,5 cm, e é composta majoritariamente por folhas de *Dalbergia* que se decompõem lentamente formando uma camada em contato com os indivíduos que crescem na mancha.

*Dalbergia* distribui-se na América, da Flórida (EUA) ao Brasil, e no país, desde o litoral Norte até o seu limite sul de distribuição, em Palhoça, SC (Camargo 2005), ocorrendo também no continente africano (Doing 1985). É uma espécie escandente ou semiprostrada, associada a estuários, mangues e dunas, onde, com seu hábito semi-prostrado auxilia na fixação da areia (Carvalho 1997).

Avaliamos a influência da camada densa de serapilheira que se forma sobre o solo nas manchas de *Dalbergia* sobre a germinação e sobrevivência de plântulas de espécies associadas em um experimento em campo. Em fevereiro de 2012, instalamos 60 parcelas medindo 0,5 x 0,5 m abaixo das manchas de *Dalbergia*. Retiramos manualmente a serapilheira de metade destas parcelas, deixando somente a areia nua durante todo o experimento. No restante, retiramos pedaços de galhos das parcelas, mas a serapilheira não foi alterada, totalizando 30 pares de parcelas, com e sem serapilheira. Identificamos, marcamos e acompanhamos as plântulas que emergiram nas parcelas mensalmente por um ano. O sucesso na emergência engloba o sucesso em germinar e emergir, ou seja, os fracassos na germinação não foram contabilizados.

Testamos a diferença do número total de emergência entre áreas com e sem serapilheira com o teste de Wilcoxon ( $\alpha < 0,05$ ). Estimamos curvas de sobrevivência as plântulas que emergiram durante o experimento em cada tratamento utilizando funções de sobrevivência com o método Kaplan-Meier. Avaliamos diferenças entre tratamentos pelo teste *log-rank* ou teste Mantel-Haenszel. Realizamos as análises com o pacote *survival* (Therneau & Grambsch 2000) no programa R (R Core Team 2015). Funções de sobrevivência são indicadas para casos onde a autocorrelação entre a porcentagem de germinação de um dia em relação às germinações posteriores viola a independência dos dados (McNair et al. 2012).

## Resultados

No total 143 plântulas emergiram sob manchas monodominantes de *Dalbergia* com serapilheira, o que representa 48% do número de plântulas de áreas sem serapilheira ( $n = 298$ ). Duas plântulas.ano<sup>-1</sup>.0,5m<sup>2</sup> (mediana) emergiram em áreas com serapilheira, número cerca de três vezes menor do que em áreas sem serapilheira que apresentaram seis plântulas.ano<sup>-1</sup>.0,5m<sup>2</sup> ( $V = 353$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 1.a). Em relação ao total de plântulas que emergiram e sobreviveram após 374 dias em áreas com serapilheira ( $n = 24$ ) este valor foi 4,3 vezes menor que em áreas sem serapilheira ( $n = 102$ ). A mortalidade durante todo o período do estudo em áreas com serapilheira ( $n = 119$ ) totalizou 83% das plântulas, enquanto em áreas sem serapilheira foi de 66% ( $n = 196$ ). O tempo médio de vida foi menor em áreas com serapilheira (média  $\pm$  EP =  $93 \pm 5,2$  dias;  $\chi^2_{gl(1)} = 18,2$ ;  $p < 0,001$ ; Figura 1.b) do que áreas sem serapilheira ( $111 \pm 4,7$  dias).

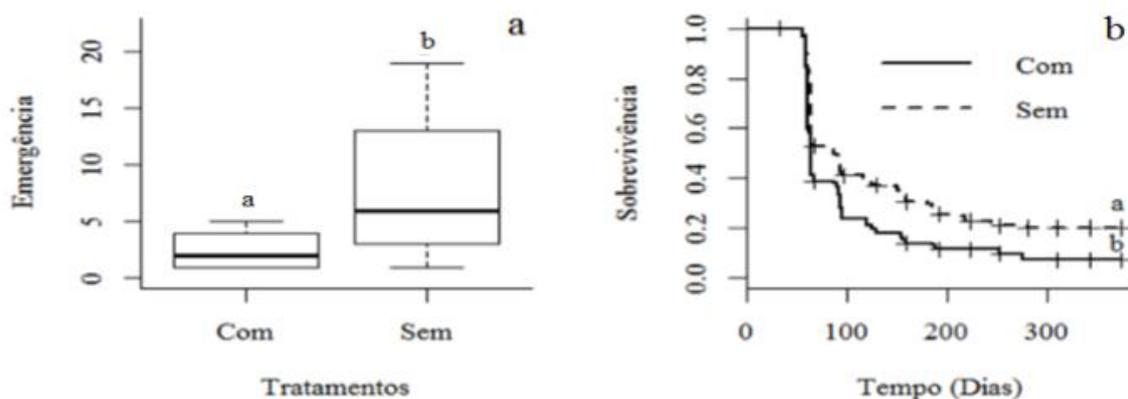


Figura 1: a) Número total de emergência de plântulas de espécies de duna em áreas com e sem serapilheira sob manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* em dunas frontais da Praia da Joaquina, durante 12 amostragens ( $n = 30$ ,  $0,5\text{m}^2$  cada). Mediana (linha central), 1° e 3° quartil (linhas horizontais extremas da caixa), mínimo, máximo (linhas extremas). Letras distintas representam diferenças (Wilcoxon,  $p < 0,05$ ). b) Curvas de sobrevivência em função do tempo (dias) de plântulas ( $n = 315$ ) em áreas com e sem serapilheira sob manchas (estimado pelo método de Kaplan-Meier). Cruzes representam dados censurados. Letras distintas representam diferenças (Log-rank,  $p < 0,05$ ).

Vinte e dois morfotipos emergiram nas duas condições, sendo que desses, somente oito se estabeleceram no controle e 19 morfotipos no tratamento sem serapilheira (Tabela 2). Somente duas espécies de hábito, *Microstachys corniculata* e Solanaceae, apresentaram mais de 50 plântulas durante todo o período do experimento. Apesar de *Microstachys* ter emergência e sobrevivência altas nas duas condições quando comparadas com outras espécies, áreas sem serapilheira apresentaram sobrevivência de 40,2% e 2,5 vezes mais plântulas que o controle, parecendo ser sensível à presença da serapilheira. A espécie Solanaceae não mostrou ser sensível à presença de serapilheira, já que a sobrevivência esteve em torno de 20% para as duas condições.

Tabela 2: Famílias, espécies ou morfotipos, hábito, total de plântulas e sobreviventes ao fim do acompanhamento (em parênteses) que emergiram em áreas com e sem serapilheira sob manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* em dunas frontais da Praia da Joaquina. Hábito herbáceo (H), subarborescente (SA), arbóreo (A), trepadeira (T) e indeterminado (I).

Família	Espécie	Hábito	Com Serapilheira	Sem serapilheira
<b>Amaranthaceae</b>	<i>Alternanthera maritima</i> Mart.	H	2 (0)	-
<b>Asteraceae</b>	<i>Noticastrum malmei</i> Zardini	H	-	12 (1)
	<i>Conyza</i> sp.	SA	-	2 (1)
<b>Convolvulaceae</b>	<i>Dichondra</i> sp.	H	-	1 (0)
<b>Cucurbitaceae</b>	Cucurbitaceae	T	-	5 (4)
<b>Euphorbiaceae</b>	<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl) Griseb.	SA	75 (10)	189 (76)
<b>Myrtaceae</b>	<i>Eugenia</i> sp.	A	1(0)	1(0)
<b>Nyctaginaceae</b>	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	A	6 (2)	2 (1)
<b>Primulaceae</b>	<i>Myrsine</i> sp.	A	1 (1)	-

<b>Poaceae</b>	Poaceae	H	-	1 (1)
<b>Rubiaceae</b>	<i>Richardia brasiliensis</i> Gomes	H	-	2 (2)
<b>Smilacaceae</b>	<i>Smilax campestris</i> Griseb.	SA	-	1 (0)
<b>Solanaceae</b>	Solanaceae	I	56 (11)	63 (13)
<b>Indeterminada</b>	Morfotipo 1	I	-	1 (0)
	Morfotipo 2	I	-	1 (0)
	Morfotipo 3	I	-	2 (0)
	Morfotipo 4	I	-	1 (0)
	Morfotipo 5	I	1 (0)	-
	Morfotipo 6	I	1 (0)	4 (0)
	Morfotipo 7	I	-	6 (0)
	Morfotipo 8	I	-	3 (2)
	Morfotipo 9	I	-	1 (1)
<b>Total de espécies</b>			<b>8</b>	<b>19</b>

## Discussão

A serapilheira de *Dalbergia* reduziu o estabelecimento e a riqueza de plântulas no início do ciclo de vida de indivíduos em áreas de manchas. Um dos fatores que controla o sucesso no estabelecimento dos indivíduos é o tamanho da semente (Molofsky & Augspurger 1992; Peterson & Facelli 1992; Sayer 2006). Sementes pequenas, como de espécies herbáceas, conseguem deslizar por entre as folhas, ultrapassar a camada de serapilheira (Donath & Eckstein 2010), chegar ao solo e incorporar o banco de sementes, mas as plântulas não vencem a camada de serapilheira (Ruprecht & Szabó 2012). Já sementes maiores tendem a ficar retidas na superfície da serapilheira (Donath & Eckstein 2010), embora plântulas de espécies com sementes maiores consigam ultrapassá-la e sobreviver em condições menos favoráveis, devido à maior reserva de recursos (Fenner & Thompson 2005; Donath & Eckstein 2010; 2012).

