

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS**

**Invasibilidade de *Hovenia dulcis* Thunberg (RHAMNACEAE) em  
Floresta Atlântica no sul do Brasil**

**ADELICIO MÜLLER**

**São Carlos – SP**  
**2015**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

**Invasibilidade de *Hovenia dulcis* Thunberg (RHAMNACEAE) em  
Floresta Atlântica no sul do Brasil**

ADELICIO MÜLLER

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de  
Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade  
Federal de São Carlos, como parte dos requisitos  
para a obtenção do título de Doutor em Ciências.  
Orientador: Prof. Dr. Jose Salatiel Rodrigues Pires  
Coorientador: Prof. Dr. Jean Carlos Budke

São Carlos - SP  
2015

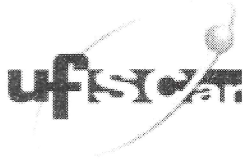
**Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da  
Biblioteca Comunitária/UFSCar**

M958ih Müller, Adelcio.  
Invasibilidade de *Hovenia dulcis* Thunberg (Rhamnaceae)  
em Floresta Atlântica no sul do Brasil / Adelcio Müller. -- São  
Carlos : UFSCar, 2015.  
76 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos,  
2015.

1. Invasão biológica. 2. Abertura do dossel. 3.  
Serapilheira. 4. Fragmentação florestal. 5. Floresta Atlântica.  
I. Título.

CDD: 574.5223 (20<sup>a</sup>)

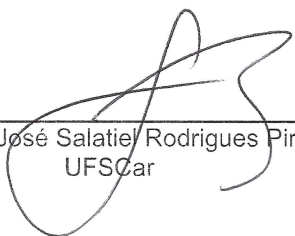


UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

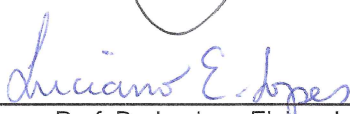
Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado do candidato Adécio Muller, realizada em 13/03/2015:



---

Prof. Dr. José Salatiel Rodrigues Pires  
UFSCar



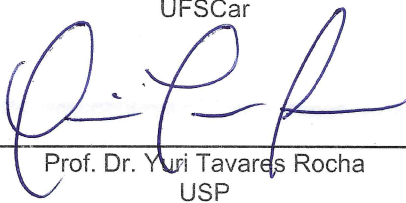
---

Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes  
UFSCar




---

Prof. Dr. Rodolfo Antônio de Figueiredo  
UFSCar



---

Prof. Dr. Yuri Tavares Rocha  
USP



---

Prof. Dr. Vanderlei Secretti Decian  
URI

Salvar a natureza é mais do que um dever do ser humano,  
é um favor a ele mesmo.

*Dedico este trabalho a meus pais,*

*Luiz e Idalina!*

## AGRADECIMENTOS

Ao meu Orientador e Amigo Prof. Dr. José Salatiel Rodrigues Pires, pela orientação, amizade durante esse trabalho. Pelo companheirismo e por partilhar desse momento.

Ao meu Coorientador Prof. Dr. Jean Carlos Budke da Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI - Erechim, pela amizade e orientação, pelo auxílio nas análises e redação dos artigos e da tese, pelas leituras e todas as sugestões que enriqueceram essa pesquisa.

Ao coorientador/supervisor Dr. Ramiro Osciell Bustamante Araya pela amizade, apoio, dicas, análises, bienvenidas, pelo acolhimento em seu país, fazendo-me sentir em casa durante meu estágio de doutorado sanduíche na Universidad de Chile. Minha gratidão!

Ao professor Dr. Luis Alejandro Morales Salinas da Universidad de Chile pela amizade, dicas e imprescindível ajuda nas análises estatísticas.

Ao grande amigo Fernando Antônio Bataghin, pela amizade sincera e pela fundamental ajuda no trabalho de campo.

Ao grande amigo, Ederlan Magri, parceiro de breja, orientado/desorientado pela fundamental e imprescindível ajuda no campo.

Aos meus pais, Luiz e Idalina Muller, pela compreensão, amor e apoio incondicional que sempre me deram.

A meu Avô Ângelo (*In memoriam*), minha avó Luiza, meu tio Hilários e sua esposa Adriana, a meu primo Flávio, pelo apoio e incentivo à minha realização.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pelo apoio financeiro

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Pessoal – CAPES, pelo apoio financeiro por meio do Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE).

A ECOPEF - Equipe Co-Gestora do parque Estadual Fritz Plaumann, por contribuírem com essa pesquisa.

A FATMA - Fundação do Meio Ambiente do estado de Santa Catarina por possibilitar a realização da pesquisa no parque e na sua zona de entorno.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais em nome de seu coordenador Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes.

A minha noiva Janaina Rodrigues da Silva, por me suportar e me dar apoio incondicional durante esta importante fase de minha vida.

Aos proprietários das áreas de estudo, a família Bertussi, seu Olímpio, seu Sebastião e dona Lourdes, seu Tino e esposa, Carçoço, a família Mitzekoski, a família Tramontina, obrigado a todos!

Aos meus amigos e colegas de laboratório na URI, Giamarco, Elivane, Tanise, Thiely, Claudenice, Fernanda, Camila, Marcela e Ivan por permitirem partilhar de momentos sempre divertidos. Pelo apoio, especialmente na fase final desse trabalho.

Aos meus amigos e colegas laboratório na UFSCar, Rubin, Leite, Rafael, Pavel, Chiba, Talita, Raquel, Mel, Leandro, Marta, Sidnei, Ângela, Lizi, Simoni, Osmar, Adriana, Luizinho, entre tantos que cooperaram com minha formação pessoal/profissional, pela amizade, companheirismo, discussões sobre ecologia e a convivência nos botecos da vida. Obrigado!

Aos amigos e colegas de laboratório durante o período que estive em Santiago, Kike, Andrés, Francisco, Gustavo, Esteban, Sandra, Mario, Sebastian, Milen, Jael, Gloria, Jenniee, Verónica, Loreto! Gracias Amigos!

Aos colegas do LAPA/DCAm - Adriana, Adrianinha, Vitor, Fernando, Salatiel, Martha, Sidnei, Du, Rose, Ângela, Zé Eduardo, Lizi, Luciano, Yuri, Sonia, Maranhão, Renata, Érica, Celso, Juliano, Ana Flávia, Luizinho e Osmar.

Ao Pessoal da Secretaria de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN-UFSCar), especialmente ao João e Roseli.

Aos amigos Marcus Lanner Vieira e Gustavo Sinon e ao professor Juliano Morales de Oliveira da Universidade do Vale do Rio dos Sinos – UNISINOS – São Leopoldo – RS, pelo imprescindível apoio, paciência e colaboração durante minha estadia naquela cidade a fim de me ensinarem como secar, fixar, lixar e contar os anéis de crescimento.

E a essa maravilhosa Universidade que me acolheu durante estes maravilhosos seis anos da minha gratificante história acadêmica vivida em São Carlos.



## SUMÁRIO

Resumo .....	1
Abstract .....	2
Introdução geral .....	3
As invasões biológicas na américa do sul: contexto histórico e atual .....	10
Impactos da introdução de espécies não nativas e invasão biológica .....	10
Hipóteses em ecologia de invasões biológicas .....	11
Hipóteses das novas “armas” .....	12
Hipótese da resistência biótica .....	12
Hipótese da regra dos 10% .....	13
Hipótese da liberação de inimigos naturais .....	14
Hipótese da pressão de propágulos .....	14
Invasões Biológicas e Conservação da Biodiversidade .....	15
O caso da <i>Hovenia dulcis</i> , uma espécie arbórea altamente invasora .....	20
Referência bibliográficas .....	23
CAPÍTULO I .....	32
<b>Espessura de serapilheira e a abertura do dossel são primordiais para a invasão de <i>Hovenia dulcis</i> Thunberg na Floresta Atlântica subtropical .....</b>	<b>33</b>
Resumo .....	33
Abstract .....	34
Introdução .....	35
Material e Métodos .....	37
Descrição da área de Estudo .....	37
Tempo de Colonização .....	39
Variáveis Dependentes .....	40
Variáveis de sítio .....	40
Análise de Dados .....	40

Resultados .....	42
Tempo de colonização como variável preditora para a abundância de <i>Hovenia dulcis</i> .....	42
Importância das variáveis de sítio para explicar a abundância de <i>Hovenia dulcis</i> .....	43
Discussão .....	44
Agradecimentos .....	46
Referências Bibliográficas .....	46
<b>CAPÍTULO II .....</b>	<b>50</b>
<b>Remoção da serapilheira e proximidade de matrizes adultas influenciam no recrutamento de plântulas de <i>Hovenia dulcis</i> Thunberg na floresta Atlântica subtropical.....</b>	<b>51</b>
Resumo .....	51
Abstract .....	52
Introdução .....	53
Material e Métodos .....	56
Área de estudo e amostragem .....	56
Tempo de colonização.....	58
Avaliação da chuva de sementes .....	59
Efeito da serapilheira sobre o estabelecimento de plântulas .....	59
Demarcação e acompanhamento do experimento .....	61
Avaliação da Abertura do Dossel .....	62
Montagem dos coletores de sementes .....	62
Análise de Dados .....	63
Resultados .....	64
Discussão .....	67
Conclusões .....	70

Agradecimentos .....	72
Referências Bibliográficas .....	72

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Gráfico representando um grande paradoxo da invasão: existência de relação positiva entre diversidade nativa e de invasoras em grandes escalas mas com relação inversa em pequenas escalas (Modificado de Shea e Chesson, 2002) ..... 13
- Figura 2: Representação das barreiras em que uma espécie necessita atravessar até se tornar invasora, sendo que, a cada barreira somente 10% das espécies conseguem superá-la (Modificado de Richardson et al., 2000) ..... 14
- Figura 3: Fotos de uma árvore adulta de *Hovenia dulcis* (esquerda), dos botões florais (direita superior) e do pedúnculo carnosos com cápsulas secas nas extremidades, as quais contêm as sementes (direita inferior) ..... 23
- Figura 4: Localização geográfica e representação dos 10 remanescentes florestais estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil ..... 38
- Figura 5: Imagem de parte de um cilindro do troco de um indivíduo de *Hovenia dulcis* sendo perceptível a presença dos anéis de crescimento e as células do xilema ..... 39
- Figura 6: Relação entre abundância de regenerantes de *Hovenia dulcis* e idade das plantas-mãe (fundadoras das subpopulações) para as 250 subpopulações estudadas no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil ..... 42
- Figura 7: Variação de idade das plantas-mãe nos 10 remanescentes florestais estudados (em ordem crescente de tamanho) no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil..... 42
- Figura 8: Correlação entre a abundância de *Hovenia dulcis* observada e a estimada a partir de uma Regressão Geograficamente Ponderada (RGP), considerando as variáveis espessura da serapilheira e abertura do dossel para as 250 subpopulações estudadas no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil..... 43
- Figura 9: Abundância de regenerantes entre as subpopulações de cada um dos 10 remanescentes estudados (em ordem crescente de tamanho) no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil ..... 44
- Figura 10: Localização geográfica e representação dos 8 remanescentes florestais estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil ..... 57
- Figura 11: Imagem de parte de um cilindro do tronco de um indivíduo de *Hovenia dulcis* sendo perceptível a presença dos anéis de crescimento e as células do xilema ..... 58
- Figura 12: Esquema da montagem das parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil. A Parcela 1 foi montada a partir do limite da projeção da copa (diâmetro) para o interior da mesma; A Parcela 2 foi montada na distância a partir do dobro do diâmetro da copa; Ambas parcelas foram montadas na mesma direção..... 60
- Figura 13: Demarcação das parcelas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil..... 61

Figura 14: Tomada de dados realizados nas 64 parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil .....	61
Figura 15: À esquerda representação de foto para avaliar abertura do dossel. À direita lente olho de peixe a qual acoplada a uma câmera digital tipo reflex para a tomada das fotos.....	62
Figura 16: À esquerda imagem original tomada para cada uma das 64 parcelas avaliadas e à direita a mesma imagem após ser tratada no programa Gap Light Analyzer® .....	62
Figura 17: Demarcação das parcelas para a coleta da chuva de sementes e cada uma das 32 parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.....	63
Figura 18: Regressão do número de plântulas estabelecidas por parcela pelo número total de sementes em cada uma das 32 parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.....	64
Figura 19: Germinação e mortalidade nos tratamentos (A) sob a copa da planta mãe sem remoção; (B) sob a copa da planta mãe com remoção; (C) distante da copa da planta mãe sem remoção; e (D) distante da copa da planta mãe com remoção, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil .....	65
Figura 20: Regressão do número de plântulas estabelecidas por parcela pela abertura do dossel em cada uma das 64 parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil .....	66
Figura 21: Sobrevivência (total de germinadas menos o total de mortas) de plântulas ao longo do período de coletas em cada um dos quatro tratamentos (sob a copa da planta mãe sem remoção; sob a copa da planta mãe com remoção; distante da copa da planta mãe sem remoção; e distante da copa da planta mãe com remoção), nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.....	66
Figura 22: Foto de aviário onde foi usado <i>Hovenia dulcis</i> para sombreamento. Nota-se que esta foto foi tomada no período de inverno, quando caem todas as folhas.....	71

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Variáveis dos 10 remanescentes estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.....	40
Tabela 2: Média das variáveis das 25 subpopulações avaliadas em cada um dos 10 remanescentes estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.....	41
Tabela 3: Valores de regressão entre o número de sementes/m <sup>2</sup> e variáveis das plantas mãe e do ambiente em cada uma das 48 parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil .....	62

## RESUMO

As invasões biológicas são uma das maiores ameaças a conservação da biodiversidade, muitos estudos têm sido conduzidos a fim de responder porque alguns ecossistemas são mais invadidos que outros. A abertura do dossel e a espessura da serapilheira podem ser dois dos principais fatores que influenciam a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas de espécies arbóreas. A *Hovenia dulcis* é uma espécie arbórea largamente difundida no Sul do Brasil, apresentando regeneração natural intensa. Existem relatos de invasão desta espécie na grande maioria das formações florestais naturais da Região Sul do Brasil, sendo considerada uma das principais espécies exóticas com ocorrência em áreas florestais naturais nesta região. Este estudo teve como objetivos avaliar se o tempo de colonização da espécie nos remanescentes é relevante para o processo de invasão; se a espessura da serapilheira e a abertura do dossel são importantes em prever a abundância de *H. dulcis*. Experimentalmente, avaliou-se quais fatores estão relacionados com a pressão de propágulos; se a pressão de propágulos está relacionada com a abundância de plântulas; se a serapilheira e a abertura do dossel estão relacionadas com as variações no recrutamento de plântulas; e, se a sobrevivência e o recrutamento de plântulas variam entre os tratamentos sob e distante da copa da planta mãe. Para avaliarmos a importância do tempo de residência e das variáveis de sítio sobre as variações na abundância de *H. dulcis* avaliamos 25 subpopulações em dez remanescentes florestais, totalizando 250 subpopulações. Para o estudo experimental, em oito remanescentes, elegeu-se quatro subpopulações (plantas mãe) cada, totalizando 32 subpopulações. Em cada subpopulação demarcamos uma parcela de 1m<sup>2</sup> na porção final do raio da copa da planta mãe para o interior e outra, na mesma direção, no dobro do raio da copa. Em cada remanescente em duas subpopulações removeu-se toda a serapilheira das parcelas e nas outras duas apenas demarcamos as mesmas. Acompanhou-se o experimento ao longo de um período de oito meses. Verificou-se que o tempo de colonização da *H. dulcis* nos remanescentes florestais não foi importante para prever a abundância de plântulas e juvenis. Variações espaciais na espessura da serapilheira e na abertura do dossel explicaram grande parte das variações na abundância de *H. dulcis*. Este estudo rejeitou a hipótese de que a pressão de propágulos está relacionada com a abundância de plântulas de *H. dulcis*. Da mesma forma, mostrou que a abertura do dossel não está relacionada com a abundância da espécie. A germinação se mostrou totalmente independente da remoção ou não da serapilheira. Entretanto, mostrou que a copa das plantas mãe exerce uma influência sobre a sobrevivência de plântulas, tanto nos tratamentos com ou sem serapilheira. Verificou-se que a remoção da serapilheira aumenta significativamente o recrutamento de plântulas em ambientes sem a influência de indivíduos adultos de *H. dulcis*, mostrando, desta forma, que os distúrbios de diferentes origens são fundamentais para a colonização inicial da espécie. Existem evidências que a presença de indivíduos adultos da espécie facilita o estabelecimento de suas plântulas, independente da presença ou não da serapilheira.

**Palavras chave:** Abertura do dossel, Espessura da serapilheira, Fragmentação florestal, Floresta Atlântica, Invasões biológicas.

## ABSTRACT

Biological invasions are a major threat to biodiversity conservation, and many studies have been conducted to give an answer to why some ecosystems are more invaded than others. Canopy openness and the litter thickness may be two of the factors to drive the seed germination and establishment of seedling of tree species. *Hovenia dulcis* is a tree widely distributed in southern Brazil, with intense natural regeneration. It has been reported to be dominant in many natural forests in the southern area of Brazil, where it is considered one of the main exotic species with occurrence in natural forest in this region. This research has the aim to assess whether the colonization time of the species on the remnants is relevant for the invasion process, and if the thickness of the litter and the openness of the canopy are important to forecast the abundance of the *H. dulcis*. We experimentally addressed which factors are related to the propagule pressure; if the propagule pressure is related to the seedling abundance, if the litter and the canopy openness are associated with the variation on the seedling recruitment; and whether survival and seedling recruitment vary between the treatments under and distant from the mother plant crown. To evaluate the importance of the residence time and the place variables upon the abundance variation of *H. dulcis* we assessed 25 subpopulations in ten forest remnants, totaling 250 subpopulations. For the trial study in eight remnants, four subpopulations (mother plants) were chosen in each of the eight, totaling 32 subpopulations. In each subpopulation, we delimited a 1m<sup>2</sup> plot at the final plot of the mother plant crown, and another at the same direction at a distant twice the crown radius. In each remnant from two subpopulations it has been removed all litter from the plot and the others have just been marked. This experiment was followed for an eight-month period. It has been checked that the *H. dulcis* colonization time on the forest remnants was not important to forecast the abundance of seedlings and juveniles. Spatial variations on litter thickness and canopy openness explained most part of the *H. dulcis* abundance variation. This research has rejected the hypothesis that the propagule pressure is related to the *H. dulcis* seedlings abundance. It also showed that the canopy openness is not related with the abundance of the species. The germination has shown total independence from the extraction of the litter. Nonetheless, it has showed that the mother plant crown exert influence upon the survival of the seedlings, on treatments with or without litter. It has checked that the removal of litter increase significantly the recruitment of seedlings on environments without the influence of adults individuals of *H. dulcis*, thus showing that the disorders from different origins are fundamental for the initial colonization of the species. There are evidences that the presence of adults individuals of the species favor the establishment of its seedlings, regardless the presence of litter.

**Keywords:** Canopy openness, Litter layer, Forest fragmentation, Atlantic Forest, Biological invasions,



# **I – INTRODUÇÃO GERAL**

## INTRODUÇÃO GERAL

Invasões biológicas e alterações na paisagem são responsáveis por grande parte da perda da biodiversidade global, afetando-a tanto independentemente quanto sinergicamente (DIDHAM et al., 2007). Por exemplo, mudanças no uso da terra derivado de atividades humanas podem facilitar invasões de plantas no entorno de habitats naturais porque facilitam e ampliam o acesso humano, aumentando o grau e número de distúrbios, os quais favorecem o estabelecimento de espécies invasoras (HOBBS e HUENNEKE, 1992; GUIRADO et al., 2006). Consideráveis esforços de pesquisa têm sido dedicados para melhorar a nossa compreensão das propriedades que tornam algumas espécies mais invasoras que outras, os fatores que promovem a invasão em diferentes ecossistemas e como estes aspectos interagem (RICHARDSON e PYŠEK, 2006).

As invasões de plantas introduzidas em comunidades naturais constituem umas das maiores ameaças à conservação da biodiversidade, causando mais extinções de espécies que as mudanças climáticas (HEYWOOD, 1989; CDB, 2010). Algumas invasões biológicas causam alterações nos processos destes ecossistemas conduzindo a mudanças tanto estruturais quanto funcionais (D'ANTONIO e VITOUSEK, 1992). O impacto das espécies invasoras tem sido amplamente reconhecido há décadas (ELTON, 1958; LODGE, 1993; SIMBERLOFF, 1996) as quais são vistas atualmente como um componente significativo das mudanças globais (VITOUSEK et al., 1996). Severos impactos econômicos destas espécies são evidentes; o custo das espécies invasoras é estimado em bilhões de dólares anualmente (PIMENTEL et al., 2000).

A habilidade competitiva é outra característica que pode conferir vantagens as espécies invasoras durante o estabelecimento. Muitos estudos têm documentado que as espécies invasoras possuem maior capacidade para explorar os recursos locais, quando comparados com as espécies nativas (MELGOZA et al., 1990; KUPFERBERG, 1997; HOLWAY, 1999; BYERS, 2000) ou quando comparada com espécies introduzidas não invasoras (THÉBAUD et al., 1996). As diferenças entre as espécies competidoras (exóticas) e as nativas locais podem influenciar no sucesso e na capacidade do invasor dominar a comunidade (SAKAI et al., 2001).

Invasões biológicas em regiões distantes de seu habitat nativo são uma consequência de um componente espacial, geralmente subvalorizado quanto às mudanças ambientais globais: a quebra de barreiras biogeográficas para a dispersão de espécies causada pelo homem (D'ANTONIO e VITOUSEK, 1992). A atividade antrópica move espécies de um lugar para outro acidentalmente ou deliberadamente, e o faz, atualmente, em taxas sem precedentes nos últimos dez milhões de anos. Como resultado, *taxas* que evoluíram totalmente isolados são

forçados ao contato em um determinado período de tempo evolutivo (D'ANTONIO e VITOUSEK, 1992).

A propagação de espécies invasoras pode ocorrer mais rapidamente em paisagens fragmentadas. A fragmentação pode aumentar o hábitat da espécie invasora e ao mesmo tempo impedir a evolução adaptativa das espécies nativas em resposta a estas espécies invasoras, aumentando assim, a susceptibilidade da comunidade a invasão (SAKAI et al., 2001). O padrão da paisagem – arranjo específico dos distúrbios no espaço – podem, de fato, serem importantes para predizerem a taxa de propagação da invasão (WITH, 2004).

Existem várias razões pelas quais a perda de hábitat e a fragmentação podem aumentar a propagação de espécies invasoras. Atividades antrópicas são os principais impulsionadores da mudança do uso da terra e tem sido de forma direta ou indiretamente responsáveis pelo transporte de espécies além de seu ambiente nativo. O uso da terra por atividades humanas pode, assim, aumentar a invasibilidade em comunidades ecológicas. A fragmentação é caracterizada como um distúrbio em nível de paisagem e este distúrbio é reconhecido como um propulsor da propagação invasiva. Assim, a fragmentação aumenta a propagação de espécies invasoras e, desta forma, pode-se administrar as paisagens de modo a minimizar o risco da propagação das espécies invasoras (WITH, 2004).

Em áreas de intensa atividade agrícola, as florestas frequentemente são reduzidas a pequenas e isoladas "ilhas" em meio a uma matriz agrícola, muito contrastante com os fragmentos em relação aos níveis de isolamento, umidade e composição das espécies de plantas. Contudo, mudanças no uso da terra, especialmente em áreas abandonadas podem conduzir a distúrbios drásticos (MORON et al., 2009) e assim criar oportunidades para que as espécies exóticas se tornem invasoras (LENDA et al., 2012).

A invasão por espécies exóticas é considerada uma das maiores ameaças aos ambientes naturais uma vez que podem reduzir a biodiversidade e degradar a funcionalidade dos ecossistemas (PYŠEK e RICHARDSON, 2010). Os impactos da invasão não estão limitados ao ambiente natural, também incluem a sociedade humana. Bilhões de dólares são gastos todos os anos na tentativa de prevenir ou restaurar danos causados por espécies invasoras (PIMENTEL et al., 2005).

Padrões complexos da paisagem podem ser gerados por meio de um gradiente de disponibilidade de hábitat e pela severidade da fragmentação, porque muitas espécies invasoras, como plantas exóticas, distribuídas em áreas antropizadas onde o hábitat nativo foi modificado, estão relacionadas a disponibilidade de hábitat a qual é representada pela distribuição dos distúrbios no espaço (WITH, 2004). Desta forma, a probabilidade de propagação da invasão é

determinada pela disponibilidade hábitat favorável (áreas perturbadas), o que permite as espécies se espalharem (disseminarem) por toda a paisagem. O nível crítico de perturbação em que isso ocorre depende do padrão espacial da perturbação e as habilidades de dispersão das espécies (WITH, 2004).

