

Alexandre Deschamps Schmidt

**EFEITO DA ESPÉCIE EXÓTICA INVASORA *Hovenia dulcis*
Thunb. (Rhamnaceae) NA REGENERAÇÃO DE FLORESTA
SUBTROPICAL SECUNDÁRIA**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Mestre em Ecologia

Orientadora: Profa. Dra. Tânia Tarabini Castellani

Coorientadora: Dra. Michele de Sá Dechoum

Florianópolis
2018

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

Schmidt, Alexandre Deschamps

Efeito da espécie exótica invasora *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) na regeneração de floresta subtropical secundária / Alexandre Deschamps Schmidt ; orientadora, Tânia Tarabini Castellani, coorientadora, Michele de Sá Dechoum, 2018.

91 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2018.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Invasão biológica. 3. Floresta subtropical. 4. Árvore exótica invasora. 5. Alelopatia. I. Tarabini Castellani, Tânia. II. Dechoum, Michele de Sá. III. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

"Efeito da espécie exótica invasora *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) na regeneração de floresta subtropical secundária"

Por

Alexandre Deschamps Schmidt

Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (016/2018/PPGECO) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia - UFSC.



Prof. (a) Dr. (a) Fábio Gonçalves Daura Jorge
Coordenador(a) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Banca examinadora:



Dr. (a) Tânia Tarabini Castellani (Universidade Federal de Santa Catarina)
Orientador(a)



Dr. (a) Rafael Dudgeon Zenni (Universidade Federal de Lavras)



Dr. (a) Eduardo Luis Hettwer Giehl (Universidade Federal de Santa Catarina)

Florianópolis, 18 de julho de 2018.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Michele de Sá Dechoum, minha coorientadora, por inicialmente ter-me apresentado a Ecologia, assim como por toda ajuda, incentivo, conhecimento, paciência e dedicação empenhadas ao longo desta caminhada. Agradeço à minha orientadora, Tânia Tarabini Castellani pela oportunidade, por toda compreensão, carinho e conhecimento transmitido. Quando crescer, quero ser igual a vocês!

Ao colega, parceiro, e agora grande amigo, Maikon Waskiewik, pela impagável ajuda nas atividades de campo, faça sol, chuva, muito calor ou frio, com moscas, mosquitos ou vespas (suas fãs!). Seu comprometimento e dedicação foram fonte de inspiração e combustível nos momentos mais complicados. Estendo o agradecimento também à sua família, que me acolheu com muito carinho, fazendo-me sentir também parte desta.

Ao Sr. Adelar Osowski por toda ajuda prestada durante as atividades de campo, pelo conhecimento compartilhado ao longo de boas prosas, e principalmente por ser um exemplo na defesa do Parque Estadual Fritz Plaumann.

À toda equipe ECOPEF pelo apoio logístico e nas atividades de campo. Ao Murilo, Rafael, Patrícia, André, Letícia, Paty, Karine, Helga e João meu muito obrigado. Além de toda ajuda, meus dias no Parque certamente foram mais felizes com a presença de vocês.

Agradeço aos colegas e professores que auxiliaram na identificação botânica, Michele Dechoum, Eduardo Giehl, Everton Richetti, Maikon Waskiewik e Prof. Pedro Fiaschi.

À Karla Scherer pela ajuda nas atividades de laboratório, equipamentos de campo e pelas centenas de litros de água destilada necessárias para realização do experimento. Ao Renato pela grande ajuda na continuidade do experimento. Ao colega Maikon Di Domenico pelas dicas estatísticas. Ao amigo Jasão pela ajuda em campo.

Agradeço aos professores do Programa de pós-graduação em Ecologia da UFSC e aos colegas de classe por todo conhecimento compartilhado em sala de aula e durante a disciplina de Ecologia de Campo. À professora Natalia Hanazaki e professor Nivaldo Peroni por ampliarem o horizonte das invasões biológicas através da etnoecologia. Ao professor Nei Kavaguichi Leite pela oportunidade no estágio de docência.

Aos membros da banca, Eduardo Giehl que tem me acompanhando desde a entrevista no processo de seleção, passando pelas SAPECOs até a defesa final, e ao Professor Rafael Zenni pela disponibilidade em

participar da banca, assim como pelas contribuições na melhoria do trabalho. À professora Natalia Hanazaki por igualmente contribuir nesta etapa final.

À FATMA pela autorização para realização da pesquisa, e ao Carlos Cassini pela dedicação durante sua chefia no Parque Estadual Fritz Plaumann.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado, à Tractebel Energia pelo financiamento do projeto, e ao Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental pelo apoio institucional fundamental à realização do trabalho.

À Sílvia Ziller e Michele Dechoum, agradeço pela amizade, pelo exemplo, e por todas as oportunidades de executar atividades de manejo e controle de espécies exóticas invasoras, momentos gratificantes onde tudo faz todo sentido.

À minha linda companheira Bruna Erthal, por todo seu amor, atenção, carinho e compreensão, assim como pela enorme ajuda na realização das diversas etapas do trabalho. À minha família, em especial minha mãe (Tula), meu pai (Rubens) e minha irmã (Andy), por todo amor, e por sempre me apoiarem nos sonhos, escolhas e decisões desta vida.