A presença de arbustos com uma densa camada de serapilheira pode ser um preditor de baixa ocorrência de espécies herbáceas, ficando a ocupação destas áreas de manchas a cargo de espécies com sementes maiores. De fato, espécies lenhosas adultas facilitam o estabelecimento de outros indivíduos lenhosos em vegetação de planície costeira (Kellman & Kading 1992; Zaluar & Scarano 2000; Joy & Young 2002; Dias et al. 2005) e condições como a camada de serapilheira e o sombreamento provocado por *Dalbergia* podem ser benéficos para esse grupo. Embora haja condições facilitadoras para sementes maiores, também existem gramíneas e herbáceas com plântulas robustas que conseguem romper as folhas e estabelecer-se em meio à serapilheira (Shumway 2000; Martínez 2003).

A emergência é 48% menor quando a serapilheira de *Dalbergia* está presente. A redução na emergência pode ser produto de efeitos diretos da serapilheira, como a formação de uma barreira mecânica (Sydes & Grime 1981b; Facelli & Pickett 1991a; Ruprecht & Szabó 2012) ou por causar danos físicos às plântulas com a queda das folhas (Scariot 2000; Portela & Santos 2009). No entanto, a dificuldade de superar este obstáculo dependerá de características das plântulas. Plântulas herbáceas são menos aptas que plântulas lenhosas a ultrapassar a serapilheira, mesmo quando o tamanho da semente é semelhante, pois tecidos lignificados de plântulas lenhosas são mais capazes de perfurar e crescer por entre as folhas (Cintra 1997). Em pradarias ou restingas herbáceo-subarbusivas, como a área de estudo, em que há predomínio de sementes pequenas (como Asteraceae e Poaceae) e de plântulas não lignificadas, há riscos de alterações na densidade de indivíduos e permanência das populações na comunidade.

Além da redução de emergência, a sobrevivência de plântulas após 374 dias foi 4,3 vezes menor quando em contato com a serapilheira de *Dalbergia*. As alterações nas condições microclimáticas geradas pela serapilheira são percebidas de maneira distinta, dependendo das espécies. A redução de luz disponível no nível do solo provocada pela serapilheira diminui a sobrevivência de plântulas intolerantes à sombra (Vazquez-Yanes et al. 1990; Facelli & Pickett 1991b; Crutsinger et al. 2010), como espécies de Asteraceae e Cyperaceae, que são fotoblásticas positivas (Takaki et al. 1981; Fenner & Thompson 2005). Nas dunas frontais da Praia da Joaquina, a família com maior número de espécies é Asteraceae (Guimarães 2006) e essas espécies não são observadas com a mesma frequência em manchas de *Dalbergia* (Zocche de Souza 2010).

O tempo de vida de plântulas também foi menor em áreas com serapilheira de *Dalbergia* (em torno de 18 dias) e a mortalidade de plântulas germinadas ao longo de todo o período de estudo foi 17% maior nesta condição. Microartrópodes e patógenos são mais encontrados em meio à serapilheira (Facelli et al. 1999; Hastwell & Facelli 2000) e aumentam a mortalidade causada por herbivoria ou doenças (Sydes & Grime 1981a; Facelli et al. 1999). A serapilheira em ambientes úmidos ou em condições de maior umidade é mais propícia à atividade de fungos que aumentam a mortalidade das plântulas (Facelli et al. 1999). O solo sob a serapilheira de *Dalbergia* é mais úmido que o solo em áreas abertas (Zocche de Souza, dados não publicados) e é possível que a serapilheira, além do microclima criado pela copa, seja responsável por esta condição. Por outro lado, a alta mortalidade nas duas condições em manchas de *Dalbergia* (83% com serapilheira e 66% sem serapilheira)

traz questionamentos sobre que fatores são relevantes para amenizar as condições estressantes em dunas costeiras e quais não são.

A riqueza é reduzida quando a serapilheira de *Dalbergia* está presente em áreas de manchas. Apesar de espécies leguminosas fixadoras de nitrogênio formarem ilhas de fertilidade e aumentarem a riqueza abaixo de suas copas em regiões semiáridas (Moro et al. 1997) e dunas costeiras (Cushman et al. 2010; Muñoz-Vallés et al. 2011), nem sempre é o que ocorre. Leguminosas fixadoras de nitrogênio, como *Andira legalis* (Scarano et al. 2001), *Swarzia apetala* (Faria et al. 1984; Cirne et al. 2003), também dominam e interagem negativamente com espécies de dunas costeiras e uma das hipóteses seria de que o efeito facilitador ocorra somente após a morte da leguminosa (Maron & Jefferies 1999; Cirne et al. 2003). No entanto, a existência de leguminosas que formam ilhas de fertilidade e diversidade, mesmo quando vivas, aponta que mais informações são necessárias para concluir o que atua nesta dinâmica. A velocidade de decomposição das folhas, por exemplo, tem papel determinante na disponibilização dos nutrientes no solo (Swift et al. 1979; Castanho 2005; Bonadiman 2007) e fatores físicos e químicos do ambiente, características da matéria orgânica e a comunidade decompositora regulam este processo (Swift et al. 1979). Apesar de *Dalbergia* ser uma leguminosa fixadora de nitrogênio (Ogan 1990; Saur et al. 2000), o balanço entre os efeitos positivos e negativos relacionados à sua presença indicam que as condições não são propícias ao estabelecimento das espécies presentes na comunidade. Experimentos que investiguem se outras espécies como arbustos e árvores, pouco abundantes na área de estudo, são capazes de se estabelecerem em manchas, ajudarão a compreender se *Dalbergia* possui papel facilitador para este grupo de espécies.

O estudo não permite isolar quais fatores relacionados à presença da serapilheira apresentam efeitos sobre a emergência, sobrevivência, mortalidade, tempo de vida e riqueza de espécies. Embora o efeito físico da serapilheira como uma barreira mecânica seja reconhecido, outros fatores como a ação de compostos alelopáticos encontrados na matéria vegetal em decomposição também interferem no estabelecimento dos indivíduos (Facelli & Pickett 1991a; Sayer 2006). *Dalbergia* apresenta potencial alelopático em folhas verdes e senescidas, sendo maior nas primeiras (Capítulo 2). Neste caso, se o efeito alelopático proveniente de folhas verdes que formam a copa das manchas de *Dalbergia* esteve presente (através do lixiviado das folhas), este atuou sobre as duas condições avaliadas, com e sem serapilheira. Já o efeito alelopático proveniente das folhas senescidas, se presente, atuou somente no tratamento controle, onde as folhas não foram removidas no experimento. Desta maneira recomendamos que estudos experimentais futuros considerem estas lacunas sobre os

diferentes fatores associados à presença da serapilheira no recrutamento para compreender como a interação destes mecanismos atua na estruturação da comunidade em áreas de manchas.

Desta maneira, apesar de ser esperado que em áreas pouco produtivas a matéria orgânica acumulada funcione como uma ilha de fertilidade, a serapilheira de *Dalbergia*, uma espécie nativa, reduz a ocorrência de plântulas e a riqueza em áreas de manchas já no início do ciclo de vida das outras espécies. Estudos futuros são necessários para compreender quais são os mecanismos associados à presença da serapilheira (redução de luz, patógenos) que provocam a redução do recrutamento de plântulas nas manchas com serapilheira e como os efeitos variam de acordo com características das espécies envolvidas e condições climáticas.

### Referências bibliográficas

- Abanda, P. A., Compton, J. S. & Hannigan, R. E., 2011. Soil nutrient content, above-ground biomass and litter in a semi-arid shrubland, South Africa. *Geoderma*, 164:128–137.
- Aerts, R., 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant–soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, 50(330):29–37.
- Agra, H. & Ne'enam, G., 2009. Woody species as landscape modulators: their effect on the herbaceous plants in a Mediterranean maquis. *Plant Ecology*, 205:165-177.
- Alpert, P. & Mooney, H. A., 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio*, 122:83-93.
- Armas, C. & Pugnaire, F. I., 2009. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal of Vegetation Science*, 20:535–546.
- Barton, A. M., 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition, and fire in Montane Pines in Arizona. *Ecological Monographs*, 63(4):367-397.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1):1-48.
- Belsky, A. J. et al., 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology*, 26(3):1005-1024.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5):191-193.
- Böhning, R. H. & Burnside, C. A., 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *American Journal of Botany*, 43(8):557-561.