A estrutura da paisagem pode afetar uma ou todas as fases do processo de invasão, embora a chegada de uma espécie exótica em uma paisagem, em geral resulta da introdução intencional ou acidental por seres humanos, a qual necessita superar as barreiras geográficas. O estabelecimento depende do sucesso da colonização, que pode ocorrer em função da pressão ou do número de propágulos introduzidos em uma localidade (RICHARDSON, 2000). O estabelecimento requer taxas de crescimento positivas da população invasora, as quais podem ser afetadas pela estrutura da paisagem, se as taxas vitais das populações nativas forem afetadas pela fragmentação (pelo aumento da competição, predação ou parasitismo). O movimento de organismos ou de seus vetores de dispersão pode ser afetada pelo arranjo espacial do hábitat ou dos recursos, e em combinação com os processos acima citados, os quais podem levar as populações espacialmente estruturadas a invadirem uma paisagem (GARCÍA et al., 2014).

Assim, o manejo da terra pode reduzir o risco de invasões e disseminação de espécies com capacidades limitadas de colonizar ambientes com pouca luz deve concentrar-se nas áreas mais impactadas pelo regime de distúrbios (WITH, 2004). Visto que, dispersão de espécies invasoras ocorre em um nível baixo de distúrbios quando as grandes perturbações estão aglomeradas na paisagem (WITH, 2004).

Se a espécie tem boa capacidade de dispersão, é capaz de atravessar as clareiras de hábitat impróprio (loais de hábitat não perturbado), então limiares críticos da invasão são alterados (WITH, 2004). Isto ocorre porque o padrão mais disperso de perturbação facilita a propagação da invasão, fornecendo "stepping stones" a dispersão de espécies (WITH, 2004).

As condições da paisagem, que geralmente favorecem a invasão (distribuição agregada de hábitat favorável a colonização e estabelecimento da população), parecem aumentar a invasibilidade das comunidades locais. Apesar de paisagens altamente invadidas, inicialmente, serem mais sensíveis a perturbações locais (invasão, extinção), elas, no entanto, são mais propensas a evoluir para além do limiar crítico da biodiversidade que comunidades melhor estruturadas, as quais são mais resistentes a tais distúrbios. Assim, as comunidades que tiveram origem em paisagens com hábitat ou distribuição de recursos irregulares podem ser mais resistentes à invasão, em oposição a comunidades menos estruturadas e mais homogêneas na distribuição dos recursos, onde as perturbações de grande escala levaram estes sistemas abaixo do limiar crítico da biodiversidade (WITH, 2004).

Comunidades com elevados níveis de perturbação podem aumentar a sua invasibilidade (HORVITZ et al., 1998), contudo, estudos recentes indicaram que a escala espacial de perturbação e diversidade de espécies locais são tão importantes como o grau de perturbação na compreensão da invasibilidade (LEVINE, 2000). Perturbações humanas em comunidades naturais podem ampliar o leque de características que levam ao sucesso na colonização e, portanto, aumentam a frequência de invasão em comunidades existentes (VITOUSEK et al., 1996). Hipóteses sobre a importância das introduções mediadas por humanos, alterações na qualidade do habitat e o aumento do número de traços que conferem vantagens ao estabelecimento de espécies invasoras poderiam ser testadas por meio de manipulações experimentais com espécies invasoras que estejam colonizando ativamente áreas naturais (SAKAI et al., 2001).

Poucas comunidades são impenetráveis à invasão por espécies exóticas (USHER, 1988; LODGE, 1993; GORDON, 1998) e as comunidades diferem na sua susceptibilidade à invasão, bem como nas respostas ecológicas e evolutivas para estas invasões. Dentro das comunidades, a invasibilidade é determinada pelas propriedades das espécies invasoras, das espécies nativas (habilidades competitivas, capacidade de resistir à perturbação) e da comunidade (LONSDALE, 1999). Uma espécie pode ser invasora porque partilha traços de resistência às espécies nativas ou, alternativamente, porque possui características diferentes das espécies nativas e, portanto, pode ocupar “nichos vazios” (MACK, 1996; LEVINE e D'ANTONIO, 1999).

A regeneração de plantas é afetada por vários fatores ambientais, tais como luz, temperatura, disponibilidade de água, nutrientes e serapilheira, entre os quais a luz (abertura do dossel) e a espessura da serapilheira podem ser dois dos principais fatores que influenciam a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas (SONOHAT et al., 2004; WEI et al., 2009). Por exemplo, a acumulação de uma quantidade massiva de serapilheira pode reduzir a emergência de plântulas por danos mecânicos (HOVSTAD e OHLSON, 2008). Além disso, a serapilheira de plantas pode afetar o crescimento de plântulas pela alteração na comunidade microbiana (ELGERSMA et al., 2012) ou alterando as condições de luz do habitat (KOYAMA e TSUYUZAKI, 2012). Adicionalmente, a camada de serapilheira pode afetar a germinação de sementes e o desenvolvimento das plântulas (HOLMGREN et al., 1997).

Geralmente maior quantidade de serapilheira independentemente do tipo da mesma ou solo acarretam menores taxas de germinação de sementes e crescimento de plântulas o que sugere que a serapilheira acumulada suprime a germinação e crescimento inicial, visto que, a serapilheira reduz a quantidade de luz disponível (FACELLI e PICKETT, 1991; JENSEN e

GUTEKUNST, 2003) e impede a extensão das raízes das plântulas através dela (FACELLI e PICKETT, 1991; JENSEN e GUTEKUNST, 2003).

Mudanças na quantidade de luz disponível no chão de uma floresta seja por abertura ou fechamento do dossel, têm substancial efeitos na dinâmica populacional de espécies exóticas. Desta forma, quantificar os efeitos da abertura ou fechamento do dossel na invasão de espécies arbóreas é particularmente importante para entender a dinâmica da invasão (HATA et al., 2006).

Segundo Qi et al. (2014), tanto a limitação de luz quanto a serapilheira resultam em um micro hábitat desfavorável, sendo os principais fatores que impedem o recrutamento de plântulas, sendo considerados, desta forma, mecanismos reguladores do recrutamento de plântulas.

A resposta da germinação das sementes à luz é significativamente associada com as características da semente, tais como o peso e o tamanho (SCHUTZ et al., 2002). A composição da serapilheira é outro fator que afeta a germinação e o estabelecimentos de plântulas (HATA et al., 2010; VALERA-BURGOS et al., 2012).

Alguns dos mais significativos impactos da invasão de espécies de plantas em sistemas naturais são o resultado da alteração dos processos naturais (EHRENFELD, 2010). Estes impactos frequentemente resultam no aumento da disponibilidade de nutrientes no sistema (EHRENFELD, 2003; LIAO et al., 2008). Um crescente grupo de pesquisadores sugerem que a decomposição da serapilheira interfere positivamente para a propagação de espécies de plantas invasoras (EPPINGA et al., 2011; CASTRO-DÍEZ, 2012).

A presença física da serapilheira pode inibir o estabelecimento de plântulas (FACELLI e PICKETT, 1991). Desta forma, muitas espécies de plantas requerem distúrbios na camada superficial do solo ou na camada de serapilheira orgânica para se estabelecerem (FACELLI e PICKETT, 1991).

Efeitos negativos da serapilheira são relatados devido a liberação de componentes tóxicos que agem diretamente nas raízes das plântulas, além disso, parecem inibir a decomposição microbiana (COQ et al., 2012). Adicionalmente Coq et al. (2012) demonstraram que este efeito inibitório é particularmente aparente no crescimento de plântulas de *Goupia spp.* em sua própria serapilheira mostrando que a camada da serapilheira pode representar um papel chave no estabelecimento e crescimento inicial de plântulas de espécies arbóreas. Hata et al. (2010) demonstraram que a acumulação de serapilheira suprime a germinação e o crescimento inicial. Sendo que a serapilheira pode reduzir a quantidade de luz disponível (JENSEN e GUTEKUNST, 2003) e fazer com que as plântulas tenham que aumentar a extensão do hypocótilo através da serapilheira (ROTUNDO e AGUIAR, 2005).

Hata et al. (2010), estudando o efeito da serapilheira sobre a germinação e o crescimento inicial de *Casuarina equisetifolia* concluíram que o principal fator inibitório não se trata do tipo de solo ou serapilheira, mas sim da quantidade de serapilheira acumulada. Além disso, a competição entre espécies é também afetada pela serapilheira, como a supressão de espécies anuais com sementes pequenas e, criar condições favoráveis para o estabelecimento de espécies perenes com sementes de grande porte (FACELLI e PICKETT, 1991).

Portanto, o mecanismo pelo qual a serapilheira exerce efeito sobre a germinação e estabelecimento de plântulas pode ser mecânico, ecológico ou químico (SAYER, 2006). Sobre a camada de serapilheira, pequenas sementes, que possuem alta dependência de luz podem não encontrar recursos suficientes requeridos para sua emergência. Para espécies que produzem sementes pequenas, as quais caem sobre a camada de serapilheira, a radícula pode não atravessar esta camada e alcançar solo, morrendo por dessecação (YEO et al., 2013).

O fator que é comumente limitante para a emergência de plântulas é a disponibilidade de luz, como as sementes de espécies pioneiras que necessitam de radiação nas bandas vermelha e infravermelho para germinarem (VÁZQUEZ-YANES, 1980). A formação de clareira pela queda de árvores é um importante mecanismo para a manutenção das populações, como as sementes no solo são expostas a condições de luz e umidade que são favoráveis para a germinação e estabelecimento (ORIAN, 1982; DENSLOW, 1987).

Portanto, diferentes condições de microsítio, tais como a quantidade e a espessura da serapilheira tendem a promover o sucesso no recrutamento de plântulas (ORIAN, 1982). Outros estudos experimentais demonstraram o efeito da remoção da serapilheira sobre a germinação de plântulas (DUPUY e CHAZDON, 2008; DIAS et al., 2011). A interação entre a quantidade de serapilheira e luz determinam o sucesso ou fracasso no recrutamento de plântulas (CONNELL e SLATYER, 1977), contudo, o resultado destes dois mecanismos dependem da história de vida e das características das espécies envolvidas (DUPUY e CHAZDON, 2008; SHIELS et al., 2010).

### **As invasões biológicas na América do Sul: contexto histórico e atual**

Vários naturalistas pioneiros do século XIX, como Charles Darwin, Alfred Russel Wallace, Alphonse de Candolle, Charles Lyell e Joseph Hooker, mencionaram algo sobre espécies invasoras em suas obras. Na primeira metade do século XX, Joseph Grinnell, Frank Egler, Herbert Baker, Carl Huffaker e outros ecólogos também publicaram importantes contribuições sobre espécies introduzidas e invasões. No entanto, o livro de Charles S. Elton (1958) é amplamente reconhecido como pedra fundamental na ecologia de invasões biológicas,

com mais citações do que qualquer outra publicação única sobre o tema na literatura (>1.500 citações na literatura internacional e continua a ser citado mais de 100 vezes por ano em média nos últimos dez anos) (RICHARDSON, 2011).

Invasões biológicas não são um problema novo na América do Sul. Há cerca de 3 milhões de anos, com o surgimento do istmo do Panamá que ligou a América do Norte e América Central com a América do sul, resultou em um grande intercâmbio de fauna de espécies silvestres. As consequências desse processo foi o declínio dos ungulados, grandes marsupiais carnívoros e também de aves sem voo. Entre 10 a 15 mil anos ocorreu a introdução do *Homo sapiens*, vindo da Ásia, o qual contribuiu com a extinção de uma série de espécies de mamíferos de grande porte. Mais recentemente, há cerca de 500 anos, ocorreu a chegada do *Homo sapiens* da Europa, trazendo como consequência a conversão de grandes áreas de florestas nativas em plantações agrícolas, e ainda trouxe doenças aos povos nativos do Brasil. Esses três fatores foram os grandes responsáveis por uma grande mudança na composição florística e de fauna na América do Sul (CROSBY, 1993; DEAN, 1996).

Hoje vivemos a quarta onda de contaminação biológica da América, que se resume a uma mistura de espécies em escala global (BRIGHT, 1998; MCNEELY et al., 2001).

A crescente dominação global por parte de um número relativamente pequeno de espécies ameaça acabar com a grande diversidade biológica do planeta, especialmente da América Latina, que abriga em seu território mais de 20% da biodiversidade mundial, além de abranger os ambientes mais conservados em âmbito mundial (GISP, 2005).

### **Impactos da introdução de espécies não nativas e invasão biológica**

Há décadas, a introdução de espécies vem sendo considerada por muitos autores como a segunda maior ameaça para a diversidade biológica mundial (superada apenas pela perda de habitat) (CLAVERO e GARCÍA-BERTHOU, 2005; DAVIS, 2009; SOULÉ, 1990; WILCOVE et al., 1998), com um vasto histórico de casos catastróficos e prejuízos ambientais e socioeconômicos (LOCKWOOD et al., 2007; VITULE et al., 2009; SIMBERLOFF, 2010; SIMBERLOFF e REJMÁNEK, 2011). Cabe aqui ressaltar que, em muitos dos casos, as introduções de espécies não nativas são inicialmente repletas de ‘desejáveis’ consequências. Entretanto, apesar das ‘boas intenções’, grande parte dessas introduções são mal planejadas e/ou só levam em consideração obtenção de lucro, aumento de produtividade ou outros tipos de benefícios restritos (VITULE et al., 2012), ignorando os prejuízos ambientais e as consequências futuras, especialmente a longo prazo. Nesse contexto, inúmeras introduções bem-intencionadas resultaram no chamado ‘efeito Frankenstein’ – introduções inicialmente



‘desejáveis’ causaram consequências indiretas graves e inesperadas, comumente negativas e irreversíveis (ELLIS et al., 2011; MOYLE e LIGHT, 1996). Assim, apesar de obviamente existir alguma porcentagem de efeitos ‘desejáveis’ ou impactos positivos relacionados à introdução de espécies não nativas (SCHLAEPFER et al., 2011), é necessário destacar que, até o presente momento, os registros indicam que a maioria dos impactos de introduções de espécies não nativas são negativos em balanços custo-benefício (LÖVEI et al., 2012). Além disso, podemos prever que o quadro atual não tende a se modificar em um futuro próximo, sendo que a descoberta de novos impactos negativos se amplificará nas próximas décadas, notoriamente em países em desenvolvimento.

### **Hipóteses em ecologia de invasões biológicas**

Em geral, os termos espécie introduzida, espécie exótica, espécie não nativa, espécie alóctone e variantes podem ser considerados sinônimos, apesar dos diferentes conceitos e formas de interpretação, por vezes problemáticos, confusos ou mesmo ineficientes em sua utilização (BLACKBURN et al., 2011), especialmente em algumas situações práticas (VITULE, 2009). Os termos citados denotam, de forma generalizada e simplificada que toda e qualquer espécie transportada pelo ser humano e solta, intencional ou acidentalmente, fora de sua área de distribuição ou ocorrência natural (FAO, 2006). Entretanto, uma definição mais acurada e prática, notoriamente do ponto de vista conservacionista, é: espécie, subespécie ou a menor subdivisão de um táxon identificável (incluindo-se ecótipos e divergências genéticas subpopulacionais) encontrada fora de sua área de distribuição natural e/ou histórica (atual ou precedente) ou de potencial dispersão, por exemplo, fora da área que ocupa naturalmente ou que poderia ocupar sem a interferência humana; incluindo-se qualquer parte, gameta ou propágulo da espécie que possa sobreviver e posteriormente se multiplicar e manter uma população viável durante um período mensurável (IUCN, 2006).

Portanto, uma introdução ‘indesejável’ pode ocorrer mesmo dentro de uma região biogeográfica, continente, bioma, bacia hidrográfica ou paisagem e, principalmente, dentro de uma mesma configuração geopolítica; por exemplo, no caso de organismos aquáticos continentais, uma introdução pode ocorrer de uma bacia hidrográfica ou sub-bacia (que pode cortar diferentes regiões geopolíticas) para outra, e mesmo entre ou dentro de trechos geograficamente próximos de uma bacia hidrográfica. Nesse sentido, é óbvio que as entidades biológicas ou organismos vivos não respeitam os limites geopolíticos estabelecidos pelo ser humano e que, na maioria das vezes, o ser humano não respeita as regiões biogeográficas

(ELTON, 1958), por exemplo, obras de engenharia e infraestrutura podem ter consequências ecológicas extremas, inexploradas e inesperadas (VITULE et al., 2012).

Dentro deste contexto, os inúmeros estudos realizados a fim de elucidar os processos ou características que fazem com que algumas espécies se tornem invasoras, enquanto a grande maioria não consegue transpor os obstáculos impostos sejam eles geográficos, bióticos ou abióticos. Desta forma, inúmeros pesquisadores vêm criando e aperfeiçoando hipóteses baseados nas características das espécies invasoras (invasividade) e/ou nas características da comunidade invadida (invasibilidade), buscando explicar quais destas características fazem com que algumas espécies se tornem invasoras e tantas outras sucumbam. Dentre estas hipóteses podemos destacar:

### **Hipótese das novas ‘armas’**

No hábitat exótico, espécies invasoras podem apresentar vantagens competitivas contra espécies nativas porque elas possuem “novas armas”, como por exemplo características que são novas para a comunidade nativa e, portanto, a afeta negativamente (CALLAWAY e ASCHEHOUG, 2000; CALLAWAY e RIDENOUR, 2004). Os primeiros exemplos de novas armas são os compostos bioquímicos em plantas, os quais apresentam efeitos alelopáticos. Entretanto, características em outros organismos também podem ser considerados como novas armas, por exemplo, substâncias tóxicas produzidas pelo sapos-cururus (*Bufo marinus*).

### **Hipótese da resistência biótica**

Esta hipótese afirma que ecossistemas com alta biodiversidade são mais resistentes a invasão que ecossistemas com baixa biodiversidade (ELTON, 1958; LEVINE e D’ANTONIO, 1999; LONSDALE, 1999; JESCHKE et al., 2012).

Esta hipótese tem sido empiricamente testada de múltiplas formas (JESCHKE, 2014). O teste mais comum é comparar a riqueza de espécies nativas com a riqueza de espécies exóticas, onde a última é usada como uma medida inversa da resistência biótica: alta riqueza de espécies exóticas indica baixa resistência (JESCHKE, 2014).

A hipótese da resistência biótica prediz que a riqueza de espécies nativas e exóticas são negativamente correlacionadas, mas um grande número de estudos publicados nos últimos anos encontrou resultados inversos a estes (JESCHKE, 2014). Para Stohlgren et al. (2006), a relação entre a riqueza de espécies nativa e exóticas é positiva em grandes escalas, sendo o inverso verdadeiro em pequenas escalas (Figura 1).

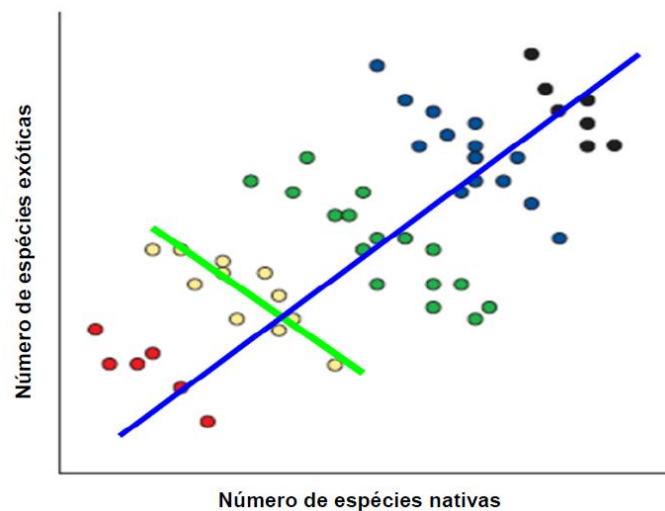


Figura 1: Gráfico representando um grande paradoxo da invasão: existência de relação positiva entre diversidade nativa e de invasoras em grandes escalas mas com relação inversa em pequenas escalas (Modificado de SHEA e CHESSON, 2002).

### Hipótese da regra dos 10%

Outra influente hipótese sobre o processo de invasão é a da regra dos 10%, a qual postula que aproximadamente 10% das espécies obtêm sucesso a cada passo do processo de invasão (Figura 2). Cerca de 10% das espécies transportadas para além do seu hábitat nativo são liberadas ou escapam para a natureza (elas são chamadas de espécies introduzidas ou casuais); cerca de 10% destas espécies introduzidas serão capazes de se estabelecer no novo hábitat (elas são chamadas de espécies naturalizadas); e cerca de 10% das espécies estabelecidas se tornarão espécies invasoras (WILLIAMSON e BROWN, 1986; WILLIAMSON, 1996; JESCHKE et al., 2012). Esta regra do final dos anos 1980 se tornou popular nos anos de 1990, quando o número de publicações em invasões biológicas começou a aumentar (RICHARDSON e PYŠEK, 2008).

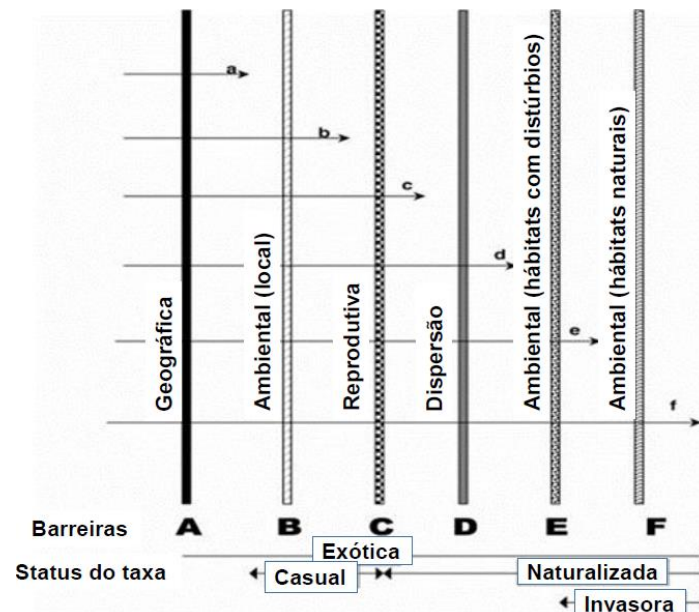


Figura 2: Representação das barreiras em que uma espécie necessita atravessar até se tornar invasora, sendo que, a cada barreira somente 10% das espécies conseguem superá-la (Modificado de RICHARDSON et al., 2000).

### Hipótese da liberação de inimigos naturais

De acordo com esta hipótese, a ausência de inimigos no habitat invadido (onde a espécie é exótica) é a causa do sucesso da invasão (MARON e VILÀ, 2001; KEANE e CRAWLEY, 2002; HEGER e JESCHKE, 2014). Embora Albert Thellung já tenha utilizado implicitamente esta hipótese em 1915 (KOWARIK e PYŠEK, 2012), a hipótese só ‘ganhou vida’ nas últimas duas décadas (JESCHKE, 2014).

### Hipótese da pressão de propágulos

A hipótese da pressão de propágulos postula que a alta pressão de propágulos é a causa do sucesso das invasões (LOCKWOOD et al., 2005; SIMBERLOFF, 2009). Tipicamente, a pressão de propágulos é tratada como sinônimo com *esforço de introdução* e considerada consistente com: (1) tamanho do propágulo que é o número médio de indivíduos envolvidos em um único evento de liberação; e (2) número de propágulos ou frequência que é o número médio de propágulos liberados por unidade de tempo (LOCKWOOD et al., 2005, 2009, 2013; BLACKBURN et al., 2009; SIMBERLOFF, 2009). Características de cada evento de liberação, tais como o número de propágulos e as atividades humanas (transporte intencional ou não intencional e liberação de espécies exóticas) representam um papel chave nas invasões biológicas (JESCHKE, 2014).

Apesar de haver outras tantas hipóteses em invasões biológicas, estas cinco representam uma visão ampla deste processo (RICHARDSON e PYŠEK, 2006; LOCKWOOD

et al., 2007; PYŠEK et al., 2008; BLACKBURN et al., 2009; CATFORD et al., 2009; MOLES et al., 2012). Uma delas foca no ecossistema o qual os invasores foram introduzidos (resistência biótica), outras duas focam nos próprios invasores (regra dos 10% e pressão de propágulos) e as demais (duas) focam na interação invasor-ecossistema (novas armas, liberação de inimigos naturais) (JESCHKE et al., 2012).

### **Invasões Biológicas e Conservação da Biodiversidade**

A humanidade e a natureza estão intimamente ligadas, contudo as pessoas estão vivendo dentro de um ‘paradoxo ambiental’ (RAUDSEPP-HEARNE et al., 2010): “o bem estar humano continua a crescer” (pelo menos para algumas pessoas), enquanto muitos indicadores do estado do ambiente, tais como o aumento do número e dos impactos das Espécies Exóticas Invasoras (EEI), continuam a aumentar (MCNEELY, 2013). Adicionalmente, Áreas protegidas (APs) continuam a se expandir, mas a biodiversidade continua a declinar enquanto as invasões pelas espécies exóticas atingem escalas epidêmicas (COX e UNDERWOOD, 2011). Razões que têm sido propostas para este paradoxo incluem um tempo para avaliar as respostas da biodiversidade às ações humanas e para as tecnologias que promovem uma dissociação da relação fundamental entre as pessoas e a natureza (MCNEELY, 2013). É irônico que o crescimento econômico tem tornado as pessoas mais dependentes da saúde dos ecossistemas, assim como suas ações frequentemente conduzem a invasões de espécies que causam mudanças nos ecossistemas de grande importância para a humanidade (GUO et al., 2010).