- Bolker, B. M. et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3):127-135.
- Bonadiman, G. S. L., 2007. Decomposição e liberação de nutrientes de folhas de *Clusia hilariana* Schlth (Clusiaceae) em moitas da formação arbustiva aberta de *Clusia* no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, 95f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Estadual do Norte Fluminense, Rio de Janeiro.
- Callaway, R. M. & Walker, L. R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7):1958–1965.
- Callaway, R. M., 1995. Positive Interactions among Plants. *Botanical Review*, 61(4):306-349.
- Camargo, R. A., 2005. A tribo Dalbergieae ( Leguminosae-Faboideae ) no estado de Santa Catarina, Brasil. 153f. *Dissertação* (Mestrado em Botânica), Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Carson, W. P. & Peterson, C. J., 1990. The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia*, 85:8-13.
- Carvalho, A. M., 1997. A synopsis of the genus *Dalbergia* (Fabaceae: Dalbergieae) in Brazil. *Brittonia*, 49(1):87-109.
- Castanho, C. T. & Prado, P. I., 2014. Benefit of shading by nurse plant does not change along a stress gradient in a coastal dune. *PLOS One*, 9(8):e105082.
- Castanho, C. T., 2005. Fatores determinantes no processo de decomposição em florestas do Estado de São Paulo. 112f. *Dissertação* (Mestrado em Ciências), Pós-Graduação em Biologia Comparada, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Castanho, C. T., Oliveira, A. A. & Prado, P. I., 2012. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *Journal of Vegetation Science*, 23:952–961.
- Castellani, T. T., Peixoto, J. R. V. & Lopes, B. C., 2004. Variação temporal da vegetação das dunas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa. *Anais... Itajaí, Semana Nacional de Oceanografia*.
- Castillo, S. A. & Moreno-Casasola, P., 1996. Coastal sand dune vegetation: an extreme case of species invasion. *Journal of Coastal Conservation*, 2:13-22.
- CECCA, C. d. E. C. e. C., 1997. *Unidades de conservação e áreas protegidas da Ilha de Santa Catarina: caracterização e legislação*. Florianópolis: Editora Insular.
- Chaves, N. & Escudero, J. C., 1997. Allelopathic effect of *Cistus ladanifer* on seed germination. *Functional Ecology*, 11:432-440.
- Chou, C. C. & Muller, C. H., 1972. Allelopathic mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. *American Midland Naturalist*, 88(2):324-347.
- Chou, C. H., Fu, C. Y., Li, S. Y. & F, W. Y., 1998. Allelopathic potential of *Acacia confusa* and related species in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology*, 24(12): 2131-2150.

- Cintra, R., 1997. Leaf litter effects on seed and seed predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13:709-725.
- Cirne, P., Zaluar, H. L. T. & Scarano, F. R., 2003. Plant diversity, interspecific associations and postfire resprouting on a sandy spit in Brazilian coastal plain. *Ecotropica*, 18(3):677-687.
- Conover, W. J., 1999. *Practical Nonparametric Statistics*. 3ª Edição ed. New York: John Wiley & Sons.
- Crutsinger, G. M., Sharon, Y. S. & Rudgers, J., 2010. Genetic variation within a dominant shrub species determines plant species colonization in a coastal dune ecosystem. *Ecology*, 91(4):1237–1243.
- Cushman, J., Waller, J. C. & Hoak, D. R., 2010. Shrubs as ecosystem engineers in a coastal dune: influences on plant populations, communities and ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 21(5):821–831.
- Di Rienzo, J. C. F. et al., 2015. *InfoStat*. Versão 2015 ed. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina: Grupo InfoStat, FCA.
- Dias, A. T. C. & Scarano, F. R., 2007. *Clusia* as nurse plant. In: U. Lüttge, ed. *Clusia*. Berlin, Heidelberg: Springer, p. 55-71.
- Dias, A. T. C., Zaluar, H. L. T. & Ganade, G., 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology*, 21:343–347.
- Doing, H., 1985. Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio*, 61:65-75.
- Donath, T. W. & Eckstein, 2012. Litter effects on seedling establishment interact with seed position and earthworm activity. *Plant Biology*, 14:163-170.
- Donath, T. W. & Eckstein, R. L., 2010. Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecology*, 207:257-268.
- Donnelly, D. M. X., Keenan, P. J. & Prendergast, J. P., 1973. Isoflavonoids of *Dalbergia ecastophyllum*. *Phytochemistry*, 12:1157-1161.
- Ehlers, B. K., Charpentier, A. & Grøndahl, E., 2014. An allelopathic plant facilitates species richness in the Mediterranean garrigue. *Journal of Ecology*, 102(1):176-185.
- Einhelling, F. A. & Eckrich, P. C., 1984. Interactions of temperature and ferulic acid stress on grain-sorghum and soybeans. *Journal of Chemical Ecology*, 10(1):161-170.
- Eriksson, O. & Fröberg, H., 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long-lived clonal plants: experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 74:1369- 1374.
- Fabbro, C. & Prati, D., 2015. The relative importance of immediate allelopathy and allelopathic legacy in invasive plant species. *Basic and Applied Ecology*, 16:28-35.

- Faceli, J. M. & Pickett, S. T. A., 1991b. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72(3):1024-1031.
- Facelli, J. M. & Facelli, E., 1993. Interactions after death: plant litter controls priority effects in a successional plant community. *Oecologia*, 95:277-282.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A., 1991a. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1):1-32.
- Facelli, J. M., Williams, R., Fricker, S. & Ladd, B., 1999. Establishment and growth of seedlings of *Eucalyptus obliqua*: Interactive effects of litter, water, and pathogens. *Australian Journal of Ecology*, 24:484-494.
- Faria, S. M. et al., 1984. New nodulating legume trees from south-east Brazil. *New Phytologist*, 98:317-328.
- Fayolle, A., Violle, C. & Nava, M. L., 2009. Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia*, 159:817-825.
- Fenner, M. & Thompson, K., 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fenner, M., 1987. Seedlings. *New Phytologist*, 106:35-47.
- Fowler, N. L., 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist*, 115(1):131-145.
- Franco, A. C. et al., 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de barra de Maricá, Rio de Janeiro. In: L. D. Lacerda, D. S. D. Araújo, R. Cerqueira & B. Turcq, eds. *Restingas: Origem, Estrutura, Processos. Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras*. Niterói, RJ: CEUFF, p.413-425.
- Franks, S. J., 2003. Competitive and facilitative interactions within and between two species of coastal dune perennials. *Canadian Journal of Botany*, 81:330-337.
- Gan, S. & Amasino, R. M., 1997. Making sense of senescence. *Plant Physiology*, 113:313-319.
- Gentle, C. B. & Duggin, J. A., 1997. Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities. *Plant Ecology*, 132:85-95.
- Golisz, A., Lata, B., Gawronski, S. W. & Fuji, Y., 2007. Specific and total activities of the allelochemicals identified in buckwheat. *Weed Biology and Management*, 7:164-171.
- González, L., Souto, X. C. & Reigosa, M. J., 1995. Allelopathic effects of *Acacia melanoxylon* R.Br. phyllodes during their decomposition. *Forest Ecology and Management*, 77:53-63.
- Grombone-Guaratini, M. T., Jensen, R. C., Cardoso-Lopes, E. M. & Torres, L. M. B., 2009. Allelopathic potential of *Aulonemia aristulata* (Döll) MacClure, a native bamboo of Atlantic Rain Forest. *Allelopathy Journal*, 24(1):183-190.

- Guimarães, T. B., 2006. Florística e fenologia reprodutiva de plantas vasculares na restinga do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Florianópolis. 107f. *Dissertação* (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Hastwell, G. T. & Facelli, J. M., 2000. Effects of leaf litter on woody seedlings in xeric successional communities. *Plant Ecology*, 148:225-231.
- He, Q., Bertness, M. D. & Altieri, A. H., 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16:695–706.
- Holmgren, M. & Scheffer, M., 2001. El niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems*, 4:151-159.
- Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M. A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7):1966-1975.
- Inderjit, K. M. M., 1996. Plant phenolics in allelopathy. *The Botanical Review*, 62(2):186-202.
- Joy, D. A. & Young, D. R., 2002. Promotion of mid-successional seedling recruitment and establishment by *Juniperus virginiana* in a coastal environment. *Plant Ecology*, 160:125-135.
- Kato-Naguchi, H., Saito, Y. & Suenaga, K., 2012. Involvement of allelopathy in the establishment of pure colony of *Dicranopteris linearis*. *Plant Ecology*, 213:1937-1944.
- Kaur, H. et al., 2009. Taking ecological function seriously: soil microbial communities can obviate allelopathic effects of released metabolites. *PLoS One*, 4(3):e4700.
- Kellman, M. & Kading, M., 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science*, 3:679-688.
- Klein, A. & Felipe, G. M., 1991. Efeito da luz na germinação de sementes de ervas invasoras. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 26(7):955-966.
- Kollmann, J., Jørgensen, R. H., Roelsgaard, J. & Skov-Petersen, H., 2009. Establishment and clonal spread of the alien shrub *Rosa rugosa* in coastal dunes – A method for reconstructing and predicting invasion patterns. *Landscape and Urban Planning*, Volume 93, p. 194–200.
- Kozłowski, T. T., 1972. *Seed Biology vol.1*. Madison: Academic Press.
- Lorenzi, H., 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa, SP: Plantarum.
- Loydi, A., Eckstein, R. I., Otte, A. & Donath, T. W., 2013. Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 101:454-464.
- Macías, F. A., Castellano, D. & Molinillo, J. M. G., 2000. Search for a standard phytotoxic bioassay for allelochemicals. Selection of standard target species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48:2512-2521.

- Maestre, F. T., Bautista, S. & Cortina, J., 2003. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semi-arid grasslands. *Ecology*, 84:3186-3197.
- Mahall, B. E. & Callaway, R. M., 1992. Root communication mechanisms and intracommunity distributions of two Mojave desert. *Ecology*, 73(6):2145-2151.
- Maron, J. M. & Jefferies, R. L., 1999. Bush lupine mortality, altered resource availability and alternative vegetation states. *Ecology*, 80:443-454.
- Martinazzo, E. G., Anese, S., Wandscheer, A. C. D. & Pastorini, L. H., 2007. Efeito do sombreamento sobre o crescimento inicial e teor de clorofila foliar de *Eugenia uniflora* Linn (Pitanga) – Família Myrtaceae. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(2):162-164.
- Martínez, M. L. & Putsy, N. P., 2004. *Coastal Dunes: Ecology and Conservation*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Martínez, M. L., 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168:333-345.
- Matos, F. J. A., Gottlieb, O. R. & Andrade, C. H. S., 1975. Flavonoids from *Dalbergia ecastophyllum*. *Phytochemistry*, 14:825-826.
- McKinney, A. M. & Goodell, K., 2010. Shading by invasive shrub reduces seed production and pollinator services in a native herb. *Biological Invasions*, 12(8):2751-2763.
- McNair, J. N., Sunkara, A. & Frobish, D., 2012. How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: nonparametric. *Seed Science Research*, 22(2):77-95.
- McPherson, J. K. & H, M. C., 1969. Allelopathic Effects of *Adenostoma fasciculatum*, "Chamise", in the California Chaparral. *Ecological Monographs*, 39(2):177-198.
- Miriti, M. N., 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94:973-979.
- Molofsky, J. & Augspurger, C. K., 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a Tropical Forest. *Ecology*, 73(1):68-77.
- Moro, M. J., Pugnaire, F. I. & Puigdefábregas, J., 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology*, 11:425-431.
- Muller, C. H., 1966. The role of chemical inhibition (allelopathy) in vegetational composition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 93(5):332-351.
- Muñoz-Vallés, S., Fernández, J. B. G., Dellafiore, C. & Cambrollé, J., 2011. Effects on soil, microclimate and vegetation of the native-invasive *Retama monosperma* (L.) in coastal dunes. *Plant Ecology*, 212:169-179.
- Nascimento, M. C., Alcantra, S. F., Haddad, C. R. B. & Martins, F. R., 2007. Allelopathic potential of *Pouteria torta* (Mart.) Radlk., a species of the Brazilian cerrado. *Allelopathy Journal*, 20(2):279-285.

- Novoa, A., González, L., Moravcová, L. & Pysek, P., 2013. Constraints to native plant species establishment in coastal dune communities invaded by *Carpobrotus edulis*: Implications for restoration. *Biological Conservation*, 164:1-9.
- Novoa, A., González, L., Moravcová, L. & Pysek, P., 2012. Effects of soil characteristics, allelopathy and frugivory on establishment of the invasive plant *Carpobrotus edulis* and a co-occurring native, *Malcolmia littorea*. *PLoS One*, 7(12):e53166.
- Ogan, M. T., 1990. The nodulation and nitrogenase activity of natural stands of mangrove legumes in a Nigerian swamp. *Plant and Soil*, 123:125-129.
- Peguero, G., Lanuza, O. R., Savé, R. & Espelta, J. M., 2012. Allelopathic potential of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula* Benth.: inhibition of seedling establishment exceeds facilitation under tree canopies. *Plant Ecology*, 213:1945-1953.
- Peterson, C. J. & Facelli, J. M., 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany*, 79(11):1209-1216.
- Portela, R. C. Q. & Santos, F. A. M., 2009. Mortality and mechanical damage of seedlings in different size fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Tropical Ecology*, 50(2):267-275.
- Pugnaire, F. I., Haase, P. & Puigdefábregas, J., 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology*, 77(5):1420-1426.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rasmussen, J. A. & A, E. F., 1979. Inhibitory effects of three phenolic acids on grain sorghum germination. *Plant Science Letters*, 14:69-74.
- Ruprecht, E. & Szabó, A., 2012. Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23:495-504.
- Santos, S. L. & Válio, I. F. M., 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(1):89-92.
- Saur, E., Carcelle, S., Guezennec, S. & Rousteau, A., 2000. Note nodulation of legume species in wetlands of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Wetlands*, 20(4):730-734.
- Sayer, E. J., 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Review*, 81:1-31.
- Scarano, F. R. et al., 2001. Four sites with contrasting environmental stress in southeastern Brazil: relations of species, life form diversity, and geographical distribution to ecophysiological parameters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136:345-364.
- Scarano, F. R. et al., 2004. Ecologia vegetal: integrando ecossistema, comunidades, populações e organismos. In: C. F. D. Rocha, A. Esteves & F. R. Scarano, eds. *Pesquisas de longa duração na restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação*. Rio de Janeiro: RiMa Editora, p.77-97.

- Scarano, F. R., 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany*, 90:517-524.
- Scariot, A., 2000. Seedling mortality by litterfall in Amazonian Forest fragments. *Biotropica*, 32(4):662-669.
- Shachak, M. et al., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience*, 58(3):209-221.
- Shumway, S. W., 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.
- Souto, X. C., González, L. & J, R. M., 1994. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in the Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology*, 20(11):3005-3013.
- Swift, M. J., Heal, O. W. & M, A. J., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Berkeley: University of California Press.
- Sydes, C. & Grime, J. P., 1981a. Effects of tree litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: I Field investigations. *Journal of Ecology*, 69:237-248.
- Sydes, C. & Grime, J. P., 1981b. Effects of tree litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: Experimental. *Journal of Ecology*, 69:249-262.
- Takaki, M., Kendrick, R. E. & Dietrich, S. M. C., 1981. Interaction of light and temperature on the germination of *Rumex obtusifolius* L. *Planta*, 152:209-214.
- Therneau, T. M. & Grambsch, P. M., 2000. *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. New York: Springer.
- Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M. E., Huante, P., Toledo, J. R. & Barradas, V. L., 1990. Light beneath the litter in a Tropical Forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71(5):1952-1958.
- Viard-Crédat, F., Baptist, F., Secher-Fromell, H. & Gallet, C., 2012. The allelopathic effects of *Festuca paniculata* depend on competition in subalpine grasslands. *Plant Ecology*, 213:1963-1973.
- Violle, C., Richarte, J. & Navas, M. L., 2006. Effects of litter and standing biomass on growth and reproduction of two annual species in a Mediterranean old-field. *Journal of Ecology*, 94:196-205.
- Wardle, D. A., Nilsson, M. C., Gallet, C. & Zackrisson, O., 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Reviews*, 73:305-319.
- Weiher, E. & Keddy, P. A., 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In: E. Weiher & P. A. Keddy, eds. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: University Press, p.251-271.
- Weir, T. L., Park, S. W. & Vivanco, J. M., 2004. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Opinion in Plant Biology*, 7(4):472-479.

Xiong, S. & Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87(6):984-994.

Zaluar, H. L. T. & Scarano, F. R., 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. In: F. A. Esteves & L. D. Lacerda, eds. *Ecologia de Restingas e Lagoas Costeiras*. Macaé, RJ: NUPEM/UFRJ, p.03-23.

Zocche de Souza, P., 2010. Dinâmica espaço-temporal de *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. em restinga no sul do Brasil. 118 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

## Considerações Finais

Nesta tese observamos a importância da dinâmica de uma espécie para a estruturação da comunidade. Diferentes mecanismos associados a uma espécie arbustiva monodominante atuam sobre a germinação, crescimento, emergência e ocorrência de espécies adultas em áreas de manchas. Estes mecanismos funcionam como filtros que trazem restrições para o estabelecimento de outras espécies desde a germinação até a vida adulta nestes locais.