Atualmente é reconhecido que o planeta Terra está sendo afetado por uma combinação sem precedentes de mudanças ecológicas, socioeconômicas e institucional (UNDP 2003; MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Enquanto isso tem sido realizada uma breve revisão focada nas mudanças ecológicas sobre EEI, estas são estreitamente relacionadas com as mudanças socioeconômicas (tais como crescimento econômico, comércio global, demanda de energia, direitos humanos, padrões de consumo, padrões demográficos, padrões de produção e usos da terra) e mudanças institucionais (leis, regulamentações, inovações tecnológicas, governança, e assim por diante) (MCNEELY, 2013). Os vários tipos de mudanças globais não são variáveis independentes, certamente, eles interagem de modo complexo que não são sempre bem compreendidos e, em alguns casos, são dinâmicos (MCNEELY, 2013). Tais fatores são frequentemente consequências e guias destas mudanças, com feedback circular que pode acelerar ou desacelerar a propagação das EEI (MCNEELY, 2013). É importante também reconhecermos que os problemas das EEI são relatados em outras mudanças globais requerendo uma aproximação sistêmica que pelo menos reconheça estas conexões

(MCNEELY, 2013). Mudanças climáticas, por exemplo, podem levar a propagação de espécies invasoras, bem como afetar a distribuição de espécies nativas (HELLMANN et al., 2008).

A maior preocupação é que os ecossistemas estão se tornando cada vez mais homogêneos, sendo dominados por algumas espécies cosmopolitas, por outro lado, muitas espécies nativas, especialmente aquelas endêmicas de pequenas áreas declinam até a extinção (IUCN, 2012). Relativamente poucas espécies introduzidas causam problemas para os ecossistemas ou ao bem estar humano, entretanto, algumas espécies exóticas, quando introduzidas em novos habitats, são altamente destrutivas às espécies nativas, levando a drásticas mudanças nos ecossistemas (MCNEELY, 2013).

O comitê para a Convenção da Diversidade Biológica (CBD, 2010) está de acordo que as espécies invasoras que ameaçam ecossistemas, habitats ou espécies nativas podem ser controladas ou erradicadas, ou melhor, sua introdução pode ser prevenida (CBD article 8(h)). Tais espécies são consideradas ‘espécies exóticas invasoras’ e seu impacto é aumentado em função da globalização (MEYERSON e MOONEY, 2007); a substancial expansão do comércio ao longo das últimas décadas também proporcionaram muito mais oportunidades para as espécies se propagarem seja intencionalmente ou não (MCNEELY, 2013).

Prevenir a introdução e a colonização das espécies de plantas invasoras é um componente que deve ser integral e permanente no manejo de plantas em APs ao redor do mundo (MEYERSON e PYŠEK, 2013). Contudo, a exclusão completa das espécies indesejadas é reconhecida como uma meta improvável na maioria dos casos (REJMÁNEK e PITCAIRN, 2002). Além disso, a porosidade das bordas das APs tem sido bem documentada desde os primeiros esforços globais para avaliar as fontes de invasões nas mesmas (USHER, 1988).

Dada essa visão um tanto sombria, é oportuno perguntar se as tentativas de prevenção ainda são relevantes, valem a pena ou são mesmo possíveis (MEYERSON & PYŠEK, 2013). A prevenção é uma opção chave para o manejo, geralmente considerada mais eficaz do que a mitigação e recuperação após a invasão (PYŠEK e RICHARDSON, 2010). A prevenção foi identificada pela Convenção sobre a Diversidade Biológica em 2002 como a ação de gestão prioritária, com a detecção inicial, resposta rápida e possível erradicação e, quando a prevenção falha, o manejo de longo prazo deve ser a última opção (SIMBERLOFF et al., 2013). Geralmente, a prevenção é aplicável em diferentes estágios (PYŠEK e RICHARDSON, 2010; BLACKBURN et al., 2011), começando com a triagem e constritivas vias e vetores, interceptando a circulação nas fronteiras nacionais e avaliando os riscos resultantes do comércio internacional; estas abordagens repetidamente provaram ser eficazes na redução das pressões

de propágulos de potenciais invasores e salvar quantias substanciais de dinheiro às economias (SIMBERLOFF et al., 2013).

No entanto, precisamos desenvolver abordagens inovadoras para a prevenção de novas introduções e invasões e devemos continuar a trabalhar para erradicar invasões existentes, particularmente em APs que servem como repositórios para a nossa riqueza biológica global. Estas abordagens incluem diferentes estratégias existentes versus às a serem planejadas, gerenciando vias espacialmente e temporalmente, através do manejo de propágulos, da criação e gestão de zonas de amortecimento para reduzir a pressão de propágulos e redobrar nossos esforços para educar os milhões de visitantes anuais das APs em todo o mundo e aproveitar o seu entusiasmo para aumentar os esforços de prevenção (MEYERSON e PYŠEK, 2013).

Os esforços de prevenção podem ser baseados em abordagens voluntárias, os quais devem considerar abordagens regulatórias, por exemplo, abordar as atividades exercidas dentro das fronteiras da AP, ou em áreas do entorno, que poderiam causar um risco de introduções (silvicultura, pecuária, horticultura etc.).

Alertas precoces e respostas rápidas às novas invasões são pilares fundamentais para estratégias eficazes em APs podem de fato desempenhar um papel particularmente importante a este respeito (LOOPE, 2004). A este respeito APs precisam melhorar sua capacidade de fazer cumprir rapidamente uma gestão eficaz das espécies exóticas invasoras recém-chegadas, o mais cedo possível, após a sua introdução no território da AP. Detecção rápida e resposta rápida ainda podem ser bem sucedidas nos esforços de erradicação.

Para permitir a detecção precoce mais eficaz e com respostas mais rápidas, é necessário haver uma rede de trabalho coordenado com atividades de fiscalização e monitoramento, identificação de espécies, avaliação de riscos, compartilhamento de informação, e seleção e aplicação das respostas adequadas (GENOVESI et al., 2010). Desenvolver listas de alerta de possíveis novas espécies invasoras também pode ajudar em uma ação mais rápida e eficaz.

Avaliar invasões biológicas requer ação em todos os níveis, desde o local até o nível global. Regulamentos comerciais são importantes para a prevenção de invasões. Outra área em que é importante a cooperação em grande escala é a identificação de prioridades em termos de gestão de espécies exóticas invasoras, a fim de fazer melhor uso dos recursos disponíveis, estas prioridades devem de fato serem identificadas em escala nacional e em todas as áreas protegidas, sendo nelas baseada a decisão em uma rigorosa avaliação dos riscos.

Embora a quantificação dos impactos sobre as espécies, comunidades, paisagens, habitats, dinâmica e serviços dos ecossistemas seja difícil, mesmo com uma surpreendente quantidade de trabalho que tem sido conduzida em APs, em alguns casos, parecem irreversíveis,

mesmo que o invasor seja completamente removido (D'ANTONIO e MEYERSON 2002). Este tipo de informação é importante para ilustrar a gravidade dos problemas que podem ocorrer de forma mais ampla se EEIs não forem geridas de forma eficaz. Além disso, encontrar formas de apresentar tal informação com precisão, mas de maneira que sejam também esclarecedoras para os tomadores de decisão, é um grande desafio.

As invasões biológicas são um bom exemplo do que veio a ser conhecido como "problemas perversos" (CONKLIN, 2005). Eles são inerentemente complexos e não há uma única, fácil ou correta resposta para os problemas de gestão. Existem inúmeras partes envolvidas, tanto em escala local como global, com diferentes percepções e valores pessoais e incentivos econômicos (por exemplo, o aumento do comércio internacional) que complica muito a formulação de metas comuns (MCNEELY, 2013).

Houve uma mudança de foco em técnicas de controle EEIs nas abordagens para a definição de prioridades, examinando quando e onde restauração ativa ou passiva é necessária, definindo a configuração apropriada. Mais inovações são necessárias para orientar a implementação de medidas de controle com poucos recursos. Colaborações e compartilhamento de conhecimento podem levar a uma melhor gestão das EEI. Estratégias precisam se concentrar em determinar áreas de biodiversidade com maior risco e, assim, otimizar as abordagens para a conservação destes locais, em vez de concentrar a atenção no próprio controle (DOWNEY, 2013). Muitos obstáculos precisam ser avaliados na formulação e implementação de uma gestão bem sucedida para EEI; muitas fontes de informação estão agora disponíveis para auxiliar no desenvolvimento de planos mais eficazes. Uma vez que as bases de uma abordagem de gestão têm sido colocadas, o processo pode evoluir à medida que mais recursos se tornam disponíveis, e os conhecimentos e experiência de gestão vão se desenvolvendo (GENOVESI e MONACO 2013; TU e ROBISON 2013).

O monitoramento é um dos aspectos mais importantes de uma gestão global para EEI, e provavelmente também na gestão de AP em geral. O monitoramento é necessário para detectar incursões de novas espécies e populações (de vigilância), acompanhar o status e extensão de invasões, determinar o progresso das operações de controle, e avaliar os resultados das tentativas de erradicação e programas de manutenção de longo prazo são essenciais. Grandes APs, no entanto, apresentam problemas específicos para um acompanhamento eficaz, devido à necessidade de avaliações rápidas robustas e de baixo custo. As áreas protegidas oferecem oportunidades para desenvolver estes conceitos e para testar a sua eficácia no campo, por exemplo usando dados de patrulhas florestais de rotina que estão disponíveis em algumas APs (HUI et al., 2013).



Os inventários de EEIs e de invasões, incluindo dados geográficos são requisitos fundamentais para os planos de gestão robustos. Enquanto a situação está melhorando, algumas áreas ainda carecem de informação, mesmo básicas sobre plantas invasoras. Isto está de acordo com a distribuição global do conhecimento de invasões em geral. Uma recente avaliação das contribuições regionais à ecologia das invasões encontrou uma baixa representação dos países em desenvolvimento, na Ásia e na África (com exceção da África do Sul) foram encontrados pouquíssimos estudos (PYŠEK et al., 2008). Em uma revisão da literatura sobre ecologia e conservação da biodiversidade, apenas 15,8% de todos os artigos publicados relacionados com espécies exóticas teve autores de países em desenvolvimento e apenas 6,5% tinham autores exclusivamente a partir de países em desenvolvimento (NUÑEZ e PAUCHARD, 2010). Em geral, o número de espécies invasoras documentados também dá uma subestimativa da magnitude do problema, porque seu valor é negativamente afetado pelo estado de desenvolvimento do país (MCGEOCH et al., 2010). No entanto, informações são surpreendentes na Europa, um dos continentes mais intensivamente estudados (PYSEK et al., 2008).

Os recursos disponíveis para gestão para EEI são, na maioria dos casos, insuficientes para implementar ações que são consideradas necessárias para reduzir a abundância e a densidade de plantas invasoras e gerenciar seus impactos. Isto é em parte devido às muitas exigências impostas aos limitados recursos disponíveis para a gestão em geral. A disponibilidade de recursos entre os países e regiões do mundo é fundamental para a gestão e erradicação de EEIs. Por exemplo, a África (com exceção da África do Sul) é, provavelmente, neste momento, incapaz de fazer sua gestão, monitoramento e erradicação de forma eficaz, o que no futuro seguirá sendo improvável que o faça com seus próprios recursos, nem próximo dos níveis que serão necessários para evitar que muitas espécies invasoras de se tornar generalizadas e causem grandes impactos (FOXCROFT et al., 2013).

A disponibilidade e uso da tecnologia, seja para a gestão ou ciência varia consideravelmente, embora nem sempre necessariamente em regiões ou países como um todo. Felizmente, organizações sem fins lucrativos podem propiciar um apoio adicional para a gestão através de intervenções. Associações baseadas na ciência, muitas vezes desenvolvidas por meio acadêmico - parcerias com o governo ou internacionais - colaboração científica local onde o país não tem a experiência ou se estiver impossibilitado de implementar várias tecnologias, o que também faz cumprir o papel de transferência de conhecimento (FOXCROFT et al., 2013).

É importante que os estudos de caso sobre programas de gestão (monitoramento, prevenção, erradicação, controle, mitigação de impactos etc.) sejam compiladas e avaliadas e

que as principais lições sejam divulgadas para que sejam úteis para outros programas da mesma especificidade. Tais ideias, geralmente, não aparecem em revistas científicas, devido à falta de modelos experimentais rigorosos por apresentarem métodos sem padrão. Por esta razão, estes dados e informações devem ser organizados e disponibilizados on-line, por exemplo, integrando os diferentes produtos de conhecimento da IUCN, como a Lista Vermelha, o banco de dados de Espécies Invasoras e o Banco de Dados Mundial de Áreas Protegidas ([www.wdpa.org](http://www.wdpa.org)). A integração de dados sobre espécies nativas e invasoras, bem como sobre as características de APs fornece informações extremamente úteis para os gestores (FOX-CROFT et al., 2013).

As áreas protegidas podem e devem desempenhar um papel importante na luta contra invasões, não só através da melhoria da eficácia da gestão EEI dentro de suas fronteiras, mas também no monitoramento dos padrões de invasões, na sensibilização de todos os níveis, melhorando a capacidade dos profissionais para lidar com os invasores, a implementação dos esforços de prevenção baseado no local, com esforços para a detecção precoce com respostas rápidas, afim de catalisar ações para além dos limites das APs. As áreas protegidas devem ser mais ativas na prevenção e mitigação dos efeitos globais das invasões sendo elas: reservatórios do patrimônio de espécies nativas e ecossistemas; que sejam fontes de informação e sensibilização com os diferentes setores da sociedade; além de catalisadores de ação em todas as escalas (FOX-CROFT et al., 2013).

Por outro lado, áreas fragmentadas, além de também serem importantíssimas para a conservação da biodiversidade são mais susceptíveis às invasões que APs. Neste sentido, é crucial a elaboração de planos de monitoramento e manejo de EEIs nestas áreas, porém, para tanto é necessário criar bancos de informações suficientes para alavancar projetos que visem a proteção destes remanescentes de biodiversidade. É imprescindível avaliar quais os fatores tornam estas áreas mais ou menos propensas às invasões. Adicionalmente, é necessário formar um banco de informações para aquelas espécies que já possuam histórico de invasão nestas áreas ou que apresentem características ecológicas e biológicas que as tornem susceptíveis a invadirem estes ecossistemas (FOX-CROFT et al., 2013).

### **O caso da *Hovenia dulcis* Thunberg (RHAMNACEAE)**

A *Hovenia dulcis* (popularmente conhecida como uva-japonesa) é uma espécie arbórea nativa do Japão, China e Coreia (Figura 3). Foi introduzida no Nepal, Índia, Paraguai, Argentina e na região Sul do Brasil com finalidade ornamental, para quebra-vento ou ainda com propósitos florestais (ZENNI e ZILLER, 2011).



Figura 3: Fotos de uma árvore adulta de *Hovenia dulcis* (esquerda), dos botões florais (direita superior) e do pedúnculo carnoso com cápsulas secas nas extremidades, as quais contém as sementes (direita inferior).

Por apresentar tolerância a geadas e multiplicidade de usos, esta espécie tornou-se importante para a região Sul, onde é usada na arborização de culturas, pastagens, como cercaviva, para uso em serraria e para produção de energia (CARVALHO, 1994b). Cresce preferencialmente em locais com grande quantidade de luz, em solos arenosos ou argilosos úmidos (YUN e LEE, 2002; HYUN et al., 2009). É cultivada em plantações na China (HYUN et al., 2009), invasora nas florestas da América do Sul (ZENNI e ZILLER, 2011) e Tanzânia (REJMÁNEK e RICHARDSON, 2013) e tem sido introduzida como ornamental em diferentes regiões, incluindo os Estados Unidos, Austrália, Nova Zelândia e África Central (HYUN et al., 2009). Árvores adultas alcançam uma média de 10 a 15 m de altura e 20 a 40 cm de diâmetro, embora no sul do Brasil cresce até 25 m de altura e 50 cm ou mais de diâmetro (CARVALHO, 1994a). Os frutos são pequenos, secos e em uma cápsula globosa contendo 2 a 4 sementes ligados a um pedúnculo carnudo cor de canela, que é doce e saboroso, podendo ser consumido pelo homem. As sementes são mais ou menos circulares, medindo cerca de 4 a 8 mm de diâmetro e dispersa por animais. Os principais dispersores no Brasil são mamíferos de médio porte, tais como *Dasyus* e *Euphractus* (tatus) (CARVALHO, 1994a) e *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) (gambás) (CÁCERES e MONTEIRO-FILHO, 2001). O consumo da infrutescência por macacos da espécie *Sapajus nigritus* foi observado na área do presente estudo (HENDGES et al., 2012), além disso, são consumidos por espécies de morcegos *Platyrrhinus* (*Vampyroptus*) *lineatus* (ZORTÉA, 1993).

Seus frutos atraem pássaros e outros animais que contribuem para a dispersão da planta, e indivíduos jovens desta espécie possuem em suas folhas estruturas compostas por amido capazes de atrair espécies de formigas que afastam herbívoros e a protegem (BUONO et al.,

2008). Esta espécie tornou-se invasora em ecossistemas florestais de clima úmido e é uma das maiores ameaças à biodiversidade na bacia do rio Uruguai, sendo facilmente encontrada na borda de estradas, no entorno de fragmentos florestais nativos e compondo bosques puros em áreas rurais da região do Alto Uruguai (GISP, 2005).

A invasão desta espécie torna-se ainda mais emblemática devido ao fato de ocorrer em uma fitofisionomia ameaçada, a Floresta Estacional Semidecidual, domínio florístico da área do presente estudo. Originalmente, este tipo de floresta cobria cerca de 8% do estado de Santa Catarina, sul do Brasil (KLEIN, 1978), ocorrendo nas margens do Rio Uruguai em elevações variadas entre 200 e 600 metros, com uma precipitação anual de cerca de 1.800 mm/ano (KLEIN, 1972). Esta floresta é caracterizada por um dossel fechado e um sub-bosque dominado por *Sorocea bonplandii*, *Gynnanthes concolor* e *Trichilia* spp. (KLEIN, 1972), além de ser caracterizada pela presença da espécie ameaçada *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer (Lauraceae) (BRASIL, 2008). Atualmente, a mesma se apresenta altamente fragmentada e restrita a 16% da área original no estado de Santa Catarina (7.670,57 km<sup>2</sup>), com 90 % dos remanescentes com menos de 50 ha (VIBRANS et al., 2012). Além da fragmentação, outras causas de degradação ambiental destas florestas incluem atual e histórico corte seletivo e invasão por espécies exóticas (DECHOUN e ZILLER, 2013). Adicionalmente, a deciduidade natural, por si só, pode tornar estas florestas mais susceptíveis a invasão que as florestas ombrófilas por abrirem esta janela de oportunidade para espécies exóticas dependentes de distúrbios (DECHOUN et al., 2014).

A *H. dulcis*, no sul do Brasil, é largamente difundida pelo cultivo, de forma isolada ou em pequenos talhões, apresentando regeneração natural intensa por sementes, em consequência da sua dispersão zoocórica. Atualmente, existem relatos da ocorrência da espécie, como invasora, na grande maioria das formações florestais naturais da região sul do Brasil (INSTITUTO HÓRUS, 2007), especialmente em fragmentos florestais degradados pela ação antrópica, em estágios iniciais de regeneração, matas ciliares degradadas, entre outros locais com algum grau de degradação ou que ocorra alguma árvore matriz na proximidade. Segundo dados do Inventário Florestal Contínuo, é uma das principais espécies exóticas com ocorrência em áreas florestais naturais do sul (BRENA et al. 2003).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BLACKBURN, T.M.; PYSEK, P.; BACHER, S.; CARLTON, J.T.; DUNCAN, R.P.; JAROSÍK, V. et al. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. **Trends in Ecology & Evolution**, 26(7): 333-339.
- BLACKBURN, T.M.; LOCKWOOD, J.L. e CASSEY, P. 2009. **Avian invasions: the ecology and evolution of exotic bird species**. Oxford University Press, Oxford, UK.
- BRENA D.A. et al. 2003. **Inventário Florestal Contínuo** - Convênio: UFSM/SEMA-RS. Disponível em: <http://coralx.ufsm.br/ifcrs/frame.htm>. Acesso em: 16 jan. 2015
- BRIGHT, C. 1998. **Life out of bounds: bioinvasion in a borderless world**. New York: W. W. Norton.
- BYERS, J.E. 2000. Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. **Ecology** 81:1225-1239
- BUONO, R.A.; OLIVEIRA, A.B. e PAIVA, E.A.S. 2008. Anatomy, ultrastructure and chemical composition of food bodies of *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae). **Annals of Botany**, v. 101, n. 9, p. 1341-1349.
- CARVALHO, P.E.R. 1994a. **Ecologia, silvicultura e usos da uva-do-Japão (*Hovenia dulcis* Thunberg)**. Circular Técnica EMBRAPA Florestas, Colombo.
- CARVALHO, P.E.R. 1994b. **Espécies Florestais Brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo: Embrapa. 640 p.
- CASTRO-DÍEZ, P.; FIERRO-BRUNNENMEISTER, N.; GONZÁLEZ-MUÑOZ, N. e GALLARDO, A. 2012. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. **Plant and Soil** 350: 179-191.
- CDB. Panorama da Biodiversidade Global 3. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas (MMA), 2010.
- CLAVERO, M. e GARCÍA-BERTHOU, E. 2005. Invasive species are leading cause of animal extinctions. **Trends in Ecology & Evolution**, 20(3): 110.
- CONNELL, J.H. e SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p. 1119-1144.
- COQ, S.; WEIGEL, J.; BONAL, D. e HAETTENSCHWILER, S. 2012. Litter mixture effects on tropical tree seedling growth – a greenhouse experiment. **Plant Biology** 14: 630-640.
- CROSBY, A.W. 1993. **Ecological imperialism, the biological expansion of Europe, 900–1900**. Cambridge: Cambridge Press.
- D'ANTONIO, C.M. e VITOUSEK, P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annual Reviews of Ecology and Systematic** 23:63-87.

- DAVIS, M.A. 2009. **Invasion biology**. Oxford: Oxford University Press.
- DEAN, W. 1996. **A ferro e fogo: A história e a devastação da Mata Brasileira**. São Paulo: Companhia das Letras.
- DECHOUM, M.S. e ZILLER, S.R. 2013. Métodos para controle de plantas exóticas invasoras. **Biotemas** 26(1): 69-77.
- DECHOUM, M.S.; CASTELLANI, T.T.; ZALBA, S.M.; REJMÁNEK, M.; PERONI, N. e TAMASHIRO, J.Y. 2014. Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous forest in southern Brazil. **Biological Invasion**. DOI 10.1007/s10530-014-0827-6.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** 18:431-451.
- DIAS, T.; MALVEIRO, S.; MARTINS-LOUÇÃO, M.A.; SHEPPARD, L.J.E. e CRUZ, C. 2011. Linking N-driven biodiversity changes with soil N availability in a Mediterranean ecosystem. **Plant Soil**. 34:125-136.
- DIDHAM, R.K.; TYLIANAKIS, J.M.; GEMMELL, N.J.; RAND, T.A. e EWERS, R.M. 2007. Interactive effects of hábitat modification and species invasion on native species decline. **Trends Ecology and Evolution** 22:489-496.
- DOWNEY, P.O. Protecting Biodiversity Through Strategic Alien Plant Management: An Approach for Increasing Conservation Outcomes in Protected Areas. In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 23: 507-528.
- DUPUY, J.M. e CHAZDON, R.L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. **Forest Ecology and Management**, 255: 3716-3725.
- EHRENFELD, J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. **Ecosystems** 6:503-523.
- EHRENFELD, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 41: 59-80.
- ELGERSMA K.J.; YU, S.; VOR, T. e EHRENFELD, J.G. 2012. Microbial-mediated feedbacks of leaf litter on invasive plant growth and interspecific competition. **Plant and Soil** 356: 341-355.
- ELLIS, B.K.; STANFORD, J.A.; GOODMAN, D.; STAFFORD, C.P.; GUSTAFSON, D.L. e BEAUCHAMP, D.A. et al. 2011. Long term effects of a trophic cascade in a large lake ecosystem. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 108(1): 1070-1075.