A dinâmica e estrutura da comunidade vegetal de dunas frontais são influenciadas pela dinâmica de manchas monodominantes que estão em estágio de expansão, sem retração na ocupação durante os quatro anos. Espécies nativas que se comportam se expandem acentuadamente em sua área natural de distribuição revelam que a limitação da observação apenas para espécies exóticas pode reduzir o entendimento da dominância de espécies e do fenômeno invasão (Valéry et al. 2008). Se deixarmos de lado a origem da espécie chega-se na relação básica a ser investigada: relações interespecíficas negativas onde uma espécie mostra superioridade (em cobertura, por exemplo) diante de outras. Esta superioridade ou vantagem competitiva pode estar vinculada à suas características e às relações que ocorrem entre esta e outras espécies (Valéry et al. 2008). No cenário estudado, características como i) a presença de efeitos alelopáticos, ii) a camada de serapilheira que reduz a ocorrência de outras espécies em áreas de manchas nos momentos iniciais do ciclo de vida das plantas e iii) os efeitos negativos da cobertura de *Dalbergia* sobre as espécies adultas na escala da parcela levam a uma redução de espécies em áreas de manchas monodominantes e modificam a composição da comunidade de dunas frontais.

A redução de riqueza e a cobertura total de outras espécies na escala local (parcela) mostram que manchas de *Dalbergia* possuem um papel estruturador na comunidade. Este papel pode mudar com o grau de cobertura das manchas, variar com o histórico de ocupação (se a cobertura oscila ou tem aumento progressivo) e variar dependendo das espécies com as quais ocorre a interação. Logo, as interações interespecíficas dependem do contexto. A modificação de condições do ambiente pode ser favorável para o estabelecimento de algumas espécies e para outras não. Ao mesmo tempo, se há mais de uma espécie beneficiada com as alterações nas condições poderá haver competição pelo espaço e recursos, fato que muitas vezes não é levado em conta em estudos de facilitação. Observando o efeito das manchas na escala local, há um predomínio de interações negativas, ao contrário do que

diz a teoria de gradiente de estresse (Bertness & Callaway 1994) e do que foi encontrado em diversos estudos em ambientes costeiros (He et al. 2013) que afirmam haver um predomínio de interações como a facilitação em condições desfavoráveis. De acordo com teorias recentes, em condições extremamente desfavoráveis os efeitos positivos não superam os efeitos negativos nas interações (Michalet et al. 2006; Koyama & Tsuyuzaki 2013; Castanho et al. 2015b), o que pode explicar a ocorrência das interações negativas encontradas no ambiente de duna frontal. Outro ponto que elucida a relação distinta da esperada é que os estudos sobre interações interespecíficas são realizados majoritariamente em ambientes temperados (He et al. 2013), que possuem composições distintas das encontradas em ambientes subtropicais (Hesp 2004). Desta forma, ressalta-se a necessidade de realizar estudos sobre as relações interespecíficas em ambientes tropicais e subtropicais para que seja avaliada a validade destas teorias nestas condições ambientais e composições florísticas distintas (Castanho et al. 2015a).

A influência das manchas sobre os estágios iniciais do ciclo de vida como na germinação, crescimento inicial e emergência de plântulas mostram que não só indivíduos adultos estabelecidos são afetados. A colonização por espécies herbáceas em áreas de manchas também é prejudicada. Os efeitos alelopáticos de folhas verdes sobre a germinação de sementes da espécie modelo sugerem que há uma forte atuação deste mecanismo como um filtro para o estabelecimento dos indivíduos em áreas de mancha. No entanto, a redução dos efeitos alelopáticos após a senescência também traz ao cenário importantes desdobramentos para as regras de montagem da comunidade. As espécies que são excluídas ou têm a abundância reduzida enquanto as manchas existem podem voltar a colonizar ou ocorrer em maior grau nestas áreas após a senescência das manchas. Estudos mostram que os efeitos imediatos e o legado de efeitos alelopáticos são altamente correlacionados de modo negativo em espécies invasoras, sendo que quanto mais negativo o efeito imediato, mais positivo o efeito se torna ao longo do tempo (Fabbro & Prati 2015). A redução dos efeitos alelopáticos em folhas senescentes somado à decomposição das folhas e a redução de incidência de luz direta no solo provocada pela camada de serapilheira podem ser condições favoráveis à ocupação de outras espécies com sementes capazes de germinar e estabelecer-se nessas condições que formam um cenário distinto ao de áreas abertas e de áreas de manchas vivas. Desta forma, o papel das manchas senescentes provavelmente será distinto de manchas vivas na escala local e da paisagem.

Apesar das condições para a germinação em dunas costeiras serem extremas, como altas temperaturas e disponibilidade de luz direta, o sombreamento sozinho não é um

fator que interfere na germinação. A ampla tolerância às condições de luz das espécies estudadas pode ser o motivo para esta ausência de efeitos. A redução de disponibilidade de luz provocada por *Dalbergia* mesmo sendo alta não chega a níveis limitantes para a fotossíntese (Böhning & Burnside 1956). Nossos resultados se somam aos que questionam o efeito do sombreamento como um filtro ambiental (Kraft et al. 2015). Outros efeitos, como a redução de temperatura, aumento da retenção de umidade no solo podem ser mais importantes que o sombreamento em si. Neste caso, as condições em áreas de manchas seriam mais favoráveis ao estabelecimento das outras espécies, mas não é o que ocorre. O somatório dos efeitos favoráveis e desfavoráveis provocados pela presença de *Dalbergia* pode ser negativo nas condições de mancha por outros fatores, como os compostos alelopáticos. E mesmo que o efeito do sombreamento amenize os efeitos alelopáticos, outros fatores como a barreira formada pela camada de serapilheira acabam interferindo de maneira negativa no balanço das interações e reduzem a germinação em áreas de manchas nas condições estudadas.

Em áreas com solos pobres em nutrientes, como solos arenosos, é esperado que a serapilheira funcione como uma ilha de fertilidade e provoque um aumento do recrutamento de plântulas (Shumway 2000). Ao contrário, a serapilheira de *Dalbergia* diminui a emergência, sobrevivência e a riqueza de plântulas. Fatores intrínsecos à espécie, como a composição química das folhas e extrínsecos, como condições climáticas e decompositores, determinam a velocidade de decomposição da matéria orgânica (Bonadiman 2007). A formação de uma densa camada de serapilheira dá indícios de que o processo de decomposição de folhas de *Dalbergia* é lento, o que dificulta a liberação de nutrientes no solo. Espécies com sementes que sejam capazes de ultrapassar a camada de serapilheira e consigam tolerar os efeitos alelopáticos (como *Eugenia uniflora*) poderiam colonizar áreas de manchas senescentes.

Embora em áreas de manchas os efeitos negativos sejam predominantes observamos que a riqueza total na escala da duna é maior quando observamos áreas de manchas e áreas abertas. Esta evidência ressalta o caráter complexo da ação de manchas de *Dalbergia* no sistema de dunas frontais. Programas de restauração de áreas degradadas devem levar em consideração esta complexidade e avaliar a indicação de *Dalbergia* dependendo dos objetivos. Caso o objetivo seja conter o avanço de dunas móveis, por exemplo, o uso de mudas de *Dalbergia*, que possuem rápido crescimento lateral e ampla capacidade de recobrimento (Francis 2004), pode ser uma opção válida. Já em dunas onde há um estrato herbáceo estabelecido, este método de restauração pode levar a extinção local de

populações de espécies mais sensíveis à mudança de condições ambientais. As interações entre *Dalbergia* e espécies arbustivas e arbóreas são desconhecidas e estudos futuros são necessários para saber se estas formas de vida conseguem colonizar e se estabelecer em áreas de manchas monodominantes.

O panorama coberto nesta tese mostra o papel de um conjunto de mecanismos de uma espécie monodominante sobre a estruturação da comunidade em regiões costeiras subtropicais. O efeito confirmado sobre as espécies herbáceas em diferentes etapas do ciclo de vida das espécies assinala riscos para as mesmas em uma situação de expansão elevada do arbusto. Neste caso, poderia ser proposta a retirada parcial para a ocupação de outras espécies da comunidade. Cabe ressaltar que espécies exóticas invasoras poderiam ter maior sucesso na ocupação destes locais que espécies nativas devido à ausência de herbívoros e patógenos especialistas (Callaway & Ridenour 2004), tornando o problema ainda maior, ou seja, esta sugestão deve ser avaliada com cautela ou analisada em estudos futuros. Esta tese reúne informações que ajudam a entender como manchas monodominantes atuam sobre a comunidade e que podem auxiliar no desenvolvimento de técnicas e métodos com combinações de espécies apropriadas para restaurar áreas de restingas degradadas intensamente pela especulação imobiliária, remoção de areia, turismo predatório e invasão biológica.

### Referências bibliográficas

Amador, G.A., Sartori, A.L.B., Damasceno-Junior, G.A. & Casagrande, J.C., 2012. Structure of two communities dominated by *Copernicia alba* and associations with soil and inundation in Pantanal wetland, Brazil. *Oecologia Australis*, 16:846-858.

Araujo, D.S.D., 1992. Vegetation types of sandy coastal plains of tropical Brazil: a first approximation. In: Seeliger, U. (ed.), Coastal plant communities of Latin America. Academic Press., 337-47.