- ELTON, C.S. 1958. **The ecology of invasions by animals and plants**. London: Methuen.
- EPPINGA, M.B.; KAPROTH, M.A.; COLLINS, A.R. e MOLOFSKY, J. 2011. Litter feedbacks, evolutionary change and exotic plant invasion. **Journal of Ecology**. 99: 503-514.
- FACELLI, J.M. e PICKETT, S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review**, 57: 1-32.
- FAO. 2006. **The State of World Fisheries and Aquaculture. Part 1: World Review of Fisheries and Aquaculture**. Rome: FAO.
- FOXCROFT, L.C.; RICHARDSON, D.M.; PYŠEK, P. e GENOVESI, P. Invasive Alien Plants in Protected Areas: Threats, Opportunities, and the Way Forward In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 28: 621-639.
- GARCÍA, R.A.; PAUCHARD, A. e ESCUDERO, A. 2014. French broom (*Telinemons pessulana*) invasion in south-central Chile depends on factors operating at different spatial scales. **Biological Invasions** 16:113-124
- GENOVESI, P. e MONACO, A. Guidelines for Addressing Invasive Species in Protected Areas. In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 22: 478-506.
- GISP - Programa Global de Espécies Invasoras. 2005. **América do Sul invadida: A crescente ameaça das espécies exóticas invasoras**. 80p.
- GORDON, D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. **Ecological Applications** 8: 975-89.
- GUIRADO, M.; PINO, J. e RODA, F. 2006. Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. **Global Ecology and Biogeography** 15: 50-62.
- HATA, T.; COOKSON, L.; JANG, Y.C.; TARAKANADHA, B.; IMAMURA, Y.; KARTAL, N. e SHIBATA T. 2006. The production and management of wood treated with chromated-copperarsenate in Asia and Oceania with emphasis on Australia, India, Japan and Korea. Townsend, T.G.; e Solo-Gabriele, H. (Eds.). Boca Raton, FL: CRC Press Taylor & Francis Group, pp 59-73.
- HEGER, T. e JESCHKE, J.M. 2014. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. **Oikos**, 123: 741-750.
- HENDGES, C.D.; FORTES, V.B. e DECHOUM, M.S. 2012. Consumption of the invasive alien species *Hovenia dulcis* thumb. (Rhamnaceae) by *Sapajus nigritus* Kerr, 1792 in a protected area in southern Brazil. **Revista Brasileira de Zootecias** 14(1, 2, 3):255-260.

- HEYWOOD, V.H. 1989. Patterns, extents and modes of invasion by terrestrial plants. In: DRAKE, J.A.; MOONEY, H.A.; DI CASTRI, F.; GROVES, R.H.; KRUGER, F.J.; REJMANEK, M. e WILLIAMSON, M. (eds.), **Biological Invasions: A Global Perspective**. pp. 3 1-55. John Wiley e Sons, Chichester.
- HOBBS, R.J. e HUENNEKE, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. **Conservation Biology** 6:324-337.
- HOLMGREN, M.; SCHEFFER, M. e HUSTON, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. **Ecology** 78:1966-1975.
- HOLWAY, D.A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. **Ecology** 80:238-51.
- HORVITZ, E.; BREESE, J.; HECKERMAN, D.; HOVEL, D. e ROMMELSE, K. 1998. The Lumiere project: Bayesian user modeling for inferring the goals and needs of software users. In: **Proceedings of the 14th Conference on Uncertainty in Artificial Intelligence**, pp. 256-265.
- HOVSTAD, K.A. e OHLSON, M. 2008. Physical and chemical effects of litter on plant establishment in semi-natural grasslands. **Plant Ecology**, 196: 251-260.
- HUI, C.; FOXCROFT, L.C.; RICHARDSON, D.M. e MACFADYEN, S. A Cross-Scale Approach for Abundance Estimation of Invasive Alien Plants in a Large Protected Area In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 5: 73-88.
- HYUN, T.K.; EOM, S.H.; YU, C.Y. e ROITSCH, T. 2009. *Hovenia dulcis* - an Asian traditional herb. **Planta Medica**. 76:943-949.
- INSTITUTO HÓRUS. 2007. Exóticas Invasoras: Fichas técnicas. Homepage: [http://www.institutohorus.org.br/inf\\_fichas.htm](http://www.institutohorus.org.br/inf_fichas.htm). Acesso em: 16 jan. 2015.
- IUCN – International Union for Conservation of Nature. 2006. **The World Conservation Union IUCN**.
- JENSEN, K. e GUTEKUNST, K. 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant species: The role of seed size and successional status. **Basic and Applied Ecology** 4:579-587.
- JESCHKE, J.M. 2014. General hypotheses in invasion ecology. **Diversity Distribution** 1-6. DOI: 10.1111/ddi.12258
- KLEIN, R.M. 1972. Árvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. **Sellowia** 24:9-62.
- KLEIN, R.M. 1978. **Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina**. In: KLEIN, R.M. (ed) Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.



- LEVINE, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local processes to community pattern. **Science** 288:761-63.
- LIAO, C.Z.; PENG, R.H.Y.; LUO, Q.; ZHOU, X.H.; WU, X.W.; FANG, C.M.; CHEN, J.K. e LI, B. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. **The New Phytologist** 177: 706-714.
- LODGE, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, 8: 133-137.
- KEANE, R.M. e CRAWLEY, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. **Trends in Ecology & Evolution**, 17: 164-170.
- KOYAMA, A. e TSUYUZAKI, S. 2012. Mechanism of facilitation by sedge and cotton grass tussocks on seedling establishment in a post-mined peatland. **Plant Ecology** 213:1729-1737.
- KOWARIK, I. e PYŠEK, P. 2012. The first steps towards unifying concepts in invasion ecology were made one hundred years ago: revisiting the work of the Swiss botanist Albert Thellung. **Diversity and Distributions**, 18, 1243-1252.
- KUPFERBERG, S.J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) invasion of a California river: the role of larval competition. **Ecology** 78:1736-1751.
- LENDI, M. et al. 2012. Plant establishment and invasions: an increase in a seed disperser combined with land abandonment causes an invasion of the non-native walnut in Europe. **Proceedings of the Royal Society B** 279: 1491-1497.
- LEVINE, J.M. e D'ANTONIO, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. **Oikos**, 87, 15-26.
- LOCKWOOD, J.L.; HOOPES, M.F. e MARCHETTI, M.P. 2007. **Invasion ecology**. Malden: Blackwell Publishing.
- LOCKWOOD, J.L.; CASSEY, P. e BLACKBURN, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. **Trends in Ecology & Evolution**, 20: 223-228.
- LOCKWOOD, J.L.; CASSEY, P. e BLACKBURN, T. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. **Diversity and Distributions**, 15: 904-910.
- LOCKWOOD, J.L.; HOOPES, M.F. e MARCHETTI, M.P. 2013. **Invasion ecology, 2<sup>a</sup> edition**. Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- LODGE, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. **Trends in Ecology & Evolution**. 8:133-37.
- LONSDALE, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. **Ecology**, 80:1522-1536.

- LÖVEI, G.L. e LEWINSOHN, T. M. 2012. Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. **Trends in Ecology & Evolution**, 27(1): 2-3.
- MACK, R.N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: Emergent and emerging approaches. **Biological Conservation** 78:107-121.
- MARON, J.L. e VILÁ, M. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. **Oikos**, 95: 361-373.
- MCNEELY, J.A. 2001. **The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species**. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. vi + 242pp.
- MCNEELY, J.A. Global Efforts to Address the Wicked Problem of Invasive Alien Species. In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 4: 61-71.
- MELGOZA, G.R.; NOWAK, S. e TAUSCH, R.J. 1990. Soil water exploitation after fire: competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and two native species. **Oecologia** 83:7-13.
- MEYERSON, L.A. e PYŠEK, P. Manipulating Alien Plant Species Propagule Pressure as a Prevention Strategy for Protected Areas. In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges**. New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 21: 473-486.
- MORON, D.; LENDA, M.; SKÓRKA, P.; SZENTGYÖRGYI, H.; SETTELE, J. e WOYCIECHOWSKI, M. 2009. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. **Biological Conservation** 142, 1322-1332.
- MOYLE, P.B. e LIGHT, T. 1996. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success? **Ecology**, 77(6): 1666-1670.
- ORIAN, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. **Tropical Ecology**, 23: 255-279.
- PIMENTEL, D. 2005. Aquatic nuisance species in the New York State Canal and Hudson River systems and the Great Lakes Basin: an economic and environmental assessment. **Environmental Management** 35:692-701.
- QI, S.S.; DAI, Z.C.; MIAO, S.L.; DE, L.I.; ZHAI, D.L.; SI, C.C.; HUANG, P.; WANG, R.P. DU, D.L. 2014. Light limitation and litter of an invasive clonal plant, *Wedelia trilobata*, inhibit its seedling recruitment. **Annals of Botany** 114: 425-433.
- PYŠEK, P. e RICHARDSON, D.M. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. **Annual Review of Environment and Resources** 35:25-55.
- REJMÁNEK, M. e RICHARDSON, D.M. 2013. Trees and shrubs as invasive species - 2013 update on the global database. **Diversity and Distribution** 19:1093-1094.

RICHARDSON, D.M. e PYŠEK, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in Physical Geography** 30:409-431.

RICHARDSON, D.M. 2011. **Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton**. Oxford: Wiley- Blackwell.

RICHARDSON, D.M. e PYŠEK, P. 2008. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, 14:161-168.

ROTUNDO, J.L. e AGUIAR, M.R. 2005. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex." **Journal of Ecology** 93: 829-38.

SAKAI, A.K.; ALLENDORF, F.W.; HOLT, J.S.; LODGE, D.M.; MOLOFSKY, J.; WITH, K.A.; BAUGHMAN, S.; CABIN, R.J.; COHEN, J.E.; ELLSTRAND, N.C.; MCCAULEY, D.E.; O'NEIL, P.; PARKER, I.M.; THOMPSON, J.N. e WELLER, S.G. 2001. The Population Biology of Invasive Species. **Annual Review of Ecology and Systematics** 32: 305-332.

SAYER, E.J. 2006. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. **Biological Reviews** 81:1-31.

SCHLAEPFER, M.A.; SAX, D.F. e OLDEN, J.D. 2011. The potential conservation value of non-native species. **Conservation Biology**, 25(3): 428-437.

SCHÜTZ, W.; MILBERG, P. e LAMONT, B.B. 2002. Germination requirements and seedling responses to water availability and soil type in four Eucalypt species. **Acta Oecologica**, 23: 23-30.

SHEA, K. e CHESSON, P. 2002. Community ecology theory a framework for biological invasions. **Trends in Ecology and Evolution**, 17: 170-176.

SHIELS, A.B.; ZIMMERMAN, J.K.; GARCIA-MONTIEL, D.C.; JONCKHEERE, I.; HOLM, J.; HORTON, D. e BROKAW, N. 2010. Plant responses to simulated hurricane impacts in a subtropical wet forest, Puerto Rico. **Journal of Ecology**, 98:659-673.

SIMBERLOFF, D. 1996. Impacts of introduced species in the United States. **Consequences** 2: 13-22.

SIMBERLOFF, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 40, 81-102.

SIMBERLOFF, D. 2010. Invasive species. In: Sodhi, N.S. & Ehrlich, P.R. (Ed.). **Conservation biology for all**. Oxford: Oxford University Press.

SIMBERLOFF, D. REJMÁNEK, M. 2011. **Encyclopedia of biological invasions**. California: University of California Press.

SIMBERLOFF, D. 2013. Eradication: Pipe Dream or Real Option? In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected**

**Areas, Patterns, Problems and Challenges.** New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 25: 549-560.

SONOHAT, G.; BALANDIER, P. e RUCHAUD, F. 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. **Annals of Forest Science** 61: 629-641.

SOULÉ, M.E. 1990. The onslaught of alien species, and other challenges in the coming decades. **Conservation Biology**, 4(3): 233-240.

STOHLGREN, T.J.; JARNEVICH, C.; CHONG, G.W. e EVANGELISTA, P.H. 2006. Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. **Preslia**, 78: 405-426.

THÉBAUD, C.; FINZI, A.C.; AFFRE, L.; DEBUSSCHE M. e ESCARRE J. 1996. Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade mediterranean old fields. **Ecology** 77(3): 791-804.

TU, M. e ROBISON, R.A. Overcoming Barriers to the Prevention and Management of Alien Plant Invasions in Protected Areas: A Practical Approach. In: FOXCROFT, L.C.; PYŠEK, P.; RICHARDSON, D.M. e GENOVESI, P. (eds.), **Plant Invasions in Protected Areas, Patterns, Problems and Challenges.** New York: Springer, 2013. Series: Invading Nature - Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 7. pp. 24: 529-547.

USHER MB. 1988. Biological invasions of nature reserves: a search for generalizations. **Biological Conservation**. 44:119-35.

USHER, M.B.; KRUGER, F.J.; MACDONALD, I.A.W.; LOOPE, L.L. e BROCKIE, R.E. 1988. The ecology of biological invasions into nature reserves. **Biological Conservation**, 44: 1-135.

VALERA-BURGOS, J.; DIAZ-BARRADAS, M.C. e ZUNZUNEGUI, M. 2012. Effects of *Pinus pinea* litter on seed germination and seedling performance of three Mediterranean shrub species. **Plant Growth Regulation** 66:285-292.

VÁZQUEZ-YANES, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. **Tropical Ecology** 21(1):103-112.

VIBRANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; GASPER, A.L.; LINGNER, D.V. 2012. **Inventário florístico florestal de Santa Catarina - floresta estacional decídua**, vol 2. Edifurb, Blumenau.

VITOUSEK, P.M.; D'ANTONIO, C.M.; LOOPE, L.L. e WESTBROOK, R. 1996. Biological invasions as global environmental change. **American Scientist**, 84: 468-478.

VITULE, J.R.S. 2009. Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. **Neotropical Biology and Conservation**, 4(2):111-122.

- VITULE, J.R.S.; FREIRE, C.A.; VAZQUEZ, D.P.; NUÑEZ, M.A. e SIMBERLOFF, D. 2012. Revisiting the potential conservation value of non-native species. **Conservation Biology**, 26(6):1153-1155.
- WEI, S.H.; ZHANG, C.X.; LI, X.J. et al. 2009. Factors affecting buffalo bur (*Solanum rostratum*) seed germination and seedling emergence. **Weed Science** 57: 521-525.
- WILCOVE, D.S.; ROTHSTEIN, D.; DUBOW, J.; PHILLIPS, A. e LOSOS, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. **BioScience**, 48(8): 607-615.
- WILLIAMSON, M. e BROWN, K.C. 1986. The analysis and modelling of British invasions. **Philosophical Transactions of the Royal Society London B**, 314: 505-522.
- WILLIAMSON, M. 1996. **Biological invasions**. Chapman & Hall, London, UK.
- WITH, K.A. 2004. Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. **Risk Analysis** 24: 803-815.
- YEO, Y.S.; NYBO, S.E.; CHITTIBOYINA, A.G.; WEERASOORIYA, A.D.; WANG, Y.H.; GONGORA-CASTILLO, E.; VAILLANCOURT, B.; BUELL, C.R.; DELLAPENNA, D.; CELIZ, M.D. et al. 2013. Functional identification of valerena-1,10-diene synthase, a terpene synthase catalyzing a unique chemical cascade in the biosynthesis of biologically active sesquiterpenes in *Valeriana officinalis*. **The Journal of Biologist Chemistry** 288: 3163-3173.
- YUN, C.W. e LEE, B.C. 2002. Vegetation structure of *Hovenia dulcis* community in South Korea. **Korean Journal Ecology** 25(2): 93-99.
- ZENNI, R.D. e ZILLER, S.R. 2011. An overview of invasive plants in Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 34(3): 431-446.
- ZORTEA, M. 1993. Folivory in *Platyrrhinus (Vampyrops) lineatus*. **Bat Research News**, 34: 59-60.

# CAPITULO 1

## Relação entre a espessura da serapilheira e a abertura do dossel com a invasão de *Hovenia dulcis* Thunberg na Floresta Atlântica subtropical

### RESUMO

O sucesso da colonização e/ou invasão de uma espécie arbórea depende de atributos ecológicos como a qualidade do hábitat, seu padrão espacial e sua variabilidade temporal. Por exemplo, subpopulações agregadas formando um ou poucos blocos é esperado que promovam maior colonização de espécies invasoras que subpopulações isoladas distribuídas em toda a paisagem. Assim, a capacidade de uma espécie em se estabelecer em uma determinada área depende, principalmente, das condições do hábitat que estão ligados a indicadores ao nível de remanescente florestal, enquanto a formação de adensamentos populacionais dependem de escala de sítio. Para avaliar a invasão de plantas sobre múltiplas escalas espaciais é importante compreender os processos que influenciam no sucesso da invasão. Dentro deste contexto, distúrbios em nível de remanescente e em nível de sítio podem estar relacionados com distintos passos no processo de colonização, estabelecimento primário e com as variações na abundância das subpopulações do entorno da planta-mãe, a invasão propriamente dita. Neste trabalho, buscamos avaliar (i) se o tempo de colonização da espécie invasora no remanescente é relevante para o processo de invasão e, (ii) se as variáveis de microsítio são importantes em predizer a abundância de *H. dulcis*. Este estudo foi conduzido em dez remanescentes florestais com tamanhos e formas variadas, sendo que, o tamanho variou entre 2,98 a 29,05 ha. Elegemos aleatoriamente 25 subpopulações (manchas) isoladas de *H. dulcis* (sítios de amostragem) para cada remanescente, onde buscamos a planta maior, teoricamente a mais velha (a fundadora da mancha/subpopulação, a planta-mãe). A escolha dos remanescentes se deu pela presença de 25 subpopulações de *H. dulcis* isoladas e por apresentarem uma estrutura florestal semelhante (formação secundária). Verificou-se a idade de cada planta fundadora por meio da coleta de duas amostras de secções transversais do troco de cada indivíduo. Para avaliar a regeneração de *H. dulcis* avaliou-se todos os indivíduos desta espécie que estivesse até 5 metros de distância da planta mãe. Além disso, mediu-se a espessura da serapilheira em cada parcela e foram feitas duas fotos hemisféricas de copa em cada parcela (uma no inverno e outra no verão) afim de avaliar a importância da abertura do dossel sobre a regeneração de *H. dulcis*. Nossos resultados indicam que o tempo de colonização da *H. dulcis* nos remanescentes florestais não é importante para predizer a abundância de plântulas e indivíduos juvenis. O menor tamanho do remanescente associado a um aumento da abertura do dossel levou à colonização histórica de *H. dulcis* de forma abrupta. Os regimes de luminosidade e a espessura da serapilheira estão diretamente relacionados com a invasão de *H. dulcis*, sejam eles como filtro biológico ou como uma barreira mecânica para o estabelecimento da espécie. Desta forma, os padrões de invasão de *H. dulcis* são preditos por alguns fatores relacionados a heterogeneidade espacial, a qual é regida pelo regime de distúrbios em distintas escalas.

**Palavras chave:** Escala Espacial; Colonização; Invasão biológica; Variáveis de sítio

## ABSTRACT

The success of colonization and/or invasion by a tree species often depends on the ecological attributes such as the habitat quality, its spatial pattern and temporal variability. For example, subpopulation aggregated forming one or few blocks are expected to promote greater colonization of invasive species than isolated subpopulations distributed across the landscape. Thus, the ability of species to establish, in a certain site, may depend mainly on indicators of habitat quality, which are associated with indicators to the fragmentation level, whereas the formation of high density populations depend on the local scale. To assess the plant invasion on multiple spatial scales is important to understand the processes that influence the invasion success. Within this context, disturbances at remnant and site levels may be related to different steps in the colonization process, such as primary establishment and with subpopulations abundance variation of the mother plant surroundings, the invasion itself. In this work, we assessed whether (i) the time since colonization of invasive species in the forest remnant is relevant to the invasion process, and (ii) if the microsite variation is associated with the abundance of *H. dulcis*. This study was performed in 10 forest remnants of mixed sizes and shapes, whose size ranged from 2.98 to 29.05 ha. We randomly elected 25 isolated subpopulations (paths) of *H. dulcis* (sampling sites) for each remnant, where we localized the tallest individual, which we assumed as the oldest (the founder of the spot, the mother plant). The selection of the remnants was done by 25 isolated subpopulations of *H. dulcis* and because they presented a similar structure (secondary succession). It has been checked the age of each founding plant by collection two samples of the transversals sections of the body of each plant. To assess the regeneration of the *H. dulcis* all individuals of the species up to five meters away from the mother plant were checked. Besides, the thickness of the litter was measured in each plot and two hemispheric photos of the crown in each plot were taken one in winter and the other during summer) in order to assess the importance of the canopy openness over the *H. dulcis* regeneration. Our results indicate that the time since colonization of the *H. dulcis* in the remnants is not important to predict the abundance of seedlings and juveniles. The smaller size of the forest remnants associated with an increase of the canopy openness led to a faster historic colonization of *H. dulcis*. The light regime and the thickness of the litter layer are directly related to the invasion of the *H. dulcis*, either as a biological filter or as a mechanical barrier against the establishment. Thusly, the invasion pattern of *H. dulcis* are forecasted by some factors related to the spatial heterogeneity, which is driven by the regime of disturbance in different scales.

**Keywords:** Spatial Scale; Colonization; Biological invasion; Local variables



## INTRODUÇÃO

O crescimento das populações humanas vem causando profundas mudanças nos ecossistemas florestais, com a fragmentação e consequente perda de hábitat levando a um padrão comum de uso da terra, diferente do original (CAREY et al., 2012; GAVÍER-PIZARRO et al., 2012) causando isolamento e perda de espécies, o que pode facilitar a colonização destas áreas por novas espécies, especialmente exóticas invasoras (CROWL et al., 2008; MCCONKEY, et al., 2012), as quais representam uma séria ameaça à biodiversidade e a funcionalidade dos ecossistemas (PULLIN et al., 2009; POWELL et al., 2011). Consideráveis esforços de pesquisa têm sido dedicados para melhorar a nossa compreensão das propriedades que tornam algumas espécies mais invasoras que outras, os fatores que promovem a invasão em diferentes ecossistemas e como estes aspectos interagem (RICHARDSON e PYŠEK, 2006). O processo de invasão biológica depende da interação de diferentes fatores que atuam em escalas distintas. Em remanescentes florestais, a colonização inicial de espécies invasoras está diretamente relacionada a atributos internos dos remanescentes (abertura de dossel e regime de distúrbios) e atributos da história de vida das plantas (densidade de sementes, habilidade de dispersão, resistência ao fogo, regeneração e habilidade competitiva) (SEBERT-CUVILLIER et al., 2008).

Estudos teóricos sugerem que a distribuição das espécies invasoras está intrinsecamente relacionado com fatores que operam em nível de paisagem (WITH, 2002, 2004). Não há dúvidas de que os padrões da paisagem podem ser guias significativos do processo de invasão (HIGGINS et al., 1999; HOBBS, 2000; ZECHMEISTER et al., 2003; ESSL e DIRNBÖCK, 2008; GONZÁLEZ-MORENO et al., 2013) em paralelo com fatores históricos, tais como o uso da terra e o tempo de introdução (PYŠEK e HULME, 2005).

Plantas invasoras têm a habilidade para prosperar e se disseminar agressivamente fora de seu hábitat nativo (MALAVASI et al., 2014). Em particular, a fragmentação dos hábitats naturais na paisagem podem aumentar a invasibilidade das comunidades naturais (HOBBS, 2000). A fragmentação da paisagem (FORMAN e GODRON, 1986) causa a redução da extensão dos hábitats naturais e o isolamento dos mesmos, além do declínio da qualidade ecológica dos fragmentos remanescentes (MALAVASI et al., 2014). Além disso, a vulnerabilidade de uma paisagem à invasão depende não somente destes padrões espaciais, mas também da herança do uso da terra ao longo do tempo (VILÀ et al., 2003; VILÀ e IBÁÑEZ, 2011). O processo histórico e eventos singulares influenciam profundamente na estrutura da

comunidade local (RICKLEFS, 1987) e o tempo e as circunstâncias da introdução das espécies exóticas podem representar um papel central no sucesso das invasões (LONSDALE, 1999).

O sucesso da colonização e/ou invasão de uma espécie arbórea depende de atributos ecológicos como a qualidade do hábitat, seu padrão espacial e sua variabilidade temporal (WITH, 2002). A distribuição espacial de um determinado hábitat pode ser avaliado pela fragmentação da paisagem (SCHUMACHER, 1996). Por exemplo, manchas agregadas formando um ou poucos blocos é esperado que promovam maior colonização de espécies invasoras que manchas isoladas distribuídas em toda a paisagem (FORMAN e GODRON, 1986). Assim, a capacidade de uma espécie em se estabelecer em uma determinada área depende, principalmente, das condições do hábitat que estão ligados a indicadores ao nível de fragmento, enquanto a formação de adensamentos populacionais dependem de escala de sítio (GARCÍA et al., 2014).

Pode haver pouca correlação entre as características necessárias para a colonização inicial e as características necessárias para estabelecimento (SAKAI et al., 2001). O estabelecimento em uma comunidade natural pode exigir características diferentes das necessárias em um hábitat perturbado (HORVITZ et al., 1998) e, características essenciais para o estabelecimento pode não ser consistente em todos os táxons (SAKAI et al., 2001).

Fatores ambientais de pequena escala e a pressão de propágulos têm sido relatados como elementos chave que determinam a distribuição de espécies invasoras (THOMSEN et al., 2006). O uso da terra afeta diretamente o processo de invasão porque modifica regimes de perturbação e condições ambientais (PAUCHARD e ALABACK, 2004; JAUNI e HYVÖNEN, 2010). A invasão biológica em remanescentes florestais aumenta proporcionalmente a intensidade dos distúrbios e a abertura de dossel (VON HOLLE, e MOTZKIN, 2007; GARCÍA et al., 2014), promovendo mudanças microclimáticas que podem levar a um aumento da área favorável às espécies invasoras, desta forma, podendo aumentar o crescimento e a probabilidade de estabelecimento (TERWEI et al., 2013; BROWN et al., 2008). Além disso, o impedimento mecânico causado pela serapilheira pode fazer com que as raízes das plântulas não alcancem o solo. Desta forma, maiores espessuras de serapilheira dificultariam o estabelecimento estando, desta forma, diretamente relacionadas com menores abundâncias de plântulas (ELLSWORTH et al., 2004).

A propagação de espécies invasoras pode ocorrer mais rapidamente em paisagens fragmentadas. A fragmentação pode aumentar o hábitat da espécie invasora e ao mesmo tempo impedir a evolução adaptativa das espécies nativas em resposta a estas espécies invasoras, aumentando a susceptibilidade da comunidade à invasão (SAKAI et al., 2001). Os processos

ecológicos que geram padrões de distribuição de plantas invasoras diferem entre as diferentes escalas espaciais (PAUCHARD e SHEA, 2006). Plantas exóticas possuem diversas restrições ecológicas que são dependentes da escala. Assim, para avaliar a invasão de plantas sobre múltiplas escalas espaciais, é importante compreender os processos que influenciam no sucesso da invasão. Uma melhor compreensão destes processos podem guiar decisões de manejo ou estratégias de controle ou prevenção (MACK et al., 2000; PAUCHARD et al., 2003; RICHARDSON et al., 2007).

Compreender os fatores que afetam a invasão de plantas é fundamental para o desenvolvimento de manejos apropriados e estratégias de controle, além de compreendermos a os mecanismos gerais que implicam no sucesso da invasão (GARCÍA et al., 2014). Estudos sobre espécies invasoras em várias escalas são vantajosos porque provém de um contexto apropriado para compreender as interações entre fatores que operam em diferentes escalas espaciais e de que modo barreiras às espécies invasoras interagem para determinar o sucesso ou fracasso da invasão (RICHARDSON et al., 2010). Além disso, populações de espécies invasoras tendem a ser espacialmente agregadas. Este modo de distribuição conduz a autocorrelação espacial entre os locais de coleta que podem enviesar os resultados dos modelos (LICHSTEIN et al., 2002). Todavia, esta aproximação analítica em multi-escalas produz uma avaliação mais diferenciada do processo de invasão, que pode prover uma flexibilidade no desenvolvimento de potenciais planos de manejo (BROWN et al., 2008).

Neste trabalho, foi avaliado (i) se o tempo de colonização da espécie invasora no remanescente é relevante para o processo de invasão e, (ii) se as variáveis de microsítio são importantes em predizer a abundância de *H. dulcis*.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Descrição da área de estudo**

Este estudo foi conduzido em dez remanescentes florestais com tamanhos entre 2,98 a 29,05 ha no entorno do Parque Estadual Fritz Plaumann, o qual é uma área protegida com área de aproximadamente 742 ha estabelecida em 1998 no município de Concórdia, Estado de Santa Catarina, Brasil, localizada entre as coordenadas (27°18'36" e 52° 05' 00" S; 27°16'30" e 52°06'36" W) (Figura 4) ao longo do rio Uruguai, uma região de clima tipo cfa (subtropical) na classificação de Köppen-Geiser. Esta região está localizada no domínio da Floresta Atlântica, em uma área de transição entre Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista (IBGE 2012). Todos os dados deste estudo foram coletados em remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual.

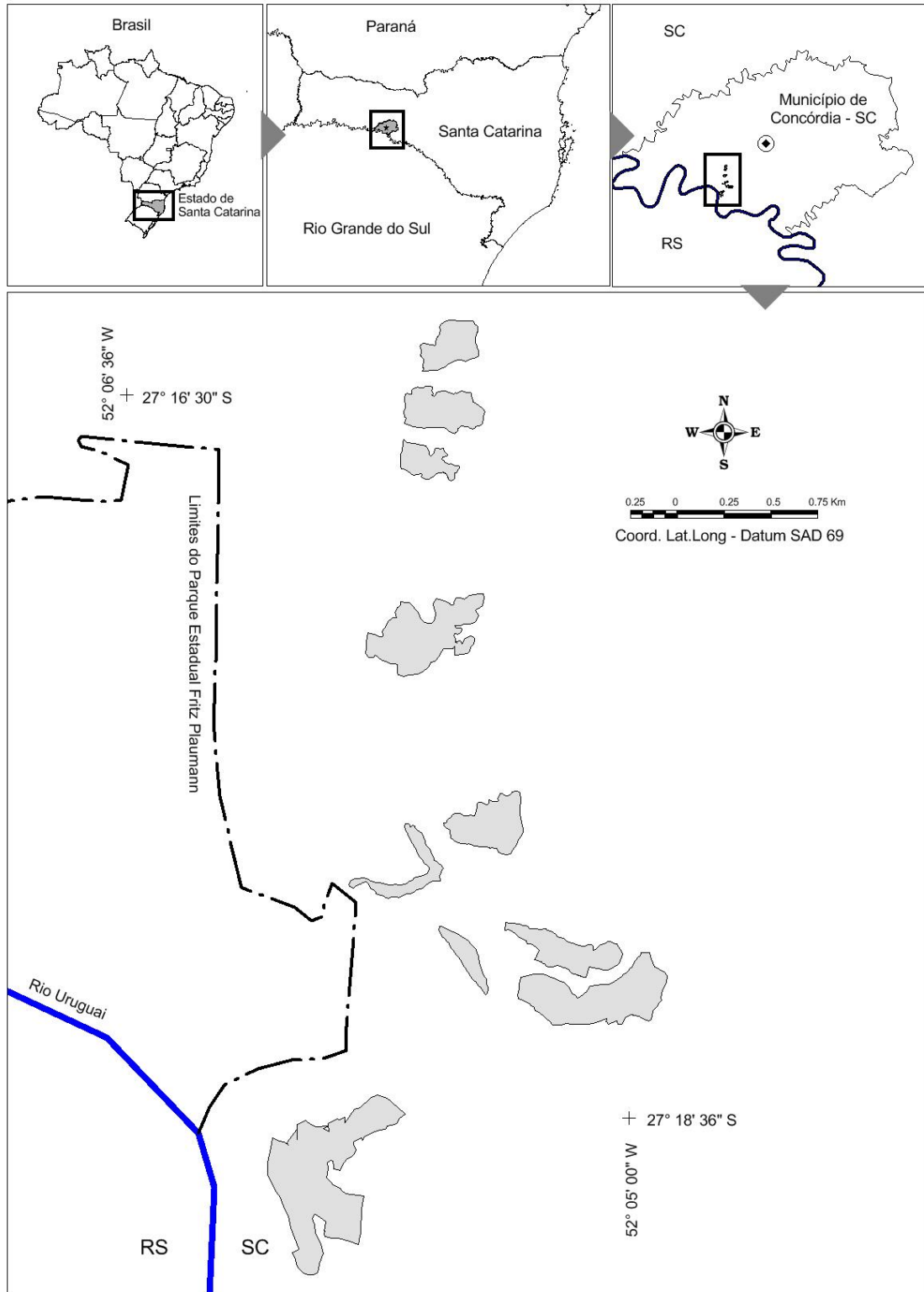


Figura 4: Localização geográfica e representação dos dez remanescente florestais estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Elegeram-se 25 subpopulações (manchas) isoladas de *H. dulcis* (sítios de amostragem) em cada remanescente, onde buscou-se a planta maior, teoricamente a mais velha (a fundadora da mancha/subpopulação: a planta-mãe). A escolha dos remanescentes se deu pela presença de 25 subpopulações de *H. dulcis* isoladas e por apresentarem uma estrutura florestal semelhante (formação secundária) de acordo com a RESOLUÇÃO CONAMA nº 4, de 4 de maio de 1994, a qual no Art. 2º define que: “Vegetação secundária ou em regeneração é aquela resultante dos processos naturais de sucessão, após supressão total ou parcial da vegetação primária por ações antrópicas ou causas naturais, podendo ocorrer árvores remanescentes da vegetação primária”.

### Tempo de colonização

Para avaliar o tempo de estabelecimento da espécie invasora em cada remanescente, verificou-se a idade de cada planta fundadora onde coletamos duas amostras de seções transversais do tronco utilizando um trado de incremento Häglof de 5.1 mm de diâmetro, a uma altura de 1,30 m do solo. As amostras foram fixadas em suportes de madeira, secas e polidas mecanicamente com lixas de diferentes granulações, partindo da mais grossa para a mais fina (80-600 grãos) (Figura 5). Os anéis de crescimento foram inspecionados com um estereomicroscópio e datados seguindo os métodos descritos por Stokes e Smiley (1968). A idade-calendário dos anéis de crescimento foi atribuída conforme Schulman (1956). Medimos o diâmetro à altura do solo (DAS) e estimamos a altura de todas as plantas amostradas.



Figura 5: Imagem de parte de um cilindro do tronco de um indivíduo de *Hovenia dulcis*, sendo perceptível a presença dos anéis de crescimento e as células do xilema.

Para verificar a precisão dos dados dendrocronológicos, as séries de anéis de crescimento foram comparadas entre as duas amostragens de cada árvore, método conhecido como datação cruzada (STOKES e SMILEY, 1968; HOLMES, 1983). O sincronismo entre

amostras permite a localização e correção de erros de interpretação ocasionados por variações anatômicas da madeira, como anéis falsos e anéis faltantes, por exemplo.

### Variáveis dependentes

Para avaliar a regeneração de *H. dulcis* incluíram-se todos os indivíduos que estivessem até cinco metros de distância da planta-mãe. Dentro deste contexto, cada planta-mãe juntamente com o conjunto de regenerantes avaliados no seu entorno foram considerados em nosso estudo como uma subpopulação da população composta pelas 250 parcelas/subpopulações amostradas. De cada planta-mãe, mediu-se seu Diâmetro a Altura do Solo (DAS) e estimou-se sua altura total.

### Variáveis de sítio

Foi medida a espessura da serapilheira em cada sítio de amostragem, para tanto, foram tomadas cinco medidas da espessura para cada lado da planta fundadora, uma a cada metro. De posse destas 10 medidas, foi calculada a média da espessura da serapilheira para cada sítio de amostragem.

Para avaliar a abertura do dossel foram tomadas duas fotografias (uma no inverno e outra no verão) a 2,5 metros da planta fundadora em uma direção geográfica (norte, sul, leste ou oeste) elegida por sorteio, sendo feita, posteriormente a média ponderada para obtermos um valor de abertura de dossel para cada amostra. Estas fotografias foram tomadas usando uma câmera Canon EOS REBEL e uma lente olho de peixe RAINOX 180°. As fotografias foram analisadas no *Gap Light Analyzer* (FRAZER, 1999).

## ANÁLISE DE DADOS

Apesar da grande variação de tamanho e forma e, apesar de termos avaliado uma gama de variáveis bióticas e abióticas nos 10 remanescentes florestais estudados os mesmos não apresentaram variação significativas entre si (tabelas 1 e 2).

Tabela 1: Variáveis dos 10 remanescentes estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Remanescentes	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
<b>Índice de forma</b>	3,31	4,9	3,04	2,49	2,6	3,34	2,95	3,62	3,76	4,16
<b>Abertura do dossel (%)</b>	10,29	10,41	11,95	11,71	9,92	15,54	12,42	13,72	10,28	9,16
<b>Área (m<sup>2</sup>)</b>	29.510	44080	39.290	56.880	77.230	78.620	85.990	131.200	147.600	296.100
<b>Espessura da Serapilheira (cm)</b>	1,52	4,42	4,07	3,53	3,38	3,03	3,26	3,04	4,50	4,02

Tabela 2: Média das variáveis das 25 subpopulações avaliadas em cada um dos 10 remanescentes estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Remanescente	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
<b>DASs das Plantas-mãe (m)</b>	38,99 ±25,39	49,87 ±35,14	34,01 ±14,71	43,23 ±26,13	39,85 ±24,92	29,70 ±11,05	32,41 ±10,56	33,51 ±14,71	40,46 ±22,08	34,10 ±20,67
<b>Alturas das Plantas-mãe (m)</b>	16,68 ±20,01	12,82 ±1,91	12,86 ±2,52	13,72 ±1,76	12,48 ±1,62	11,43 ±2,20	12,52 ±1,44	11,78 ±2,85	14,03 ±2,11	13,03 ±2,89
<b>Idades das Plantas-mãe</b>	31,64 ±7,39	27,24 ±6,79	26,80 ±11,68	28,00 ±9,37	18,72 ±5,26	22,12 ±11,84	19,04 ±5,94	27,80 ±5,76	24,32 ±6,30	18,64 ±8,28
<b>Abundâncias</b>	13,68 ±20,49	4,72 ±9,08	2,68 ±8,56	2,32 ±2,94	7,40 ±11,17	6,16 ±12,58	9,16 ±19,16	8,64 ±13,90	2,52 ±2,99	1,32 ±1,72

Avaliaram-se quais variáveis estão relacionadas com a colonização da *H. dulcis* realizou-se regressões múltiplas utilizando o software Past v. 3.06 (HAMMER et al., 2001). Para analisar a existência de relação entre o tempo de colonização da espécie e a invasão realizaram-se Regressões Geograficamente Ponderada (RGP) utilizando o software SAM v4.0 (RANGEL et al., 2010). Esta mesma análise foi utilizada para avaliar a influência das variáveis de sítio sobre a abundância de *H. dulcis*. A RGP permite que os parâmetros reais para cada local no espaço sejam estimados e mapeados ao invés de terem uma superfície tendenciosa (BRUNSDON et al., 1996). A RGP é um bom método para compreendermos os padrões em escalas locais e avaliar as mudanças na estrutura do modelo dentro de subconjuntos de dados, enquanto que os modelos globais podem ser úteis somente para explicar padrões gerais em toda a extensão dos dados (BINI et al., 2009).

A RGP estende essa estrutura da regressão tradicional, permitindo que os parâmetros locais sejam melhor estimados do que os parâmetros globais. Assim, o modelo RGP pode ser escrito conforme a Equação 1.

$$Y_i = \beta_0 (u_i, v_i) + \sum_k \beta_k (u_i, v_i) x_{ik} + \varepsilon_i \quad \text{Equação 1}$$

Onde  $(u_i, v_i)$  corresponde às coordenadas do  $i$ -ésimo ponto no espaço e  $k(u_i, v_i)$  é o resultado da função contínua  $k(u_i, v_i)$  no ponto  $i$ , ou seja, torna-se possível definir uma superfície contínua dos valores dos parâmetros que refletem a variabilidade espacial.

Avaliaram-se as variações de microsítio (espessura da serapilheira e a abertura do dossel) são importantes em prever a abundância de *H. dulcis* no entorno da planta-mãe, para tanto, realizamos sucessivas RGPs utilizando as variáveis individualmente e conjuntamente e, verificamos que o melhor ajuste para o modelo se dá quando avaliaram-se as variáveis conjuntamente.

## RESULTADOS

### Tempo de colonização como variável preditora para a abundância de *Hovenia dulcis*

Verificou-se que o tempo de residência da espécie invasora nos remanescentes não está relacionado com a abundância de regenerantes do entorno da planta-mãe ( $r^2= 0,00$ ;  $p=0,46$ ) (Figura 6). Por outro lado, apesar de termos encontrado uma amplitude de idade grande entre as plantas-mãe (7 a 55 anos), a colonização dos remanescentes se deu em um período de tempo curto, com uma média de 24 anos (Figura 7). Além disso, maior abertura de dossel e menor tamanho do remanescente foram diretamente relacionadas com menor intervalo médio de colonização de cada remanescente ( $r^2=0,60$ ;  $p=0,001$ ).

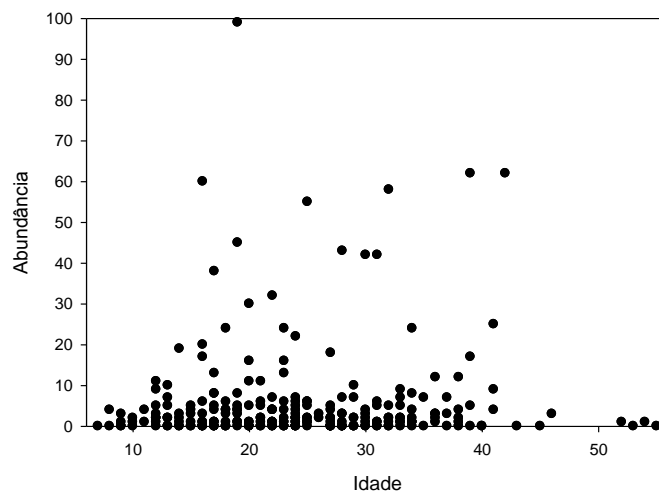


Figura 6: Relação entre abundância de regenerantes de *Hovenia dulcis* e idade das plantas-mãe (fundadoras das subpopulações) para as 250 subpopulações estudadas no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

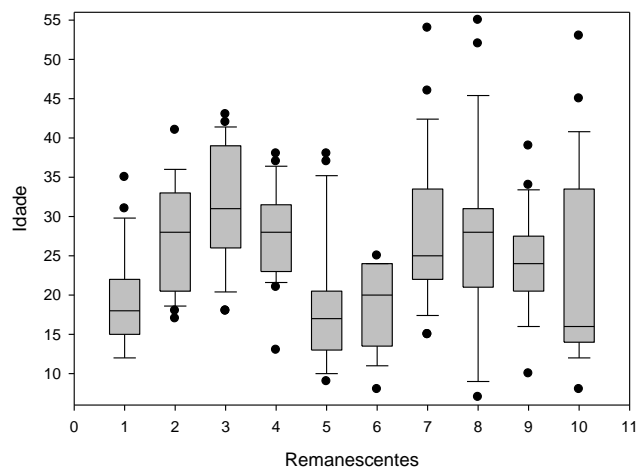


Figura 7: Variação de idade das plantas-mãe nos 10 remanescentes florestais estudados (em ordem crescente de tamanho) no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.



### Importância das variáveis de sítio para explicar a abundância de *Hovenia dulcis*

A espessura da serapilheira e a abertura do dossel se mostraram diretamente relacionados com a variação na abundância de regenerantes de *H. dulcis* ( $r^2=0,65$ ,  $p>0,01$ ). O melhor modelo (Kernel Adaptativo) foi ajustado em 5% das amostras (vizinhos) mais próximos. Adicionalmente, o modelo para explicar a abundância de *H. dulcis* a partir da espessura da serapilheira e da abertura do dossel mostrou que os dados esperados não são significativamente diferentes dos dados observados ( $p=0,86$ ) (Figura 8).

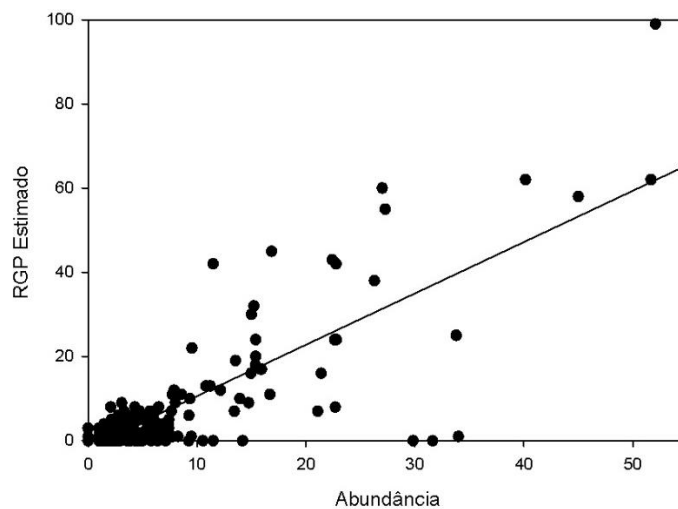


Figura 8: Correlação entre a abundância de *Hovenia dulcis* observada e a estimada a partir de uma Regressão Geograficamente Ponderada (RGP), considerando as variáveis espessura da serapilheira e abertura do dossel para as 250 subpopulações estudadas no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

A abundância de regenerantes no entorno das plantas-mãe variaram consideravelmente (de 0 a 99 regenerantes), sendo que, na grande maioria das amostras encontramos poucos ou nenhum regenerante (Figura 9). Por outro lado, em cada remanescente algumas plantas-mãe apresentaram um valor elevado de regenerantes, não havendo um padrão de regeneração entre as subpopulações de cada remanescente.

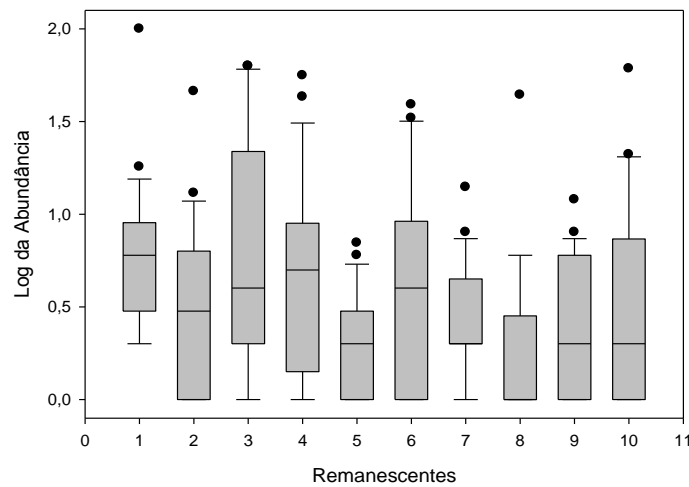


Figura 9: Abundância de regenerantes entre as subpopulações de cada um dos 10 remanescentes estudados (em ordem crescente de tamanho) no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

## Discussão

Nós verificamos que o tempo de colonização da *H. dulcis* nos remanescentes florestais não foi importante para predizer a abundância de plântulas e indivíduos juvenis. Evidências empíricas mostraram que plantas-mãe, individualmente, contribuem diferentemente para futuras gerações (GONZÁLEZ-MARTÍNEZ et al., 2006) e, desta forma, fatores como a diferenciação de genótipos e variações bióticas e abióticas locais acarretam drásticas variações populacionais, modificando a taxa de germinação e o estabelecimento das espécies exóticas invasoras (MATESANZ e SULTAN, 2013). Em nosso estudo, o menor tamanho do remanescente associado a um aumento da abertura do dossel levou à colonização histórica de *H. dulcis* de forma abrupta, demonstrando que os menores remanescentes são mais susceptíveis à colonização inicial. Dentro deste contexto, o regime distúrbios em nível de remanescente e o histórico de fragmentação estão intrinsecamente relacionados com a colonização inicial desta espécie invasora. A criação de condições favoráveis ao estabelecimento de espécies exóticas em escala de remanescente é responsável pelo processo de colonização em “pulsos” devido a alterações de fatores bióticos e abióticos os quais agem como filtro biológico ou como uma barreira mecânica para o estabelecimento da espécie (BELOTE e JONES, 2009; SCARPA e VALIO, 2008).

Verificamos que variações espaciais de fatores bióticos e abióticos ligados a distúrbios em escala de sítio explicam grande parte das variações na abundância de *H. dulcis*. A espessura da serapilheira e a abertura do dossel estão diretamente relacionadas com estas variações. A presença de clareiras e variações na estrutura da comunidade podem ser os principais

responsáveis por estas diferenças nas variáveis analisadas as quais são determinantes para variações na invasão desta espécie exótica. Distúrbios são frequentemente considerados como as variáveis mais importantes para a facilitação na invasão de plantas (VON HOLLE e MOTZKIN, 2007). Dupuy e Chazdon (2008) demonstraram que em clareiras, sob altas quantidades de luz, a remoção da serapilheira aumentou significativamente o recrutamento de plântulas. Desta forma, a acumulação de serapilheira juntamente com variações na abertura de dossel podem ser responsáveis por grandes variações na abundância de plantas exóticas invasoras, interferindo nas taxas de germinação e crescimento de plântulas (BELOTE e JONES, 2009).