Beisner, B.E., Haydon, D.T. & Cuddington, K., 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1 (7):376-382.

Bertness, M.D. & Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5):191-193.

Böhning, R.H. & Burnside, C.A., 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *American Journal of Botany*, 43(8):557-561.

Bonadiman, G.S.L., 2007. Decomposição e liberação de nutrientes de folhas de *Clusia hilariana* Schleth (Clusiaceae) em moitas da formação arbustiva aberta de *Clusia* no Parque

Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, 95f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Estadual do Norte Fluminense, Rio de Janeiro.

Bonanomi, G., Incerti, G., Barile, E., Capodilupo, M., Antignani, V., Mingo, A., Lanzotti, V., Scala, F. & Mazzoleni, S. 2011. Phytotoxicity, not nitrogen immobilization, explains plant litter inhibitory effects: evidence from solid-state  $^{13}\text{C}$  NMR spectroscopy. *New Phytologist*, 191:1018-1030.

Brooker, J.R., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielboerge, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E.M., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffrers, K., Sifan, M., Touzard, B. & Michalet, R., 2008 Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96:18-34.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:119-25.

Bruun, H.H. & Brink, D.J., 2008. Recruitment advantage of large seeds is greater in shaded habitats. *Ecoscience*, 15(4):498-507.

Bueno, M.L., Damasceno-Junior, G.A., Pott, A., Pontara, V., Seleme, E.P., Fava, W.S., Salomão, A.K.D., & Ratter, J.A., 2014. Structure of arboreal and herbaceous strata in a neotropical seasonally flooded monodominant savanna of *Tabebuia aurea*. *Brazilian Journal of Biology*, 74(2):325-337.

Callaway, R.M. & Ridenour, W.M., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:436-443.

Callaway, R.M. & Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7):1958-1965.

Callaway, R.M., 1995. Positive Interactions among Plants. *Botanical Review*, 61(4):306-349.

Camargo, R.A., 2005. A tribo Dalbergieae (Leguminosae-Faboideae) no estado de Santa Catarina, Brasil. 153f. *Dissertação* (Mestrado em Botânica), Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

Carvalho, A.M., 1997. A synopsis of the genus *Dalbergia* (Fabaceae: Dalbergieae) in Brazil. *Brittonia*, 49(1):87-109.

Castanho, C. T., Lortie, C.J., Zaitchik, B., & Prado, P.I. 2015a. A meta-analysis of plant facilitation in coastal dune systems: responses, regions, and research gaps. *Peer J*. 3:e768.

Castanho, C. T., Oliveira, A.A. & Prado, P.I., 2015b. Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-015-3285-7

Castanho, C.T., Oliveira, A.A. & Prado, P.I., 2012. The importance of plant life form on spatial associations along a subtropical coastal dune gradient. *Journal of Vegetation Science*, 23:952-961.

- Castellani, T.T., Peixoto, J.R.V. & Lopes, B.C., 2004. Variação temporal da vegetação das dunas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa. *Anais...* In: Semana Nacional de Oceanografia, Itajaí.
- Castellani, T.T., Peixoto, J.R.V. & Lopes, B.C., 2005. Mudança da vegetação de duna frontal após 16 anos (Praia da Joaquina, Florianópolis, SC). *Anais...* In: Congresso Nacional de Botânica, p.56, Curitiba.
- Castellanos, E.M., Nieva, F. J. J., Castillo, J. M., Luque, C. J. & Figueroa, M. E., 2000. Successional and competitive mechanisms during early succession in a tidal salt-marsh. In: *Proceedings IAVS Symposium*, Opulus Press Uppsala. Printed in the UK., p.67-70.
- CECCA, Centro de Estudos Cultura e Cidadania, 1997. *Unidades de conservação e áreas protegidas da Ilha de Santa Catarina: caracterização e legislação*. Florianópolis: Editora Insular, 158p.
- Chaves, N. & Escudero, J.C., 1997. Allelopathic effect of *Cistus ladanifer* on seed germination. *Functional Ecology*, 11:432-440.
- Chou, C.C. & Muller, C.H., 1972. Allelopathic mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. *American Midland Naturalist*, 88(2):324-347.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122(5):661-696.
- Connell, J.H. & Lowman, M.D., 1989. Low-density tropical rain forests: some possible mechanism for their existence. *The American Naturalist*, 134:88-119.
- Dias, A.T.C., Zaluar, H.L.T. & Ganade, G., 2005. Canopy composition influencing plant patch dynamics in a Brazilian sandy coastal plain. *Journal of Tropical Ecology*, 21:343-347.
- Doing, H., 1985. Coastal fore-dune zonation and succession in various parts of the world. *Vegetatio*, 61:65-75.
- Fabbro, C. & Prati, D., 2015. The relative importance of immediate allelopathy and allelopathic legacy in invasive plant species. *Basic and Applied Ecology*, 16:28-35.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A., 1991a. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57(1):1-32.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T.A., 1991b. Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72(3):1024-1031.
- Facelli, J.M. & Temby, A.M., 2002. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology*, 27:422-432.
- Falkenberg, D.B. , 1999. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. *Insula*, 28:1-30.
- Fayolle, A., Violle, C. & Nava, M.L., 2009. Differential impacts of plant interactions on herbaceous species recruitment: disentangling factors controlling emergence, survival and growth of seedlings. *Oecologia*, 159:817-825.

- Francis, J.K., 2004. *Wildland shrubs of the United States and its territories: thamnic descriptions*: volume 1. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26. San Juan, PR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, and Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 830 p.
- Franco, C.A. & Nobel, P. S., 1989. Effect of nurse plants on the micro-habitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77:870-886.
- Franks, S.J., 2003. Competitive and facilitative interactions within and between two species of coastal dune perennials. *Canadian Journal of Botany*, 81:330-337.
- Gabay, O., Perevolotsky, A. & Shachak, M., 2012. How landscape modulators function: woody plant impact on seed dispersal and abiotic filtering. *Plant Ecology*, 213:685-693.
- Galitzki, E.L., 2013. Germinação e estabelecimento de plântulas de *Dalbergia ecastophyllum* (L.) Taub. em duna frontal. 55 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Grombone-Guaratini, M. T., Jensen, R. C., Cardoso-Lopes, E. M. & Torres, L. M. B., 2009. Allelopathic potential of *Aulonemia aristulata* (Döll) MacClure, a native bamboo of Atlantic Rain Forest. *Allelopathy Journal*, 24(1):183-190.
- Guimarães, T. B., 2006. Florística e fenologia reprodutiva de plantas vasculares na restinga do Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC, Florianópolis. 107f. *Dissertação* (Mestrado em Biologia Vegetal), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Hart, T.B., 1990. Monospecific dominance in tropical rain forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 5:6-10.
- Hart, T.B.; Hart, J.A. & Murphy, P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133:613-633.
- He, Q., Bertness, M. D. & Altieri, A. H., 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16:695-706.
- Hesp, P.A., 2004. Coastal dunes in the tropics and temperate regions: location, formation, morphology and vegetation process. In: Martínez, M. L., Psuty, N. P. (eds), *Coastal dunes – ecology and conservation*. Springer-Verlag, 29-49.
- Hillebrand, H., 2008. Dominance. In: Jorgensen, S.E. & Fath, B. (eds.) *Encyclopedia of ecology*, five-volume. Elsevier Science, v.1.
- Isermann, M., 2008. Expansion of *Rosa rugosa* and *Hippophae rhamnoides* in coastal grey dunes: Effects at different spatial scales. *Flora*, 203:273-280.
- Isermann, M., Diekmann, M. & Heemann, S., 2007. Effects of the expansion by *Hippophae rhamnoides* on plant species richness in coastal dunes. *Applied Vegetation Science*, 10:33-42.
- Jones, C.G., Lawton, J. H. & Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69:373-386.

- Jones, C.G., Lawton, J. H. & Shachak, M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78(7):1946-1957.
- Kato-Naguchi, H., Saito, Y. & Suenaga, K., 2012. Involvement of allelopathy in the establishment of pure colony of *Dicranopteris linearis*. *Plant Ecology*, 213:1937-1944.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3:157-164.
- Kollmann, J., Frederiksen, L., Vestergaard, P. & Bruun, H. H., 2007. Limiting factors for seedling emergence and establishment of the invasive non-native *Rosa rugosa* in a coastal dune system, *Biological Invasions*, 9:31-42.
- Koyama, A. & Tsuyuzaki, S., 2013. Facilitation by tussock-forming species on seedling establishment collapses in an extreme drought year in a post-mined Sphagnum peatland. *Journal of Vegetation Science*, 24(3):473-483.
- Kraft, J.B. et al., 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29:592-599.
- Laycock, W.A., 1991 Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 44:427-33.
- Lett, M. S. & Knapp, A.K., 2005. Woody plant encroachment and removal in mesic grassland: production and composition responses of herbaceous vegetation. *American Midland Naturalist*, 153:217-231.
- Lönnerberg, K. & Eriksson, O., 2013. Rules of the seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos*, 122:1080-1084.
- Maestre, F.T. & Cortina, J., 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings Royal Society London B*, 271, S331-S333.
- Maestre, F.T., Bowker, M. A., Puche, M. D., Hinojosa, M. B., Martinez, I., Garcia-Palacios, P., Castillo, A. P., Soliveres, S., Luzuriaga, A. L., Sanchez, A. M., Carreira, J.A., Gallardo, A. & Escudero, A. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semiarid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12:930-941.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., 256p.
- Mallik, A.U. Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry. 2008. IN: Zeng, R.S.; Mallik, A.U., Luo, S. (Eds), *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*, Springer, p.25-38.
- Maraschin-Silva, F. & Aquila, M. E. A. 2005. Potencial alelopático de *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. *Iheringia*, 60(1):91-98.
- Marchante, E., Kjølner, A., Struwe, S. & Freitas, F., 2008. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology*, 40:210-217.

- Martínez, M.L., 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168:333-345.
- McPherson, J.K.; Chou, C.H. & Muller, C.H. 1971. Allelopathic constituents of the chaparral shrub *Adenostoma fasciculatum*. *Phytochemistry*, 10:2925-2933.
- Michalet, R., 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? *New Phytologist*, 169:3-6.
- Miriti, M.N., 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94:973-979.
- Mortimer, S.R., Turner, A.J., Brown, V.K., Fuller, R.J., Good, J.E. G., Bell, S.A., Stevens, P.A., Norris, D., Bayfield, N. & Ward, L. K. 2000. *The nature conservation value of scrub in Britain*. JNCC Report 308, 191 p.
- Nascimento, M.C.; Alcantara, S.F.; Haddad, C.R.B.; & Martins, F.R., 2007 Allelopathic potential of *Pouteria torta* (Mart.) Radlk., a species of the Brazilian cerrado. *Allelopathy Journal*, 20(2):279-286.
- Nascimento, M.T., Cunha, C.N., 1989. Estrutura e composição florística de um cambarazal no pantanal de Poconé-MT. *Acta Botânica Brasílica*, 3(1):3-23.
- Oliveira, S.C.C., Ferreira, A.G. & Borghetti, E.F., 2004. Efeito alelopático de folhas de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae) na germinação e crescimento de *Sesamum indicum* L. (Pedaliaceae) sob diferentes temperaturas. *Acta Botanica Brasilica*, 18(3):401-406.
- Peguero, G., Lanuza, O.R., Savé, R. & Espelta, J.M., 2012. Allelopathic potential of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula* Benth.: inhibition of seedling establishment exceeds facilitation under tree canopies. *Plant Ecology*, 213:1945-1953.
- Peh, K.S.H., 2009. The relationship between species diversity and ecosystem function in low- and high-diversity Tropical African Forests. 218f. *Tese* (Doctor of Philosophy), The University of Leeds School of Geography.
- Peh, K.S.H., Lewis, S.L. & Lloyd, J., 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology*, 99:891-898.
- Peixoto, J.R., 2005. Análise morfossedimentar da Praia do Santinho e sua relação com a estrutura e dinâmica da vegetação “pioneira” da duna frontal, ilha de Santa Catarina, SC, Brasil. 2005. 76 f. *Dissertação* (Mestrado em Geografia), Programa de Pós-Graduação em Geografia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Petranka, J.W., & McPherson, J.K. 1979. The role of *Rhus copallina* in the dynamics of the forest-prairie ecotone in North-Central Oklahoma. *Ecology*, 60(5):956-965.
- Pugnaire, F.I. & Lázaro, R., 2000. Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. *Annals of Botany*, 86:807-813.
- Ratajczak, Z., Nippert, J.B. & Collins, S.L., 2012. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*, 93(5):697-703.

- Ratajczak, Z., Nippert, J.B., Hartman, J.C. & Ocheltree, T.W., 2011. Positive feedbacks amplify rates of woody encroaching in mesic tallgrass prairie. *Ecosphere*, 2(11):1-14.
- Richards, P.W. 1996. *The Tropical Rain Forest*, (2<sup>a</sup> ed), Cambridge University Press, Cambridge.
- Richards; E.G. & Burningham, H., 2011. *Hippophae rhamnoides* on a coastal dune system: a thorny issue? *Journal of Coastal Conservation*, 15:73-85.
- Ruprecht, E. & Szabó, A., 2012. Grass litter is a natural seed trap in long-term undisturbed grassland. *Journal of Vegetation Science*, 23:495-504.
- Santos, S.L. & Válio, I. F. M., 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(1):89-92.
- Saur, E., Carcelle, S., Guezennec, S. & Rousteau, A., 2000. Note nodulation of legume species in wetlands of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Wetlands*, 20(4):730-734.
- Scarano, F.R., 1998. A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plants subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation. In: Scarano, F.R.; Franco, A.C.. (Org.). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Oecologia Brasiliensis*. Rio de Janeiro: Programa de Pós-Graduação em Ecologia, UFRJ, 4:177-193.
- Schoener, T.W., 1983 Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122:240-285.
- Shachak, M., Boeken, B., Groner, E., Kadmon, R., Lubin, Y., Meron, E., Ne'Eman, G., Perevolotsky, A., Shkedy, Y. & Ungar, E.D., 2008. Woody species as landscape modulators and their effect on biodiversity patterns. *BioScience*, 58(3):209-221.
- Shumway, S.W., 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.
- Shumway, S.W., 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 124:138-148.
- Souza, C.R.G., Hiruma, S. T., Sallun, A.E.M., Ribeiro, R.R., Sobrinho, A.M.A., 2008. *"Restinga": Conceitos e Empregos do Termo no Brasil e Implicações na Legislação Ambiental*. São Paulo: Instituto Geológico. 104p.
- Suding, K.N., Larson, J.R., Thorsos, E., Steltzer, H. & Bowman, W.D., 2004. Species effects on resource supply rates: do they influence competitive interactions? *Plant Ecology*, 175:47-58.
- Tielbörger, K. & Kadmon, R., 1997. Relationships between shrubs and annual communities in a sandy desert ecosystem: a three-year study. *Plant Ecology*, 130:191-201.
- Tilman, D., 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58:3-15.

- Torti, S.D., Coley, P.D. & Kursar, T.A., 2001. Causes and consequences of monodominant in tropical lowland forests. *The American Naturalist*, 57:141-153.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.C., Simberloff, D., 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10:1345-1351.
- Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, M.E., Huante, P., Toledo, J.R. & Barradas, V.L., 1990. Light beneath the litter in a Tropical Forest: effect on seed germination. *Ecology*, 71(5):1952-1958.
- Waechter, J.L., 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, série Botânica*, 33: 49-68.
- Wardle, D.A., Nilsson, M. C., Gallet, C. & Zackrisson, O., 1998. An ecosystem-level perspective of allelopathy. *Biological Reviews*, 73:305-319.
- Wilson, J.B. & Agnew, A.D.Q., 1992. Positive-feedback switches in plant communities. In: *Advances in Ecological Research*, Academic Press, v.23, p.263-336.
- Xiong, S. & Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 87(6):984-994.
- Zocche de Souza, P., 2010. Dinâmica espaço-temporal de *Dalbergia ecastaphyllum* (L.) Taub. em restinga no sul do Brasil. 118 f. *Dissertação* (Mestrado em Ecologia), Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

## Anexos

Anexo 1: Família, espécies e respectivas coberturas absolutas/m<sup>2</sup> (%) em área aberta adjacente (Ab) e áreas de manchas de *Dalbergia ecastaphyllum* (M) em dunas frontais, entre 2009 e 2013. Hábito herbáceo (H), subarbastivo (SA), arbóreo (A), trepadeira (T) e indeterminado (I).