Yeo et al. (2014) afirmam que a serapilheira é a única e mais importante variável para prever a abundância de plântulas da palmeira *Ptychosperma macarthurii*, no qual o aumento da camada de serapilheira tem um efeito inibitório sobre o sucesso de estabelecimento desta espécie de palmeira. A serapilheira pode reduzir a disponibilidade de luz que chega às sementes (JENSEN e GUTEKUNST, 2003). Sob grandes quantidades de serapilheira, pequenas sementes com pouca substância de reserva para o crescimento inicial, podem não ter recursos suficientes para atravessar toda a camada de serapilheira (YEO et al., 2014). O alongamento do hipocótilo através da serapilheira pode aumentar a chance de emergência, mas pode tornar as plântulas mais susceptíveis ao ataque de fungos e a danos mecânicos (CASAL et al., 1994). Desta forma, a serapilheira pode ser um dos componentes-chave que conferem resistência da comunidade nativa à invasão e que espécies invasoras com sementes pequenas, como é o caso da *H. dulcis*, podem ter a germinação e estabelecimento inibidos. Além disso, pesquisas com enfoque na dualidade de características biológicas (invasividade (com enfoque na espécie invasora) e invasibilidade (com enfoque na comunidade nativa)) e na interação das mesmas por variáveis como o tamanho das sementes da espécie introduzida e a barreira física proporcionada pela camada de serapilheira merecem maior atenção quando da avaliação dos processos de invasão por espécies de plantas exóticas (YEO et al., 2014).

Uma invasão não é um processo que ocorre em uma única escala espacial, é a convergência de explicações de escalas biogeográficas, regionais e locais (CADOTTE et al., 2005). Os processos que guiam a invasão operam em diferentes escalas espaciais e seu consequente efeito também exhibe dependência espacial (BROWN et al., 2008). A colonização dos remanescentes é dependente de processos que ocorrem em escala de paisagem (fragmentação) enquanto o processo de invasão é dependente de variações em escala de sítio.

Com nossos resultados, podemos afirmar que os padrões de invasão de *H. dulcis* são preditos por alguns fatores relacionados a heterogeneidade espacial, a qual é regida pelo regime

de distúrbios de origem natural ou antropogênica em distintas escalas. A colonização inicial é dependente de fatores que atuam em grande escala (em nível de remanescente) enquanto que o processo de invasão propriamente dito, depende de variações de variáveis de sítio como a espessura da serapilheira e a abertura do dossel.

## AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pelo suporte no desenvolvimento do estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (pela bolsa de doutorado) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (bolsa de doutorado sanduíche, processo nº18900-12-7) pelo apoio financeiro no desenvolvimento do projeto. A Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI – Câmpus de Erechim pelo suporte ao longo de parte da pesquisa. A Facultad de Ciências e de Agronomia da Universidad de Chile pelo suporte ao longo do período de estadia do doutorado sanduiche naquele país.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BELOTE, R.T. e JONES, R.H. 2009. Tree leaf litter composition and nonnative earthworms Influence plant invasion in experimental forest floor mesocosms. **Biological Invasions**, 11:1045-1052.
- BINI, L.M. et al. 2009. Coefficient shifts in geographical ecology: an empirical evaluation of spatial and non-spatial regression. **Ecography** 32:193-204.
- BRASIL 2008. **Instrução Normativa 6, de 23 de setembro de 2008**. Reconhece as espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção. Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Poder Executivo, Brasília.
- BROWN, K.A.; SPECTOR, S. e WU, W. 2008. Multi-scale analysis of species introductions: combining landscape and demographic models to improve management decisions about non-native species. **Journal of Applied Ecology** 45:1639-1648.
- BRUNSDON, C.; FOTHERINGHAM, A.S. e CHARLTON, M. 1996. Geographically weighted regression: a method for exploring spatial nonstationarity. **Geographical Analysis** 28:281-289.
- CADOTTE, M.W.; MURRAY, B.R. e LOVETT-DOUST, J. 2005. Ecological patterns and biological invasions: using regional species inventories in macroecology. **Biological Invasion**, 8:809-821.

- CAREY, M.P.; SANDERSON, B.L.; BARNAS, K.A. e OLDEN, J.D. 2012. Native invaders - challenges for science, management, policy, and society. **Frontiers in Ecology and the Environment** 10:373-381.
- CASAL, J.J.; BALLARÉ, C.L.; TOURN, M. e SÁNCHEZ, R.A. 1994. Anatomy, growth and survival of a long-hypocotyl mutant of *Cucumis sativus* deficient in phytochrome B. **Annual Botany (London)** 73:569-575.
- DUPUY, J.M. e CHAZDON, R.L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. **Forest Ecology and Management** 255:3716-3725.
- ELLSWORTH, J.W.; HARRINGTON, R.A.; FOWNES, J.H. 2004. Seedling emergence, growth, and allocation of Oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. **Forest Ecology and Management** 190:255-264
- FORMAN, R.T.T. e GODRON, M. 1986. **Landscape ecology**. First edition. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. 1999. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation, version 2.0**. Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies, Burnaby, British Columbia, Canada, and Millbrook, New York
- GARCÍA, R.A.; PAUCHARD, A. e ESCUDERO, A. 2014. French broom (*Teline monspessulana*) invasion in south-central Chile depends on factors operating at different spatial scales. **Biological Invasions** 16:113-124.
- GAVIER-PIZARRO, G.I.; KUEMMERLE, T.; HOYOS, L.E.; STEWART, S.I.; HUEBNER, C.D.; KEULER, N.S. e RADELOFF, V.C. 2012. Monitoring the invasion of an exotic tree (*Ligustrum lucidum*) from 1983 to 2006 with 1 Landsat TM/ETM<sub>+</sub> satellite data and support vector machines in Córdoba, Argentina. **Remote Sensing of Environment**. 122:134-145
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C.; BURCZYK, J.; NATHAN, R.A.N.; NANOS, N.; GIL, L. e ALÍA, R. 2006. Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). **Molecular Ecology** 15:4577-4588
- HAMMER, O.; HARPER, D.A.T. e RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica** 4(1):9pp.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. **Tree-ring Bulletin** 43:69-78.
- JAUNI, M. e HYVÖNEN, T. 2010. Invasion level of alien plants in semi-natural agricultural habitats in boreal region. **Agriculture, Ecosystems & Environment** 138:109-115.
- LORENZI, H.; SOUZA, H.M.; TORRES, M.A.V. e BACHER, L.B. 2003. **Árvores Exóticas no Brasil: madeiras, ornamentais e aromáticas**. 1.ed. Nova Odessa: Platarum 352p.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 2012. **Manual técnico da vegetação brasileira 2ª ed.** Rio de Janeiro.

JENSEN, K. e GUTEKUNST, K. 2003 Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. **Basic and Applied Ecology** 4:579-587.

LICHSTEIN, J.W.; SIMONS, T.R.; SHRINER, S.A. e FRANZREB, K.E. 2002. Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. **Ecological Monographs**, 72:445-463

MACK, R.N.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W.M.; EVANS, H.; CLOUT, M. e BAZZAZ, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. **Ecological Applications** 10:689-710

MATESANZ S, SULTAN SE (2013) High-performance genotypes in an introduced plant: insights to future invasiveness. *Ecology* 94:2464-2474

PAUCHARD, A.; SHEA, K. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. **Biological Invasions** 8:399-413

PAUCHARD, A. e ALABACK. P.B. 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. **Conservation Biological** 18:238-248

PAUCHARD, A.; ALABACK, P. e EDLUND, E. 2003. Plant invasions in protected areas at multiple scales: *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) in the West Yellowstone area. **Western North American Naturalist** 63(4):416-428

OLIVEIRA-FILHO, et al. 2013. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. **Journal of Plant Ecology**, doi: 10.1093/jpe/rtt058.

RANGEL, T.F.; DINIZ-FILHO, J.A.F. e BINI, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. **Ecography** 33:1-5.

RICHARDSON, D.M. e PYŠEK, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. **Progress in Physical Geography** 30:409-431

RICHARDSON, D.M.; HOLMES, P.M.; ESLER, K.J. GALATOWITSCH, S.M.; STROMBERG, J.C.; KIRKMAN, S.P.; PYŠEK, P. e HOBBS, R.J. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. **Diversity and Distributions** 13(1):126-139.

RICHARDSON, D.M.; DAEHLER, C.C.; LEISHMAN, M.R.; PAUCHARD, A. e PYŠEK, P. 2010. Plant invasions: theoretical and practical challenges. **Biological Invasions** 12:3907-3911

ROCHA, V.J.; AGUIAR, L.M.; SILVA-PEREIRA, J.E.; MORO-RIOS, R.F.; e PASSOS, F.C. 2008. Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 25 (4):594-600.

SAKAI, A.; ALLENDORF, F.W.; HOLT, J.S.; LODGE, D.M.; MOLOFSKY, J.; WITH, K.A.; BAUGHMAN, S.; CABIN, R.J.; COHEN, J.E.; ELLSTRAND, N.C.; MCCAULEY, D.E.; O'NEIL, P.; PARKER, I.M.; THOMPSON, J.N. e WELLER, S.G. 2001. The population biology of invasive species. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 32:305-332.

SCARPA, F.M. e VALIO, I.F.M. 2008. Relationship between seed size and litter effects on early seedling establishment of 15 tropical tree species, 09/2008. **Journal of Tropical Ecology** 24(5):569-573

SCHULMAN, E. 1956. **Dendroclimatic Changes in Semiarid America**. University of Arizona Press: Tucson

SCHUMACHER, N.H. 1996. Using landscape indices to predict hábitat connectivity. **Ecology** 77:1210-1225.

SEBERT-CUVILLIER, E.; SIMON-GOYHENECHÉ, V.; PACCAUT, F.; CHABRERIE, O.; GOUBET, O. e DECOCQ, G. 2008. Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. **Landscape Ecology** 23:787-801

STOKES, M.A. e SMILEY, T.L. 1968. **AN INTRODUCTION TO TREE-RING DATING**. University of Arizona Press, Tucson.

TERWEI, A.; ZERBE, S.; ZEILEIS, A.; ANNIGHÖFER, P.; KAWALETZ, H.; MÖLDER, I. e AMMER, C. 2013. Which are the factors controlling tree seedling establishment in North Italian floodplain forests invaded by non-native tree species? **Forest Ecology and Management** 304:192-203.

THOMSEN, M.A.; D'ANTONIO, C.M.; SUTTLE, K.B. e SOUSA, W.P. 2006. Ecological resistance, seed density, and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. **Ecology Letters** 9:160-170

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R. e LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, Departamento de recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.

VON HOLLE, B. e MOTZKIN, G. 2007. Historical land use and environmental determinants of nonnative plant distribution in coastal northeastern United States. **Biological Conservation** 136: 33-43

WITH, K.A. 2002. The landscape ecology of invasive spread. **Conservation Biological** 16:1192-1203.

YEO, H.H.T.; CHONG, K.Y.; YEE, A.T.K.; GIAM, X.; CORLETT, R.T. e TAN, H.T.W. 2014. Leaf litter depth as an important factor inhibiting seedling establishment of an exotic palm in tropical secondary forest patches. **Biological Invasions**, 16:381-392.

# Capítulo II



## **Influência da remoção da serapilheira, da abertura do dossel e da proximidade de matrizes adultas no recrutamento de plântulas de *Hovenia dulcis* Thunberg na Floresta Atlântica subtropical**

### **RESUMO**

Compreender os mecanismos que permitem que as espécies exóticas invadam comunidades nativas é um tema de grande interesse. O papel de filtros ecológicos versus a disponibilidade de propágulos tem sido o foco de pesquisas que mostram que as respostas das espécies pode depender fortemente de fatores bióticos e abióticos locais. Em florestas, a camada de serapilheira serve como um importante mecanismo, o qual regula várias funções do ecossistema incluindo ciclagem de energia, liberação de nutrientes, regeneração arbórea e a manutenção da biodiversidade. Os dados de distribuição de luz na floresta podem ser utilizados para estimar o crescimento e o recrutamento, fundamentais para a regeneração da floresta. A compreensão das tendências de mudanças no regime de luz ao longo dos diferentes estágios sucessionais ou até mesmo em áreas com maior ou menor grau de impactação por distúrbios podem ser úteis para a gestão destes ecossistemas. Desta forma, este trabalho teve como objetivo: (I) verificar quais fatores estão relacionados com a pressão de propágulos e se a pressão de propágulos está relacionada com a abundância do estabelecimento de plântulas de *H. dulcis*, (II) se a presença/ausência da serapilheira está relacionada com diferenças no recrutamento de plântulas de *H. dulcis*; (III) se a abertura do dossel está relacionada com o recrutamento de plântulas da espécie e (IV) se a sobrevivência e o recrutamento de plântulas desta espécie variam entre os tratamentos sob e distante da copa da planta mãe. Foram avaliados oito remanescentes florestais com tamanhos entre 2,98 a 29,05 ha. Em cada remanescente foram selecionadas quatro subpopulações isoladas de *H. dulcis* (sítios de amostragem) para a avaliação da chuva de sementes, por meio da implantação de coletores de 1m<sup>2</sup>, totalizando 32 amostras. Os coletores de sementes foram implantados sempre na metade do raio da copa em uma direção escolhida por sorteio, padronizando assim, a metodologia de coleta. Avaliou-se dois níveis de serapilheira (ausência de serapilheira e presença/controle), além disso medimos a espessura de serapilheira em cada parcela. Este experimento foi realizado do tipo pareado: uma parcela sob a copa e outra ao dobro do diâmetro da copa. Em cada um dos oito remanescentes florestais avaliados elegemos quatro plantas mãe, destas, em duas, removemos a serapilheira e em duas apenas demarcamos a parcela. Nossos resultados demonstraram que a chuva de sementes ocorre de forma aleatória, não sendo influenciada por nenhuma variável avaliada. A germinação está positivamente relacionada com a chuva de sementes, porém, não está relacionada com o recrutamento de plântulas. A sobrevivência e o recrutamento parecem ser favorecidos sob a copa da planta mãe, onde nossos resultados apontam para uma influência da camada de serapilheira apenas distante da copa da planta mãe. Desta forma, concluímos que a distribuição em subpopulações de *H. dulcis* é favorecida por um processo de retroalimentação positiva da espécie, onde a espécie apresenta um maior percentual de sobrevivência.

**Palavras chave:** Espécies exóticas invasoras, Filtros Ecológicos, Pressão de propágulos, Recrutamento de plântulas.

## ABSTRACT

Understanding the mechanisms that allow exotic species to invade native communities is a topic of great interest. The role of ecological filters versus the availability of propagules has been the focus of this research, which shows that species response may strongly depend on local biotic and abiotic factors. In forests, the litter layer serve as an important mechanism, which regulates various ecosystem functions, including energy cycling and nutrient liberation, tree regeneration and biodiversity maintenance. Data on the light distribution in the forest can be used to estimate growth and recruitment, which are essential for the forest regeneration. The comprehension of the changing tendencies on the light regimes during the different succession stages, or even in areas with a higher or lower grade of impact by disturbance may be useful for the management of these ecosystems. Thus, this study aimed (i) to identify which factors are related to the propagule pressure, and if this pressure is related to the abundance and seedling establishment of *H. dulcis*, (ii) if the presences or absence of the litter is related to the differences on the recruitment of seedlings of *H. dulcis*; (iii) if the canopy openness is related to the seedlings recruitments of the same species; and (iv) address whether the survival and recruitment of seedlings vary between treatments under and distant from the mother plant crown. We sampled eight forest remnants, whose size ranged from 2.98 to 29.05 ha. In each remnant four isolated subpopulation of *H. dulcis* (sampling sites) were chosen in order to assess the seed rain, by implementing 1 m<sup>2</sup> seed traps, totaling 32 samples by remnant. Seed traps were always placed in the half extension of the tree crown at a random obtained direction, thusly patterning the collection method. Two litter levels were assessed (no litter presence and presence/control), also the accumulation of litter in each plot was measured. This experiment was performed in a paired way: one part under the crown and the other at twice the size of the crown diameter. In each forest remnant, we select four mother plants, in two of them, we removed the litter and in the remaining, we only marked the plot. Our results showed that there was no effect of local variable in the seed rain, not being influenced by none assessed variable. The germination was positively related to the seed rain, however it is not related to the seedling recruitment. Survival and recruitment seem to be favored beneath the mother plant crown, where our results point to a litter layer influence just far enough from the mother plant crown. Thus, we conclude that a positive feedback process of the species favors the subpopulation distribution of *H. dulcis*, where it shows a bigger percentage of survival.

**Keywords:** Invasive exotic species, Ecological filters, propagule pressure, seedling recruitment.

## INTRODUÇÃO

Compreender os mecanismos que permitem que as espécies exóticas invadam comunidades nativas é um tema de grande interesse (WILLIAMSON, 1996; LONSDALE, 1999; BELOTE et al., 2008; ESCHTRUTH e BATTLES, 2009), o qual nos direciona a uma questão chave, essencial para reduzir o impacto das espécies invasoras sobre os ecossistemas (BYERS et al., 2002): o que limita a propagação de espécies exóticas invasoras?

Há extensas evidências que os distúrbios aumentam a invasibilidade (ELTON, 1958; HOBBS e HUENNEKE, 1992; HUTCHINSON e VANKAT, 1997; DAEHLER, 2003; HUSTON, 2004; HUEBNER e TOBIN, 2006; CHAMBERS et al., 2007; DEGASPERIS e MOTZKIN, 2007; ESCHTRUTH e BATTLES, 2009). Espécies de plantas invasoras são uma das mais importantes ameaças diretas a estrutura, função e diversidade de ecossistemas. A propagação de espécies de plantas invasoras está entre os assuntos mais urgentes para a conservação da natureza em escala global (UNEP, 2010) e a identificação dos passos que levam uma espécie a se tornar invasora com vistas a prevenir sua introdução e estabelecimento é uma das principais metas do Plano Estratégico para a Biodiversidade para 2020 (CE, 2011).

O que limita o estabelecimento de espécies de plantas em uma comunidade é uma questão recente em ecologia (NUÑES et al., 2011). O papel de filtros ecológicos versus a disponibilidade de propágulos tem sido o foco de pesquisas que mostram que as respostas das espécies podem depender fortemente de fatores bióticos e abióticos locais (TURNBULL et al., 2000; CLARK et al., 2007; POULSEN et al., 2007; MYERS e HARMS, 2009). No entanto, estes trabalhos mostram que a limitação de propágulos parece ser um fator fundamental para explicar a presença e a abundância de espécies de plantas arbóreas. Estes resultados não dizem respeito somente às espécies nativas; vários estudos sugerem que ambas as espécies nativas e exóticas podem ser afetadas pela disponibilidade de propágulos (LOCKWOOD et al., 2005; SIMBERLOFF, 2009).

A pressão de propágulos - isto é, o número de indivíduos da espécie e número de vezes que a espécie é introduzida (número de indivíduos introduzidos), o número de distintos eventos de introdução (cada um com seu próprio propágulo), e/ou os padrões espaciais e temporais da chegada de propágulos - tem sido afirmado como sendo o fator-chave mais frequente para explicar o sucesso ou a falha das invasões (CASSEY et al., 2004; COLAUTI et al., 2006; LOCKWOOD et al., 2005, 2007; REASER et al., 2008). Por exemplo, Lockwood et al. (2009) afirmaram que "é agora amplamente reconhecido que o principal determinante do sucesso do estabelecimento é a pressão de propágulos ou o número de indivíduos introduzido". Poucos estudos detalhados sobre sistemas experimentais com informações sobre a pressão de

propágulos e a taxa de sucesso oferecem suporte para essa hipótese (MEMMOTT et al., 2005, VON HOLLE e SIMBERLOFF, 2005; MARON, 2006).

O estudo dos passos que levam a invasão biológica e da pressão de propágulos são conceitos-chave para a prevenção de invasões. Um estudo recente com plantas exóticas no Parque Nacional Kruger (PNK), África do Sul, indicou que a compreensão de como condutores de pressão de propágulos operam pode ser potencialmente aplicado à gestão para áreas invadidas ou em processo de invasão por espécies exóticas (MEYERSON e PYŠEK, 2013).

Adicionalmente, a regeneração de plantas é afetada por numerosos parâmetros ambientais, tais como luz, temperatura, disponibilidade de água, nutrientes e serapilheira, entre os quais a luz e a serapilheira podem ser dois dos fatores fundamentais que influenciam a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas (FUCHS et al., 2000; OLSON e ALLANDER, 2002; SONOHAT et al., 2004; WEI et al., 2009).

Em florestas, a camada de serapilheira serve como um importante mecanismo, o qual regula várias funções do ecossistema incluindo liberação de nutrientes, regeneração arbórea e a manutenção da biodiversidade (GILLIAM e ROBERTS, 2003; SAYER, 2006). Quando as atividades humanas, direta ou indiretamente alteram esse sistema via distúrbios, mudança climática, extinção ou facilitação de invasões biológicas pode criar uma condição de dificuldade ou facilitação da invasão por outras espécies (BELOTE e JONES, 2009), dependendo do tipo de distúrbio, da intensidade e dos requerimentos destas novas espécies.

Muitas espécies de plantas requerem distúrbios na superfície do solo ou na camada orgânica da serapilheira para se estabelecerem, visto que, os mesmos podem ser uma barreira a estas espécies (KEEVER, 1973; MARKS, 1983; FACELLI e PICKETT, 1991). A fase inicial de estabelecimento de espécies invasoras pode ser influenciada por processos estocásticos e pressão de propágulos (TILMAN, 2004; EPPSTEIN e MOLOFSKY, 2007). Baseado na disponibilidade de recursos, a teoria de nicho prediz que o crescimento subsequente depende da disponibilidade de alguns recursos, tais como nutrientes e luz (TILMAN, 2004; EPPSTEIN e MOLOFSKY, 2007), também referido como “nichos vagos” (KAWATA, 2002). A acumulação da camada de serapilheira ao longo do tempo pode influenciar na disponibilidade de nutrientes e na disponibilidade de luz (FARRER e GOLDBERG, 2009).

Para Coq et al. (2012) a composição da serapilheira pode afetar o crescimento, a alocação de biomassa, a área foliar e a quantidade de raízes secundárias de plântulas. Mesmo sob condições de baixa fertilidade a liberação de nutrientes pela decomposição da serapilheira não garante, necessariamente, um maior crescimento das plântulas (COQ et al., 2012).

Como efeitos negativos da serapilheira podem ser relatados a liberação de compostos tóxicos que agem diretamente nas raízes das plântulas mas que também aparecem como inibidores de microrganismos decompositores. Para Coq et al. (2012), tais efeitos foram aparentes no crescimento de plântulas de *Goupia spp.* mesmo em sua própria serapilheira. Estes resultados sugerem que a camada de serapilheira pode representar um fator chave no estabelecimento e crescimento em plântulas de espécies arbóreas.

A heterogeneidade natural da cobertura de serapilheira promove a coexistência das espécies (FACELLI e PICKETT, 1991) pela facilitação ou supressão na germinação das sementes e na emergência das plântulas, influenciando a sobrevivência de plântulas em manchas de pequena escala em toda a área de floresta (SAYER, 2006). A remoção experimental da serapilheira é necessária para prover uma base sólida na avaliação da importância da camada de serapilheira (SAYER, 2006). A quantidade de serapilheira varia grandemente tanto em escala espacial quanto temporal e é determinada principalmente pelo clima, sazonalidade, topografia, origem do solo e distribuição de espécies (SAYER, 2006). Além disso, mudanças climáticas podem afetar a espessura da serapilheira, pelas mudanças no regime de chuva e média anual de temperatura (CONDIT et al., 1996).

A estrutura da cobertura florestal constitui um complexo arranjo espacial de folhas, galhos e troncos de árvores e tem sido um importante foco de pesquisa devido a sua influência sobre uma vasta gama de processos biofísicos e ecológicos (PARKER, 1995; SPIES, 1998). A relação entre a estrutura do dossel e a distribuição temporal e espacial da luz incidente no sub-bosque tem atraído um interesse particular de ecologistas que estudam os efeitos da perturbação natural, sucessão florestal, exploração de madeira e as prescrições silviculturais sobre a sobrevivência, padrão e diversidade de plantas de sub-bosque (WRIGHT et al., 1998; NICOTRA et al., 1999).

Um dos fatores dominantes que controlam o crescimento e desenvolvimento de florestas é a penetração da radiação solar (LAW et al., 2001; HARDY et al., 2004). Os dados de distribuição de luz na floresta podem ser utilizados para estimar o crescimento e o recrutamento, os quais são fundamentais para a regeneração da floresta. O progresso na modelagem de florestas tornou possível estimar a distribuição da radiação solar dentro de áreas de floresta (RAUTIAINEN e STENBERG, 2005; SILVA et al., 2007). A compreensão das tendências de mudanças no regime de luz ao longo dos diferentes estágios sucessionais ou até mesmo em áreas com maior ou menor grau de impactação por distúrbios podem ser úteis para a gestão destes ecossistemas.

Para Qi et al. (2014), a limitação de luz e a camada da própria serapilheira podem resultar em um micro-habitat desfavorável, sendo considerados os mecanismos potenciais que regulam o recrutamento de plântulas.