Família	Espécie	Hábito	2009		2010		2011		2012		2013	
			A	M	A	M	A	M	A	M	A	M
<b>Polyodiaceae</b>	<i>Polypodium lepidopteris</i> (Langsd. & Fisch.) Kunze.	H		0,08		0,21		0,04		0,08	0,04	0,21
<b>Amaranthaceae</b>	<i>Alternanthera maritima</i> Mart.	H	2,83	2,29	3,71	3,50	5,38	7,00	5,71	5,71	9,08	9,25
	<i>Blutaparon portulacoides</i> (A.St.-Hil.) Mears	H	0,96	0,50	1,04	0,63	0,83	0,54	0,96	0,67	0,58	0,38
	<i>Chenopodium retusum</i> (Moq.) Juss. ex Moq.	H	0,08	0,04	0,25	0,17	0,42		1,33		0,75	
<b>Apocynaceae</b>	<i>Oxypetalum tomentosum</i> Wight ex Hook. & Arn.	H	0,42	0,54	1,67	0,96	1,54	1,08	1,46	0,75	1,58	0,92
<b>Araliaceae</b>	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	H	4,29	3,92	4,17	3,21	3,63	3,92	3,25	3,67	1,38	1,46
<b>Asteraceae</b>	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	H					1,6		0,6	0,8	2,0	
	<i>Baccharis radicans</i> DC.	H	0,75	0,21	0,54	0,04	0,79		0,67		1,38	
	<i>Conyza</i> sp.	SA	1,25	0,46	2,33	0,38	8,38	0,54	1,00	0,63	1,25	0,04
	<i>Gamochaeta americana</i> (Mill.) Wedd.	H	0,29	0,04	0,13		0,08				0,04	
	<i>Noticastrum malmei</i> Zardini	H	4,00	1,54	7,17	0,88	3,92	0,29	5,79	0,63	9,00	1,75
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	T				0,04						
	<i>Mikania</i> sp	T									0,04	0,33
	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	H	0,92	0,13	2,21	0,08	0,29		0,17	0,04		0,04
	<i>Senecio crassiflorus</i> (Poir.) DC.	H	8,58	0,75	2,96	0,46	2,83	0,42	2,17	0,75	4,67	1,79
	<i>Vernonia scorpioides</i> (Lam.) Pers.	SA	0,33	0,25	0,46	1,25	1,71	1,13	1,83	0,92	3,25	2,13
<b>Boraginaceae</b>	<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	A	0,08	0,04	1,04	0,08	0,67	0,17	0,92	0,25	2,29	0,79
<b>Calyceraceae</b>	<i>Acicarpha spathulata</i> R.Br.	H							0,04		0,6	
<b>Caryophyllaceae</b>	<i>Cardionema ramosissima</i> (Weinm.) A.Nelson & J.F.Macbr.	H	0,25		0,17	0,04	0,13		0,17			
<b>Convolvulaceae</b>	<i>Dichondra</i> sp.	H	0,08	0,04	0,17	0,42	0,04	0,29	0,21	0,21	0,08	0,13
	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	H	0,29	0,33	0,04		0,04				0,63	0,17
	<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	T	0,08	0,04					0,17	0,17	0,33	0,33

	<i>Ipomoea imperati</i> (Vahl) Griseb.	H	2,54	0,42	2,67	0,29	1,46	0,21	0,88	0,08	1,04	0,33
	<i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) R.Br.	H	1,88	0,21	0,21		0,04					
<b>Cucurbitaceae</b>	Cucurbitaceae 1	T	0,08	0,17	0,21	0,04	0,04	0,04	0,08	0,13		
	<i>Melothria fluminensis</i> Gardner	T	0,08	0,08		0,33	0,21	1,42	0,54	1,71	0,50	0,54
<b>Cyperaceae</b>	<i>Androtrichum trigynum</i> (Spreng.) H.Pfeiff.	H	0,25	0,04	0,33		0,17	0,04	0,46		1,38	
	<i>Killinga vaginata</i> Lam.	H	0,04	0,04	0,04		0,04					
	<i>Cyperus sesquiflorus</i> (Torr.) Mattf. & Kük.	H		0,04	0,08	0,08	0,04					
	<i>Remirea maritima</i> Aubl.	H	3,08	1,92	4,08	2,58	4,04	2,08	4,00	1,71	5,71	3,13
<b>Euphorbiaceae</b>	<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	SA	0,08		0,42	0,04	0,04					
	<i>Microstachys corniculata</i> (Vahl) Griseb.	SA	1,25	1,13	2,38	4,67	3,46	1,21	2,42	1,58	7,13	4,71
<b>Fabaceae</b>	<i>Canavalia rosea</i> (Sw.) DC.	H	0,54	0,21	0,63	0,88	2,17	0,75	0,58	1,04	1,54	1,54
<b>Fabaceae</b>	<i>Dalbergia ecastaphyllum</i> (L.) Taub.	A		74,6	21,71	74,79	36,08	76,08	28,42	62,54	45,88	74,04
	<i>Sophora tomentosa</i> L.	A	0,38	0,25	0,96	0,25	1,54	0,08	1,25	0,21	2,33	0,58
	<i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw.	SA			0,04						0,08	
<b>Myrtaceae</b>	<i>Eugenia uniflora</i> L.	A					0,04		0,04		0,33	
<b>Nyctaginaceae</b>	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	A						0,04		0,17	0,38	0,58
<b>Onagraceae</b>	<i>Oenothera mollissima</i> L.	SA	0,21	0,17	1,54		0,17		0,04		0,04	
<b>Orchidaceae</b>	<i>Epidendrum fulgens</i> Brongn.	SA	0,04		0,04	0,04	0,04	0,04	0,13	0,04	0,38	
<b>Passifloraceae</b>	<i>Passiflora</i> sp.	T							0,17	0,04	1,00	
<b>Plantaginaceae</b>	<i>Plantago</i> sp.	H							0,04	0,17	0,04	
<b>Poaceae</b>	<i>Cenchrus incertus</i> M.A.Curtis	H	0,42	0,54	0,75	0,21	0,17		0,92	0,04	1,29	0,21
	<i>Digitaria connivens</i> (Trin.) Henrard	H										0,08
	<i>Eustachys retusa</i> (Lag.) Kunth	H	0,04	0,38	0,50		0,50		0,04		0,29	
	<i>Ischaemum minus</i> J.Presl	H	0,63		1,08	0,17	0,79	0,04	1,13	0,42		0,33
	<i>Panicum racemosum</i> (P. Beauv.) Spreng.	H	0,08	0,13	2,42	0,08	1,83	0,21	1,67	0,88	1,08	0,46
	<i>Panicum sabulorum</i> Lam.	H									0,04	
	<i>Paspalum arenarium</i> Schrad.	H	0,13		0,04							
	<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	H	2,42	0,13	2,88	0,25	1,38	0,25	1,29	0,38	0,71	0,88
	<i>Schizachyrium microstachyum</i> (Desv. ex Ham.) Roseng., B.R. Arrill. & Izag.	H	0,04		0,04	0,17						
	<i>Spartina ciliata</i> Brongn.	H	22,08	5,33	18,50	3,42	19,29	4,13	13,79	2,08	9,75	3,25

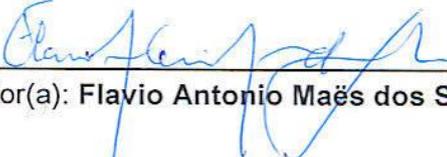
<b>Polygalaceae</b>	<i>Polygala cyparissias</i> A.St.-Hil. & Moq.	H	1,67	0,38	1,00	0,08	1,42		0,50			
<b>Primulaceae</b>	<i>Myrsine</i> .sp	A								0,04		0,04
<b>Sapindaceae</b>	<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	A		0,33	0,33		0,33	0,17			0,04	
<b>Smilacaceae</b>	<i>Smilax campestris</i> Griseb.	SA	1,63	0,33	0,38	0,50	0,33	0,83	0,42	0,83	0,67	0,63
<b>Solanaceae</b>	<i>Petunia littoralis</i> L.B.Sm. & Downs	H	0,54	0,25	0,42	0,13	0,83	0,04	0,67	0,13	0,63	0,17
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	H		0,04			0,25	0,13	0,33	0,13	0,04	0,33
<b>Indeterminada</b>	Indeterminada1	H			0,04							
	Indeterminada2	H										0,04
	Indeterminada3	H										0,04
<b>Cobertura total (sem <i>D. ecastaphyllum</i>)</b>			<b>65,63</b>	<b>23,71</b>	<b>70,04</b>	<b>26,54</b>	<b>72,92</b>	<b>27,13</b>	<b>57,83</b>	<b>27,04</b>	<b>75,38</b>	<b>37,58</b>
<b>Total de espécies novas (em relação a 2009)</b>					<b>4</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>4</b>
<b>Total de espécies eliminadas (em relação a 2009)</b>					<b>2</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>1</b>
<b>Total de espécies</b>			<b>41</b>	<b>40</b>	<b>44</b>	<b>36</b>	<b>44</b>	<b>30</b>	<b>41</b>	<b>35</b>	<b>44</b>	<b>35</b>

Profa. Dra. Rachel Meneguello  
Presidente  
Comissão Central de Pós-Graduação  
Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Efeitos de manchas monodominantes sobre organização e estrutura de comunidades vegetais em restinga subtropical**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 23 de agosto de 2016

Assinatura :   
Nome do(a) autor(a): **Polliana Zocche de Souza**  
RG n.º 4913373

Assinatura :   
Nome do(a) orientador(a): **Flavio Antonio Maes dos Santos**  
RG n.º 3384446



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
Universidade Estadual de Campinas  
Caixa Postal 6109. 13083-970, Campinas, SP, Brasil  
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



## DECLARAÇÃO

Em observância ao §5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada "*Efeitos de manchas monodominantes sobre organização e estrutura de comunidades vegetais em restinga subtropical*", desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: Polliana Zocche de Souza  
Nome do(a) aluno(a): Polliana Zocche de Souza

Assinatura: Flavio Antonio Maes dos Santos  
Nome do(a) orientador(a): Flavio Antonio Maes dos Santos

Data: 23 de agosto de 2016