Espécies introduzidas frequentemente se estabelecem com sucesso em ecossistemas que já foram alterados por distúrbios, de origem antrópica (GILBERT e LECHOWIZC, 2005), as quais, geralmente, preferem habitat com grande disponibilidade de luz (MILBAU e NIJS, 2004).

Uma maneira de compreender os processos que determinam o sucesso de plantas invasoras é estudar a sobrevivência durante os estágios iniciais de estabelecimento (ou seja, plântulas e juvenis) (GREEN et al., 2004). As plântulas e juvenis, isto é, as primeiras fases do ciclo de vida de uma árvore são fases críticas para o seu estabelecimento e, por isso, é importante analisar como o desempenho destas plantas pode estar relacionada com a irradiância solar e outras variáveis do meio no qual as mesmas germinam e se estabelecem. Desta forma, especificamente, perguntamos (I) para *Hovenia dulcis* quais fatores estão relacionados com a pressão de propágulos e se a pressão de propágulos está relacionada com a abundância do estabelecimento de plântulas da espécie, (II) se a presença/ausência da serapilheira está relacionada com diferenças no recrutamento de plântulas de *Hovenia dulcis*; (III) se a abertura do dossel está relacionada com o recrutamento de plântulas da espécie e (IV) se a sobrevivência e o recrutamento de plântulas desta espécie variam entre os tratamentos sob e distante da copa da planta mãe.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo e amostragem**

Este estudo foi conduzido em oito remanescentes florestais com tamanhos entre 2,98 a 29,05 ha na área de entorno do Parque Estadual Fritz Plaumann, o qual é uma área protegida estabelecida em 1998 no município de Concórdia, estado de Santa Catarina, Brasil, entre as coordenadas (27°18'36" e 52° 05' 00" S; 27°16'30" e 52°06'36" W) (Figura 10) ao longo do rio Uruguai, uma região de clima tipo cfa (subtropical) na classificação de Köppen-Geiser. Esta região está localizada no domínio da Floresta Atlântica, em uma área de transição entre Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila Mista (IBGE 2012). Todos os dados deste estudo foram coletados em remanescentes de Floresta Estacional Semidecídua.

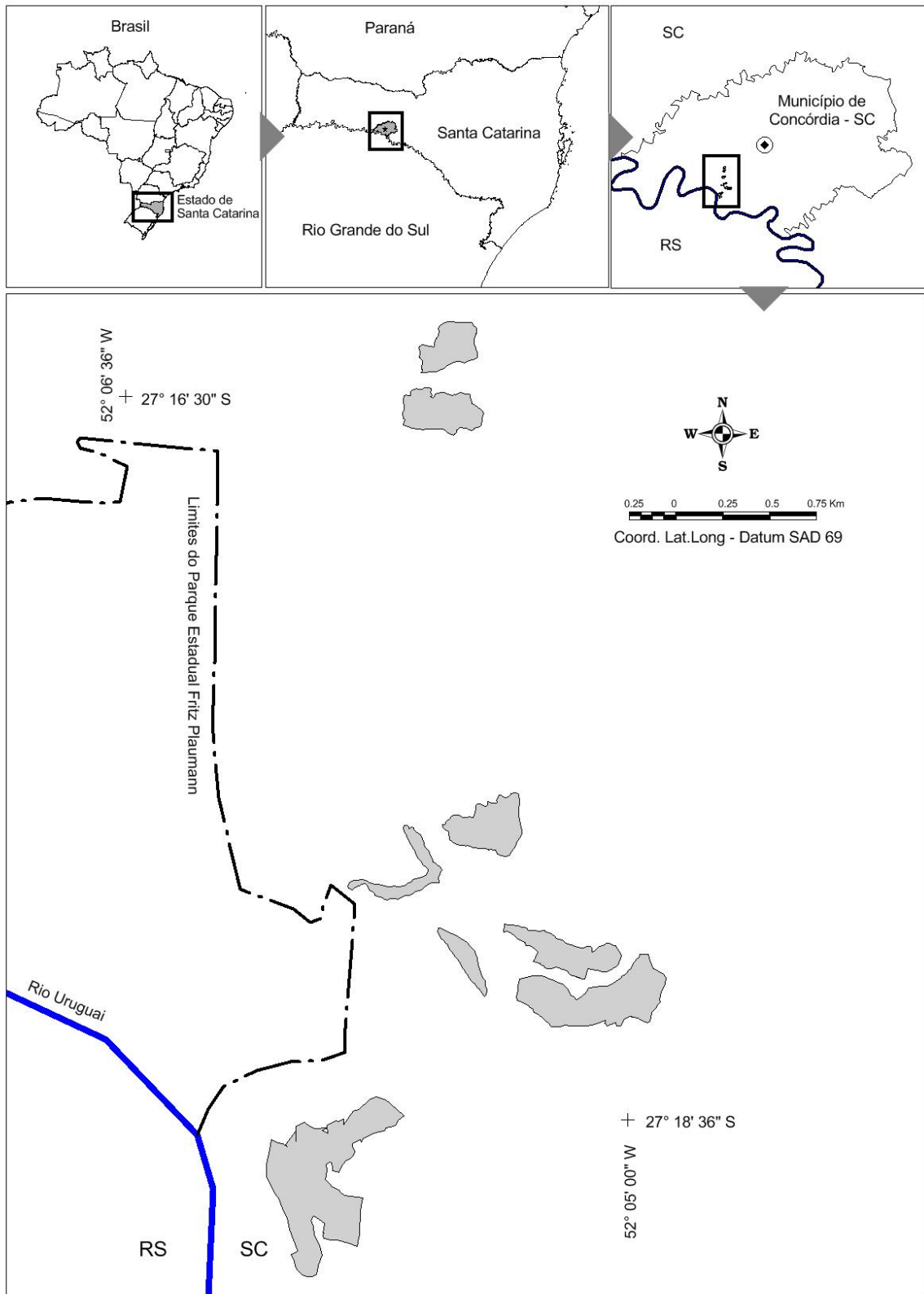


Figura 10: Localização geográfica e representação dos 8 remanescente florestais estudados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

A escolha dos remanescentes se deu por apresentarem uma estrutura florestal semelhante (formação secundária) de acordo com a RESOLUÇÃO CONAMA nº 4, de 4 de maio de 1994, a qual define em seu Artigo 2º que: "*Vegetação secundária ou em regeneração é aquela resultante dos processos naturais de sucessão, após supressão total ou parcial da vegetação primária por ações antrópicas ou causas naturais, podendo ocorrer árvores remanescentes da vegetação primária*".

Elegeram-se quatro subpopulações isoladas de *H. dulcis* (sítios de amostragem) (que não possuíam indivíduos em estágio reprodutivo a menos de 25 metros da planta mãe) para cada remanescente, onde buscamos a planta maior, teoricamente a mais velha (a fundadora da mancha/subpopulação: a planta-mãe) (usamos as mesmas subpopulações do Capítulo I para que pudéssemos relacionar as informações obtidas neste estudo com as do estudo anterior).

### **Tempo de colonização**

Para avaliarmos a idade das plantas mãe em cada sítio amostral, coletamos duas amostras de seções transversais do tronco utilizando um trado de incremento Hæglof de 5.1 mm de diâmetro, a uma altura de 1,30 m do solo. As amostras foram fixadas em suportes de madeira, secas e polidas mecanicamente com lixas de diferentes granulações, partindo da mais grossa para a mais fina (80-600 grãos) (Figura 11). Os anéis de crescimento foram inspecionados com um estereomicroscópio e datados seguindo os métodos descritos por Stokes e Smiley (1968). A idade-calendário dos anéis de crescimento foi atribuída conforme Schulman (1956).



Figura 11: Imagem de parte de um cilindro do tronco de um indivíduo de *Hovenia dulcis* demonstrando a presença dos anéis de crescimento e das células do xilema.

Para verificar a precisão dos dados dendrocronológicos as séries de anéis de crescimento foram comparadas entre as duas amostragens de cada árvore, método conhecido como datação cruzada (STOKES e SMILEY, 1968; HOLMES, 1983). O sincronismo entre amostras permite a localização e correção de erros de interpretação ocasionados por variações anatômicas da



madeira, como anéis falsos e anéis faltantes, por exemplo. Medimos o diâmetro à altura do solo (DAS) e estimamos a altura de todas as plantas mãe.

### **Avaliação da chuva de sementes**

Implantamos coletores de 1m<sup>2</sup> nas quatro subpopulações onde realizamos o experimento em cada remanescente totalizando 32 amostras, sendo que, tivemos o cuidado para que não houvessem outros indivíduos da mesma espécie em estágio reprodutivo a pelo menos 25 metros de distância (distância da qual acredita-se ser suficiente para eliminar este efeito) para não influenciarem no número de sementes coletadas.

Todos os dados foram coletados entre abril de 2014 e janeiro de 2015, para que, desta forma, baseado no conhecimento prévio da espécie, buscou-se abranger todo o período do primeiro e principal gargalo desta espécie, onde, geralmente, a maioria das plântulas germinadas morrem. Para tanto, montou-se os coletores de sementes sempre na metade do raio da copa em uma direção escolhida por sorteio, padronizando assim, a metodologia de coleta.

### **Efeito da serapilheira sobre o estabelecimento de plântulas**

Usou-se um delineamento amostral com dois níveis de serapilheira (ausência de serapilheira e presença/controle). Este experimento foi realizado do tipo pareado: uma parcela sob a copa e outra ao dobro do diâmetro da copa de cada planta mãe (Figura 12). Em cada um dos oito remanescentes florestais avaliados elegemos quatro plantas mãe, destas, em duas, por sorteio, elegemos a orientação para a montagem das parcelas (Norte, Sul, Leste ou Oeste), posteriormente medimos o diâmetro da copa e em seguida montamos duas parcelas de 1m<sup>2</sup>.

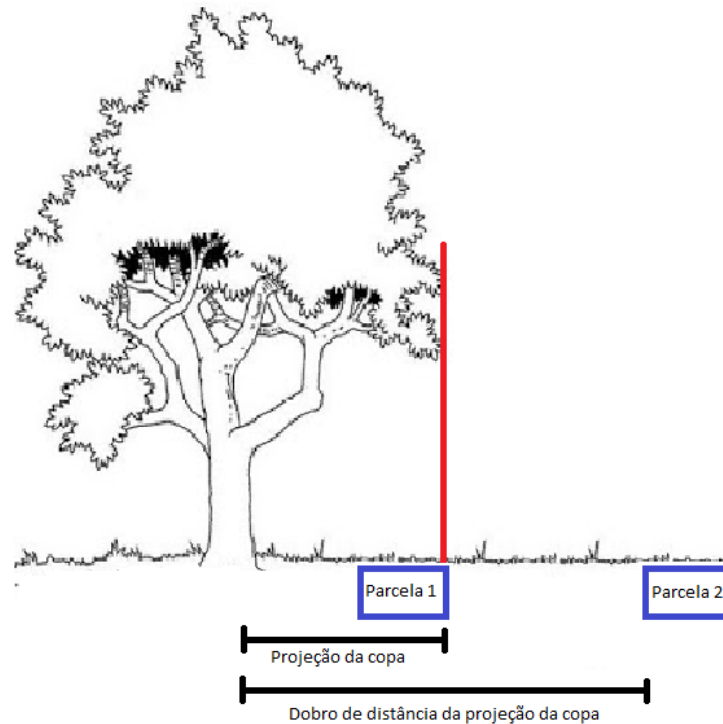


Figura 12: Esquema da montagem das parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil. A Parcela 1 foi montada a partir do limite da projeção da copa (diâmetro) para o interior da mesma; A Parcela 2 foi montada na distância a partir do dobro do diâmetro da copa; Ambas parcelas foram montadas na mesma direção.

Em cada remanescente florestal avaliado, em duas árvores removemos a serapilheira das parcelas, separamos as sementes e as espalhamos sobre a parcela, a fim de avaliar o efeito da remoção da serapilheira sobre a germinação e estabelecimento de *H. dulcis* (Figura 13) nas outras duas árvores, simplesmente delimitamos as parcelas (grupo controle).



Figura 13: Demarcação das parcelas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

### Demarcação e acompanhamento do experimento

Em cada uma das parcelas, cada plântula germinada foi demarcada com um palito para facilitar o acompanhamento (Figura 14), fizemos visitas mensais por seis meses entre maio e dezembro de 2014, contando as plântulas germinadas (acrescentando um palito ao lado de cada uma) e retirando os palitos das plântulas que haviam morrido.



Figura 14: Tomada de dados realizados nas 64 parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

### Avaliação da Abertura do Dossel

Para avaliar a abertura do dossel, no mês de dezembro de 2014, fizemos uma fotografia no centro de cada parcela (Figura 15), as quais foram tomadas utilizando uma câmera CANON EOS REBEL com uma lente olho de peixe RAINOX 180°.



Figura 15: À esquerda representação de foto para avaliar abertura do dossel. À direita lente olho de peixe a qual acoplada a uma câmera digital tipo reflex para a tomada das fotos.

As fotografias foram tratadas usando o software Gap Light Analyzer (GLA©1999, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canadá) (FRAZER et al., 1999). No



tratamento das fotos, ajustamos manualmente as mesmas, corrigindo saturações causadas pelo excesso de luz e o excesso ou falta de brilho, para que o valor da abertura do dossel fosse o mais próximo possível da realidade (Figura 16).



Figura 16: À esquerda imagem original tomada para cada uma das 64 parcelas avaliadas e à direita a mesma imagem após ser tratada no programa Gap Light Analyzer®.

### Montagem dos coletores de sementes

Em cada uma das 32 árvores escolhidas, sorteamos uma direção para a implantação da parcela 1m<sup>2</sup>, a qual foi instalada na metade do diâmetro da copa, a fim de posicioná-la, teoricamente, no ponto ótimo da densidade de sementes da planta (Figura 17).



Figura 17: Coleta da chuva de sementes nas parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

## ANÁLISE DE DADOS

Para analisar se a pressão de propágulos está relacionada com o estabelecimento de plântulas de *H. dulcis*, foram realizadas regressões lineares comparando o número de sementes e o número de indivíduos germinados. Posteriormente, foram realizadas regressões para avaliar a relação entre o número de sementes produzida e a abundância de plântulas que sobreviveram.

Para avaliar se a presença/ausência de serapilheira interfere na germinação de plântulas, utilizando-se o teste de Wilcoxon, analisou-se a diferença entre as amostras com e sem serapilheira. Além disso, comparou-se todas as parcelas com serapilheira com todas as parcelas onde houve remoção da mesma.

Para analisar a influência da abertura do dossel sobre o recrutamento de plântulas foram realizadas regressões entre as variáveis abertura do dossel e abundância de plântulas.

Para avaliar a influência das plantas mãe e da serapilheira sobre a sobrevivência de plântulas, comparou-se, utilizando o teste de Wilcoxon, as amostras com e sem serapilheira, próximas e distantes da planta mãe. Adicionalmente, comparamos as amostras com serapilheira e sem serapilheira sob a copa das plantas mãe e com serapilheira e sem serapilheira distantes das plantas mãe.

Para avaliar a influência das plantas mãe e da serapilheira sob o estabelecimento de plântulas, por meio do teste de Wilcoxon, comparou-se as amostras com serapilheira e sem serapilheira sob e distante da copa. Além disso, comparou-se todas as parcelas com serapilheira com todas as parcelas onde houve remoção da mesma. Todas estas análises foram realizadas no programa Past v. 3.06 (HAMMER et al., 2001).

## RESULTADOS

Os resultados dos testes estatísticos mostraram que não há relação entre o número de sementes com nenhuma das variáveis analisadas, tanto bióticas como abióticas (tabela 3).

Tabela 3: Valores de regressão entre o número de sementes/m<sup>2</sup> e variáveis das plantas mãe e do ambiente em cada uma das 48 parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Variáveis	r-quadrado (%)	Valor de P
N. de sementes x altura	0,03	0,26
N. de sementes x DAP	0,02	0,39
N. de sementes x idade	0,01	0,54
N. de sementes x abertura do dossel	0,01	0,62

Quando relacionamos o número de plântulas germinadas nas parcelas sob a copa de cada árvore amostrada com o número de sementes produzida em cada uma destas árvores,

percebemos que o número de plântulas germinadas está diretamente relacionado com a pressão de propágulos ( $r^2=0,49$ ;  $p=0,01$ ). Por outro lado, o número de sementes produzidas pela planta mãe não está relacionado com o recrutamento de plântulas de *H. dulcis* ( $r^2=0,08$ ;  $p=0,12$ ) (Figura 18).

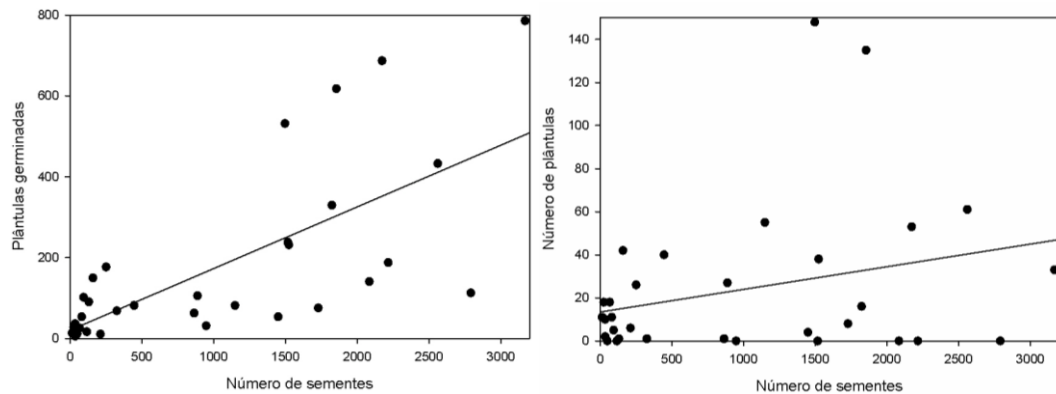


Figura 18: À esquerda regressão do número de plântulas germinadas pelo número de sementes por parcela; à direita regressão do número de plântulas estabelecidas pelo número total de sementes em cada uma das 32 parcelas avaliadas, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

De modo geral, os tratamentos com e sem serapilheira, sob e distantes da copa das plantas mãe apresentaram grandes variações de germinação e recrutamento, porém, algumas características foram comuns a todos os tratamentos como por exemplo a presença de um pico de germinação no mês de julho e um pico de mortalidade no mês de dezembro (Figura 19).

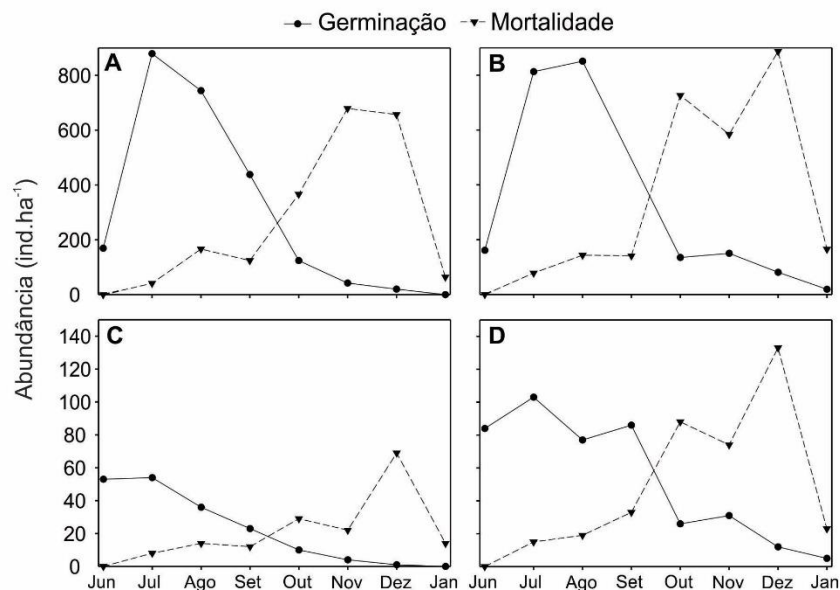


Figura 19: Germinação e mortalidade nos tratamentos (A) sob a copa da planta mãe sem remoção; (B) sob a copa da planta mãe com remoção; (C) distante da copa da planta mãe sem remoção; e (D) distante da copa da planta mãe com remoção, nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Comparou-se a abundância de plântulas germinadas nas parcelas com e sem serapilheira sob e distante da copa da planta mãe. Foram encontradas diferenças significativas na abundância de plântulas germinadas quando comparamos os tratamentos com e sem serapilheira sob a copa da planta mãe ( $z=2,05$ ;  $p=0,04$ ), bem como, quando comparamos todas as parcelas (com e sem serapilheira sob e distante da copa das plantas mãe) ( $z=2,40$ ;  $p=0,02$ ) onde, em ambos os casos a germinação foi maior nas parcelas onde foi removida a serapilheira. Por outro lado, não foi encontrado diferenças significativas entre as parcelas com e sem serapilheira distante da copa da planta mãe ( $z=1,60$ ;  $p=0,10$ ).

Adicionalmente, verificamos que a variação na abertura do dossel não interfere no recrutamento de plântulas de *H. dulcis* ( $r^2=0,01$ ;  $p=0,34$ ) (Figura 20).

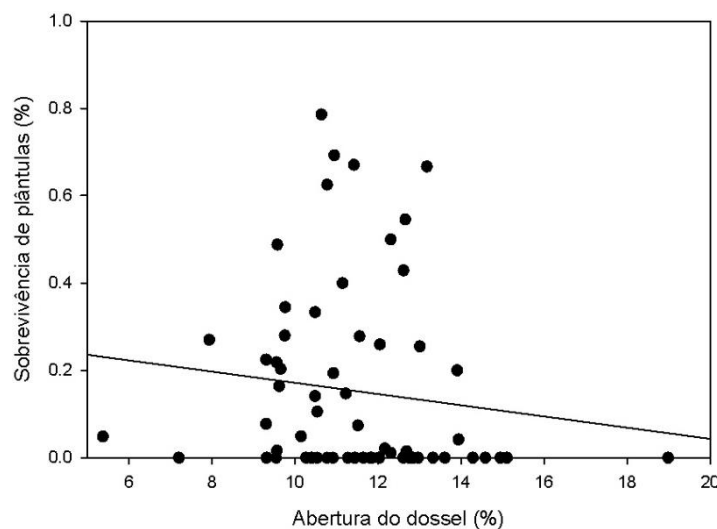


Figura 20: Regressão do número de plântulas estabelecidas por parcela pela abertura do dossel em cada uma das 64 parcelas avaliadas nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

A sobrevivência de plântulas apresentou variações estatisticamente significativas quando foram comparadas as parcelas sob e distante da copa das plantas mãe tanto para os tratamentos onde removeu-se a serapilheira quanto para as parcelas com serapilheira ( $z=1,96$ ;  $p=0,05$  e  $z=1,99$ ;  $p=0,05$ , respectivamente). Por outro lado, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas quando foram comparadas as parcelas com e sem serapilheira sob a copa e com e sem serapilheira distante da copa ( $z=0,79$ ;  $p=0,46$  e  $z=0,06$ ;  $p=0,97$ , respectivamente) (Figura 21).

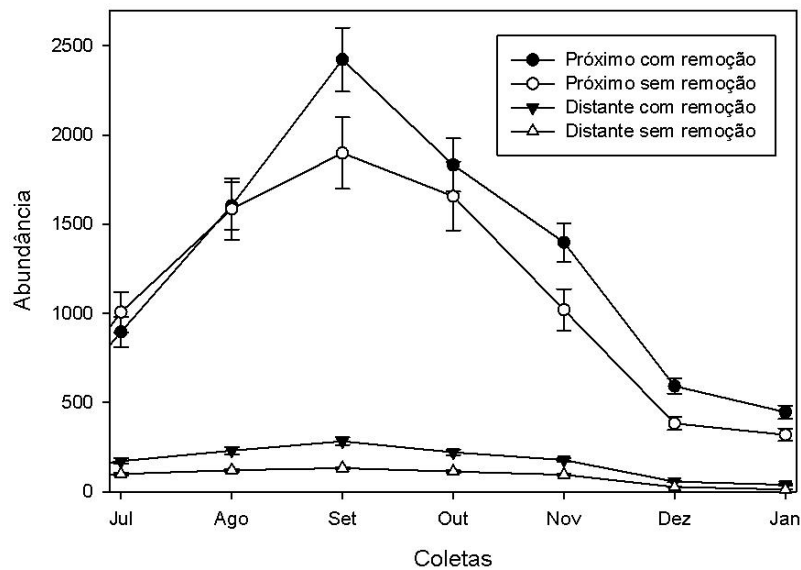


Figura 21: Sobrevivência (total de germinadas menos o total de mortas) de plântulas ao longo do período de coletas em cada um dos quatro tratamentos (sob a copa da planta mãe sem remoção; sob a copa da planta mãe com remoção; distante da copa da planta mãe sem remoção; e distante da copa da planta mãe com remoção), nos oito remanescentes florestais localizados no município de Concórdia, Santa Catarina, Brasil.

Comparando-se o recrutamento de plântulas entre as parcelas de cada tratamento, encontrou-se maior abundância nas parcelas onde houve a remoção da serapilheira tanto quando comparamos somente as parcelas sob a copa das plantas mãe quanto quando comparamos todas as parcelas com e sem serapilheira ( $z=1,99$ ;  $p=0,05$ ;  $z=1,98$ ;  $p=0,05$ , respectivamente). Entretanto, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas na abundância de plântulas recrutadas quando comparou-se as parcelas distantes da copa das plantas mãe ( $z=1,69$ ;  $p=0,11$ ).

## DISCUSSÃO

Verificou-se que a densidade de sementes de *H. dulcis* não está relacionado com nenhuma das variáveis avaliadas. Desta forma, estes resultados rejeitam a hipótese da pressão de propágulos, a qual postula ser um fator fundamental para o aumento da abundância de plântulas (LOCKWOOD et al., 2005; SIMBERLOFF, 2009). Para *H. dulcis*, a abundância de sementes está diretamente relacionada com a germinação, contudo, não está relacionada com o recrutamento. Nesse sentido, demonstrou-se que, para *H. dulcis*, rejeita-se as fortes evidências observadas em várias revisões de literatura (CASSEY et al., 2004, LOCKWOOD et al., 2005, COLAUTTI et al., 2006), as quais demonstraram que estudos em pequena escala e em curtos períodos de tempo geralmente confirmam que o número de propágulos e o grau de invasão podem ser medidos em detalhes (NUÑES; MORETTI; SINBERLOFF, 2011). Pelo fato da *H. dulcis* produzir sementes pequenas (DECHOUN et al., 2014), possivelmente outros fatores são mais importantes para o estabelecimento (WILSON et al. 2007), visto que, a espécie possui



uma alta taxa de germinação, porém, pouquíssimas destas plântulas germinadas sobrevivem mais que seis meses. As plântulas apresentam um pico de germinação no inverno, quando as sementes caem, e um grande gargalo de sobrevivência no verão seguinte, possivelmente devido ao esgotamento das substâncias de reserva das sementes. Adicionalmente, fatores bióticos como a falta de micorrizas, herbivoria e a predação podem ser determinantes para a invasão desta espécie exótica (NUÑEZ et al., 2009; RELVA et al., 2010).

Neste estudo, demonstrou-se que, filtros ecológicos parecem ser mais importantes que pressão de propágulos como já foi registrado no estudo de Clark et al. (2007). Desta forma, sugere-se que a pressão de propágulos pode não ser o fator chave para explicar a invasão de *H. dulcis* nas florestas do sul do Brasil. Contudo, ainda não é claro quais são todos os filtros que operam independentemente ou sinergicamente impedindo ou facilitando o processo invasivo. Além disso, parece que alguns filtros ambientais podem agir em diferentes momentos do processo de invasão, como a abertura do dossel por exemplo, que parece não ser importante no processo inicial mas ao longo do tempo pode interferir fortemente sobre a abundância de regenerantes.

Adicionalmente, neste estudo demonstrou-se que a hipótese de que a abertura de dossel influencia no recrutamento de plântulas não se confirma para a *H. dulcis*, pois, não foi encontrada relação entre a abertura de dossel e a abundância de plântulas. Contudo, há necessidade de se realizar estudos de longo prazo (pelo menos um ano) a fim de avaliar o efeito da abertura do dossel sobre o estabelecimento de plântulas ao longo do tempo, visto que, no período deste estudo não foi detectado influência desta variável, ao contrário dos resultados encontrados no primeiro capítulo deste estudo, onde considerou-se toda a população do entorno da planta mãe. Desta forma, é possível que este efeito surja após o grande gargalo de mortalidade desta espécie. Devido ao fato desta espécie perder todas as folhas entre os meses de março e abril e haver a formação das mesmas novamente entre os meses de julho e agosto, sendo que, as plantas, estabelecidas sob as plantas mãe, avaliadas neste experimento ainda não passaram pelo período de grande abertura de dossel provocado pela senescência folhar, além disso, a simples queda destas folhas pode causar a mortalidade por danos mecânicos.

Por outro lado, pode ser que a descrição existente na literatura atual sobre a *H. dulcis*, de que se trata de uma espécie pioneira que demanda altas quantidades de luz para o recrutamento de suas plântulas (YUN e LEE, 2002; HYUN et al., 2009) pode não estar correta. Dechoum et al. (2014) avaliando três estruturas de floresta nesta mesma região de nosso estudo, encontrou maiores densidades e sobrevivência de plântulas de *H. dulcis* em floresta com estrutura secundária. Desta forma, parece que a incidência direta da luz existente nas florestas

em estágio inicial de regeneração ou a ausência de distúrbios nas florestas em estágios avançados de sucessão não são características que favoreçam o recrutamento desta espécie.

A germinação e o recrutamento mostraram-se totalmente independentes de estarem sob ou distante da planta mãe, porém foram favorecidos pela remoção da serapilheira, especialmente sob a copa das plantas mãe. Houve um pico de germinação para os quatro tratamentos no mês de julho e um pico de mortalidade no mês de dezembro. Além disso, no mês de setembro ocorreu uma drástica redução da germinação e um grande aumento da mortalidade para todos os tratamentos. A germinação de sementes, normalmente está atrelada a necessidade de luz, temperatura e umidade, fatores dos quais, podem ser melhor encontrados em ambientes livres de serapilheira, uma vez que esta pode sombrear as sementes, reduzindo a quantidade de luz que chega às sementes e a própria temperatura, que muda com a presença/ausência da luz solar direta. Além disso, o maior favorecimento às sementes das parcelas onde houve remoção da serapilheira sob a copa das plantas mãe podem ser o resultado de uma possível maior quantidade de serapilheira presente nestas parcelas, uma vez que, a senescência foliar das plantas mãe podem intensificar fatores como a redução da luminosidade, temperatura e umidade,.

Por outro lado, verificou-se que a copa das plantas mãe exercem uma forte influência sobre a sobrevivência de plântulas em *H. dulcis*, sendo que, tanto para os tratamentos com serapilheira quanto para o tratamento onde houve a remoção completa da serapilheira as parcelas sob a copa apresentaram uma probabilidade de se estabelecerem estatisticamente superior às parcelas distantes da copa. Por outro lado, a comparação entre os tratamentos (com e sem serapilheira) sob e distante da copa não apresentaram diferenças entre os mesmos. Desta forma, as plantas adultas de *H. dulcis* parecem exercer um papel de facilitadores do estabelecimento de suas plântulas.

O recrutamento de plântulas, assim como a germinação, foi favorecido pela remoção da serapilheira. Contudo, não diferiu entre os tratamentos nas parcelas distantes da copa das plantas mãe. Portanto, quando comparamos todas as parcelas, a germinação e o estabelecimento foram favorecidos pela remoção da serapilheira, entretanto, quando comparamos os tratamentos sob e distante da copa, a germinação e o estabelecimento foram favorecidos somente sob a copa das plantas mãe, não diferindo no tratamento distante da copa. Desta forma, a remoção da serapilheira, seja ela por ação antrópica ou via distúrbios de ordem natural é especialmente importante para a colonização inicial de *H. dulcis*, especialmente, quando ocorre sob as populações desta espécie já estabelecidas, criando condições favoráveis para que as plântulas

germinem e se estabeleçam, fator este, que está intrinsecamente relacionado com a distribuição da *H. dulcis* em forma de manchas.

A presença de indivíduos adultos da espécie não somente pode significar uma fonte de propágulos, a queda foliar, cria um micro-habitat favorável para que suas plântulas se estabeleçam. Adicionalmente, espécies invasoras de crescimento rápido usam altos níveis de nutrientes do solo e produzem serapilheira de alta qualidade (contendo alta concentração de N e baixa relação C:N) (ZHANG et al., 2014). Serapilheira de alta qualidade seguida de invasões pode ser importante para alterar as taxas de C:N conduzindo a taxas de decomposição mais rápida o que, possivelmente, ocorre em nosso estudo (especialmente no caso da *H. dulcis* por se tratar de uma espécie decídua) conduzindo a uma maior liberação de nutrientes no período de estabelecimento de suas plântulas, fazendo com que um maior percentual de indivíduos da espécie sobrevivam sobre a copa das plantas mãe. Desta forma, a maior disponibilidade de nutrientes, especialmente pela maior e mais rápida decomposição da serapilheira apresentado pelas espécies exóticas, causam impactos nos ecossistemas (EHRENFELD et al., 2001; EHRENFELD, 2003; LIAO et al., 2008), os quais favorecem as espécies invasoras que coexistem com as nativas (HENEGHAN et al., 2002; HAWKES et al., 2005; LEE et al., 2012).

Como uma consequência, muitos autores têm sugerido que as plantas invasoras se beneficiam de “fortes” feedbacks de nutrientes do solo (ALLISON e VITOUSEK, 2004; LIAO et al., 2008; EHRENFELD, 2010; LEE et al. 2012), enquanto estes feedbacks são frequentemente atribuídos a alteração da comunidade microbiana (HAWKES, et al. 2005; HOLLY et al., 2009; LEE et al. 2012), em partes, como um resultado das altas taxas de decomposição das espécies de plantas invasoras sua serapilheira possui taxas de decomposição maiores que as espécies nativas das quais coexiste, especialmente em ecossistemas florestais (ALLISON e VITOUSEK 2004; LIAO et al. 2008). Embora nem todas as espécies de plantas invasoras exibam estas características associadas com altas taxas de decomposição (EHRENFELD et al. 2001; GODOY et al. 2010), normalmente as taxas de decomposição em sistemas invadidos apresentam pelo menos o dobro da decomposição que os sistemas nativos (LIAO et al. 2008). A existência de um feedback positivo entre a invasão e a rápida ciclagem de nutrientes foram evidenciados em muito estudos (HUENNEKE et al., 1990; FUNK e VITOUSEK, 2007; DRENOVSKY et al., 2012), portanto, normalmente, as espécies invasoras se beneficiam de elevada fertilidade do solo em muitos sistemas, a qual tem origem em um feedback positivo entre estas espécies e a disponibilidade de nutrientes.

Portanto, possivelmente, a *H. dulcis* siga este padrão, por se tratar de uma espécie com folhas anuais, com um processo de decomposição muito mais rápido que as espécies nativas

entre as quais coexiste, fazendo com que a camada de serapilheira formada sob a copa da planta mãe, composta basicamente por folhas da própria espécie, apesar de, reduzir a germinação das sementes devido ao acúmulo de biomassa foliar, se decomponha rapidamente e libere de forma muito rápida uma grande quantidade de nutrientes aumentando a sobrevivência de suas plântulas germinadas.

Contudo, ainda não existem evidências de que este processo de feedback positivo da espécie exótica proporcione facilitação para as plântulas da própria espécie. Schuster e Dukes (2014) sugerem que algumas espécies de plantas invasoras aprimoram um processo de sincronia temporal da liberação de nitrogênio da serapilheira e a germinação de suas plântulas, e especulam que possa haver um processo facilitador que potencializa a colonização por espécies exóticas invasoras.

## CONCLUSÕES

As invasões biológicas são, em parte, um produto desta “sociedade moderna” a qual rompeu barreiras físicas e biológicas, conduzindo a biodiversidade global a uma tendência de homogeneização, do qual, seus efeitos ainda carecem de tempo e muito empenho para serem, pelo menos, parcialmente compreendidos.

A *H. dulcis*, como um produto deste processo, não foge à regra, e sua colonização inicial está ligada a dois processos comuns na atualidade, globalização e fragmentação florestal. Fatores como a abertura do dossel e a espessura da serapilheira, os quais estão intrinsecamente relacionados com distúrbios de ordem natural e antropogênica parecem agir como grandes filtros no processo de colonização e propagação desta espécie.

A completa compreensão deste processo demanda estudos de longo prazo, uma vez que as diferentes etapas da invasão parecem estar relacionadas com diferentes fatores bióticos e abióticos os quais são alterados pelo processo de rearranjo destes remanescentes frente a um processo de fragmentação e isolamento.

Ainda existem muitos desafios de pesquisa, incluindo uma melhor compreensão sobre a ação dos filtros biológicos, sobre a densidade de sementes, e como (se) varia(m) ao longo dos anos; analisar o que torna alguns remanescentes mais “receptivos” a espécies exóticas que outros, entender melhor o efeito da serapilheira sobre o estabelecimento, além de um melhor entendimento do efeito da abertura do dossel ao longo do processo de germinação e estabelecimento. Em nosso estudo, a abertura do dossel se mostrou essencial para o estabelecimento, porém, não teve efeito sobre o primeiro gargalo de mortalidade conforme apresentamos no capítulo II.

Adicionalmente, é essencial buscarmos entender melhor o “processo de facilitação” da espécie sobre ela mesma, uma vez que ficou evidente que há uma probabilidade muito superior das plântulas de *H. dulcis* sobreviverem em ambientes sob a influência da própria espécie.

Estudar os processos que conduzem a invasão é crucial para a formulação de planos de contenção e manejo da espécie, porém, a sensibilização da população frente a esta problemática ambiental é muito importante. Além disso, programas de contenção desta espécie passam por alterações na legislação vigente, para que a retirada desta espécie possa ser realizada, seja como forma de manejo, seja para uso próprio pelos proprietários, inclusive em Áreas de Preservação Permanente (APPs), sendo utilizada como uma alternativa ao uso de espécies nativas, visto que esta espécie pode ser utilizada para diversos fins, como lenha, produção de carvão e até mesmo para a construção civil.

Com o papel de “facilitador” do estabelecimento (por aumentar a sobrevivência de suas plântulas) exercida pelas plantas mãe, a retirada das mesmas como forma de contenção da espécie se mostra uma importante medida de manejo, visto que, na ausência de matrizes adultas, a sobrevivência da espécie declina abruptamente, adicionalmente, conteria a grande fonte de propágulos, o qual é responsável pela propagação da espécie, uma vez que a mesma se propaga na forma de manchas, no entorno das plantas mãe.

Portanto, o tripé, manutenção de áreas naturais intactas a afim de evitar a entrada da espécie exóticas invasoras, programas de erradicação e incentivos aos usos e retirada da mesma em áreas naturais além da substituição da *H. dulcis* (em usos gerais como quebra-vento, sombreamento (na qual é usada na criação de animais) (figura 22), lenha, etc) por espécies nativas que cumpram os mesmos papéis, são essenciais para conter a expansão da *H. dulcis* neste cenário de paisagens altamente fragmentadas.



Figura 22: Aviário onde foi usado *Hovenia dulcis* para sombreamento. Nota-se que esta foto foi tomada no período de inverno, quando a espécie está desprovida de todas as suas folhas.

## AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) pelo suporte no desenvolvimento do estudo. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (pela bolsa de doutorado) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (bolsa de doutorado sanduíche, processo nº18900-12-7) pelo apoio financeiro no desenvolvimento do projeto. A Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI – Câmpus de Erechim pelo suporte ao longo de parte da pesquisa. A Facultad de Ciências e de Agronomia da Universidad de Chile pelo suporte ao longo do período de estadia naquele país.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLISON, S.D. e VITOUSEK, P.M. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawaii. **Oecologia**, 141: 612-619.
- BELOTE, R.T.; JONES, R.H.; HOOD, S.M. e WENDER, B.W. 2008. Diversity-invasibility across an experimental disturbance gradient in Appalachian forests. **Ecology**, 89: 183-192.
- BYERS, J.E.; REICHARD, S.; RANDALL, J.M. et al. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. **Conservation Biology** 16:630-640.
- CASSEY, P. et al. 2004. Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. **Proceedings of the Royal Society B** 271: S405-S408.
- CLARK, C.J. et al. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. **The American Naturalist**, 170: 128-142.
- COLAUTTI, R.I. et al. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. **Biological Invasion**, 8: 1023-1037.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S.P.; LAFRANKIE, J.V.; SUKUMAR, R.; MANOKARAN, N.; FOSTER, R.B.F. e ASHTON, P.S. 1996. Species-area and species individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. **Journal of Ecology**, 84: 549-562.
- COQ, S.; WEIGEL, J.; BONAL, D. e HAETTENSCHWILER, S. 2012. Litter mixture effects on tropical tree seedling growth – a greenhouse experiment. **Plant Biology** 14: 630-640.
- DECHOUM, M.S.; CASTELLANI, T.T.; ZALBA, S.M.; REJMÁNEK, M.; PERONI, N. E TAMASHIRO, J.Y. 2014. Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous forest in southern Brazil. **Biological Invasion**. DOI 10.1007/s10530-014-0827-6
- DRENOVSKY, R.E.; GREWELL, B.J.; D'ANTONIO, C.M.; FUNK, J.L.; JAMES, J.J.; MOLINARI, N.; PARKER, I.M. e RICHARDS, C.L. 2012. A functional trait perspective on plant invasion. **Annals of Botany**, 110: 141-153.

- EHRENFELD, J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. **Ecosystems**, 6: 503-523.
- EHRENFELD, J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. **Annual Review Of Ecology, Evolution, and Systematics**, 41: 59-80.
- EHRENFELD, J.G.; KOURTEV, P. e HUANG, W.Z. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. **Ecological Applications** 11: 1287-1300.
- ELTON, C.S. 1958. **The ecology of invasions by animals and plants**. London: Methuen.
- EPPSTEIN, M.J. e MOLOFSKY, J. 2007. Invasiveness in plant communities with feedbacks. **Ecology Letters**, 10: 253-263.
- ESCHTRUTH, A.K. e BATTLES, J.J. 2009. Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion. **Ecological Monographs**, 79: 265-280.
- FACELLI, J.M. e PICKETT, S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. **The Botanical Review**, v.57, p.1-32.
- FARRER, E.C. e GOLDBERG, D.E. 2009. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. **Ecological Applications**, 19: 398-412.
- FRAZER, G.W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. 1999. **Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, users manual and program documentation, version 2.0**. Simon Fraser University and the Institute of Ecosystem Studies, Burnaby, British Columbia, Canada, and Millbrook, New York.
- FUNK, J.L. e VITOUSEK, P.M. 2007. Resource use efficiency and plant invasion in low-resource systems. **Nature**, 446: 1079-1081.
- GILBERT, B. e LECHOWIZC, M.J. 2005. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotics plant diversity. **Ecology**, 86:1848-1855.
- GODOY, O.; CASTRO-DIEZ, P.; LOGTESTIJN, R.S.P.; CORNELISSEN, J.H.C. e VALLADARES, F. 2010. Leaf litter traits of invasive alien species slow down decomposition compared to Spanish natives: a broad phylogenetic comparison. **Oecologia**, 162: 781-790.
- GREEN, J.; HOLMES, A.J.; WESTOBY, M.; OLIVER, I.; BRISCOE, D.; DANGERFIELD, M.; GILLINGS, M. e BEATTIE A.J. 2004. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. **Nature**. 432: 747-750.
- HARDY J.P.; MELLOH R.; KOENIG G.; MARKS D.; WINSTRAL A.; POMEROY J.W. e LINK T. 2004. Solar radiation transmission through conifer canopies. **Agricultural and Forest Meteorology**, 126: 257-270.
- HAWKES, C.V.; WREN, I.F.; HERMAN, D.J. e FIRESTONE, M.K. 2005. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. **Ecology Letters** 8: 976-985.

HENEGHAN, L.; CLAY, C. e BRUNDAGE, C. 2002. Observations on the initial decomposition rates and faunal colonization of native and exotic plant species in a urban forest fragment. **Ecology Restoration**. 20(2): 108-111.

HIERRO, J.L., MARON, J.L. & CALLAWAY, R.M. (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93, 5–15.

HOBBS, R.J. e HUENNEKE, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. **Conservation Biology** 6:324-337.

HOLLY, D.; G. ERVIN, C.; JACKSON, S.; DIEHL, e G. KIRKER. 2009. Effect of an invasive grass on ambient rates of decomposition and microbial community structure: a search for causality. **Biological Invasions**, 11:1855-1868.

HUENNEKE, L.F.; HAMBURG, S.P.; KOIDE, R.; MOONEY, H.A. e VITOUSEK, P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in California serpentine grassland. **Ecology** 71: 478-491.

HYUN, T.K.; EOM, S.H.; YU, C.Y. e ROITSCH, T. 2009. *Hovenia dulcis* - an Asian traditional herb. **Planta Med** 76:943-949.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). 2012. **Manual técnico da vegetação brasileira 2ª ed.** Rio de Janeiro.

KAWATA, M. 2002. Invasion of vacant niches and subsequent sympatric speciation. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 269: 55-63.

LAW, B.; CESCATTI, A. e BALDOCCHI D.D. 2001. Leaf area distribution and radiative transfer in open-canopy forests: implications for mass and energy exchange. **Tree Physiology**. 21: 777-787.

LEE, M.R.; FLORY, S.L. e PHILLIPS, R.P. 2012. Positive feedbacks to growth of an invasive grass through alteration of nitrogen cycling. **Oecologia**, 170:457-465.

LIAO, C.Z.; PENG, R.H.; LUO, Y.Q.; ZHOU, X.H.; WU, X.W.; FANG, C.M.; CHEN, J.K. e LI, B. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta analysis. **New Phytologist** 177: 706-714.

LOCKWOOD, J.L. et al. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. **Trends Ecology and Evolution**, 20: 223-228.

LONSDALE, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. **Ecology**, 80: 1522-1536.

MILBAU, A. e NIJS, I. 2004. The role of species traits (invasiveness) and ecosystem characteristics (invasibility) in grassland invasions: a framework. **Weed Technology**, 18:1301-1304.



- NICOTRA, A.B.; CHAZDON, R.L. e IRIARTE, S. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. **Ecology** 80: 1908-1926.
- NUÑEZ, M.A. et al. 2009. Lack of belowground mutualisms hinders Pinaceae invasions. **Ecology** 90: 2352-2359.
- NUÑEZ, M.A.; MORETTI, A. e SIMBERLOFF, D. 2011. Propagule pressure hypothesis not supported by an 80-year experiment on woody species invasion. **Oikos** 120:1311-1316.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; BUDKE, J.C.; JARENKOW, J.A.; EISENLOHR, P.V. e NEVES, D.R.M. 2013. Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. **Journal of Plant Ecology** (online first) <http://www.dx.doi.org/10.1093/jpe/rtt058> (acessadoem Jan 2015).
- PARKER, G.G. 1995. **Structure and microclimate of forest canopies**. In: LOWMAN, M.D., NADKARNI, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, Orlando, FL, pp. 73-98.
- QI, S.S.; DAI, Z.C.; MIAO, S.L.; DE, L.I.; ZHAI, D.L.; SI, C.C.; HUANG, P.; WANG, R.P. DU, D.L. 2014. Light limitation and litter of an invasive clonal plant, *Wedelia trilobata*, inhibit its seedling recruitment. **Annals of Botany** 114:425-433.
- RAUTIAINEN, M. e STENBERG, P. 2005 – Simplified tree crown model using standard forest mensuration data for scots pine – **Agricultural and Forest Meteorology**. 128: 123-129.
- RELVA, M.A. et al. 2010. Introduced deer affect native plant communities and facilitate non-native tree species in a temperate forest in Patagonia, Argentina. **Biological Invasion**, 12: 303-311.
- 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.
- SCHULMAN, E. 1956. **Dendroclimatic Changes in Semiarid America**. University of Arizona Press: Tucson
- SCHUSTER, M.A. e DUKES, J.S. 2014. Non-additive effects of invasive tree litter shift seasonal N release: a potential invasion feedback. **Oikos** 123: 1101-1111.
- SIMBERLOFF, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology and Systematics** 40: 81-102.
- Spies, T.A. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. **Northwest Science**. 72: 34-39.
- STOKES, M.A. e SMILEY, T.L. 1968. **An introduction to tree-ring dating**. University of Arizona Press, Tucson.
- YUN, C.W. e LEE, B.C. 2002. Vegetation structure of *Hovenia dulcis* community in South Korea. **Korean Journal Ecology** 25(2):93-99.
- TILMAN, D. 1982. **Resource Competition and Community Structure**. Princeton University Press, Princeton.
- TILMAN, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology**, 80: 1455-1474.

TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic resource theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, 101: 10854-10861.

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R. e LIMA, J.C.A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. IBGE, Departamento de recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.

WILLIAMSON, M.H. 1996. **Biological Invasions**. Chapman & Hall, London.

WILSON, J.R.U. et al. 2007. Residence time and potential range: crucial considerations in modelling plant invasions. **Diversity Distribution** 13: 11-22.

WRIGHT, E.F.; COATES, K.D.; CANHAM, C.D. e BARTEMUCCI, P., 1998. Species variability in growth response to light across climatic regions in northwestern British Columbia. **Canadian Journal of Forest Research**, 28: 871-886.

Zhang, B., et al. 2014. Proteogenomic characterization of human colon and rectal cancer. **Nature**, 513(7518):382-387.