RESUMO

Plantas exóticas invasoras representam uma das maiores ameaças à biodiversidade e ao funcionamento de ecossistemas ao redor do mundo. Essas espécies são responsáveis por promoverem alterações na riqueza, na abundância e na composição de espécies vegetais nativas, assim como nas características ambientais e no funcionamento dos ecossistemas invadidos. Diversas espécies arbóreas encontram-se entre as mais difundidas e impactantes plantas invasoras. *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) é uma espécie arbórea, nativa do leste asiático, que foi introduzida no sul da América do Sul, sendo atualmente reconhecida como invasora em diferentes formações florestais, como a Floresta Estacional Decidual (FED). A invasão pela espécie tem sido reconhecida com um importante fator de degradação da FED. A FED estende-se ao longo do curso médio e superior do rio Uruguai, e apresenta atualmente 16% da sua cobertura original com 90% de seus remanescentes menores do que 50 ha. A capacidade de *H. dulcis* dispersar-se além das áreas onde foi plantada, de formar populações densas e monodominantes nas formações florestais invadidas e de liberar substâncias alelopáticas sugerem o potencial impacto da espécie sobre a regeneração de espécies nativas. Neste contexto, o presente trabalho teve como objetivos: (i) avaliar os efeitos da espécie exótica invasora *H. dulcis* sobre a regeneração natural da FED; e (ii) avaliar seu potencial alelopático sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas da espécie nativa *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). Para avaliar os efeitos de *H. dulcis* sobre os padrões de regeneração da FED em termos de riqueza, abundância e composição de espécies regenerantes, foram comparadas áreas invadidas e não invadidas por *H. dulcis*. Investigou-se também se nas áreas invadidas por *H. dulcis* há relação entre abundância e riqueza de espécies nativas regenerantes com idade e densidade dos indivíduos de *H. dulcis*, assim como com características de abertura do dossel, espessura da serapilheira, declividade e umidade do solo. Diferenças observadas na abertura do dossel e espessura da serapilheira entre as áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle, sugerem a capacidade da espécie exótica de alterar as condições ambientais em escala local. As áreas com agrupamento de *H. dulcis* apresentaram uma maior abertura do dossel no inverno, porém menor no verão se comparadas às áreas controle. A espessura da serapilheira foi menor nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* no verão, porém igual no inverno comparadas às áreas controle. A riqueza de espécies nativas não apresentou diferença entre as áreas com e sem agrupamento de *H. ducis*.

Diferenças na abundância e composição de espécies de regenerantes, contudo, evidenciam o impacto da espécie exótica nos padrões de regeneração em fragmentos de FED. Considerando as áreas com agrupamento de *H. dulcis*, observou-se que as variáveis abertura do dossel e espessura da serapilheira no verão apresentaram relação positiva com a riqueza de espécies nativas regenerantes, ao passo que a umidade do solo no inverno apresentou relação negativa. Para abundância de espécies nativas regenerantes, a relação mostrou-se positiva para declividade, densidade e idade média de *H. dulcis*, serapilheira e umidade do solo no verão, e negativa para serapilheira e umidade do solo no inverno. Para a avaliação dos efeitos alelopáticos, teve-se uma abordagem experimental em casa de vegetação, utilizando-se extratos aquosos preparados à base de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis*, nas concentrações de 2,5%, 5% e 10%, comparados a solução controle (água destilada), sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de *S. terebinthifolius*, espécie nativa da FED. O extrato preparado não afetou a germinação ou sobrevivência de *S. terebinthifolius*, contudo reduziu o crescimento das plântulas da espécie, que apresentaram menor diâmetro do caule, menor peso seco da parte aérea, bem como redução no comprimento e peso seco da parte subterrânea. Os resultados obtidos mostram impactos ocasionados por árvores exóticas invasoras em comunidades vegetais florestais, em especial no processo de regeneração e na dinâmica de sucessão nessas florestas. O manejo de *H. dulcis* em áreas legalmente protegidas e seu entorno mostra-se, portanto, necessário e de extrema importância à conservação destas áreas. Por sua vez, a implementação de políticas públicas que promovam a substituição da espécie exótica *H. dulcis* por espécies nativas, assim como sua eliminação em áreas públicas e privadas representam uma importante medida destinada à conservação da FED.

Palavras-chave: invasão biológica, floresta subtropical, árvore exótica invasora, abundância, riqueza, composição de espécies, alelopatia.

ABSTRACT

Invasive alien plants represent one of the greatest threats to biodiversity and ecosystem functioning around the world. They are responsible for changes in richness, abundance and composition of native plant species, as well as on abiotic factors and the functioning of invaded ecosystems. Several tree species are highly widespread and strikingly invasive. *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae), a tree native to East Asia, was introduced to southern South America and is currently acknowledged as an invasive non-native species in different forest ecosystems, mainly in the Seasonal Deciduous Forest (SDF). The presence of this species is currently considered an important degradation factor of the SDF, which occurs along the middle and upper parts of the Uruguay River basin. Only 16% of its original coverage remains, 90% of which are fragments smaller than 50 h. The ability of *H. dulcis* to spread beyond the areas where it was planted, forming dense and monodominant populations, and to release allelopathic substances in the soil suggests potential impacts of the species on the regeneration of native species. The objectives of this study were: (i) to assess the effects of the invasive non-native species *H. dulcis* on natural regeneration in the SDF; and (ii) to assess the allelopathic potential on seed germination and seedling growth and survival of the native species *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). Invaded and non-invaded (control) areas were compared to assess the effects of *H. dulcis* on richness, abundance and composition of regenerating species in the SDF. The existence of a relationship between abundance and richness of native regenerating species with age and density of *H. dulcis* and with canopy openness, litter thickness, slope and soil moisture was also investigated in areas invaded by *H. dulcis*. Differences observed in canopy openness and litter thickness between areas invaded by *H. dulcis* imply the ability of this non-native species to alter local abiotic conditions. The canopy of areas invaded by *H. dulcis* were more open in the winter, but less open in the summer when compared to control areas. Litter was less thick in areas invaded by *H. dulcis* in summer, but equal in winter compared to control areas. Differences in abundance and composition of regenerating species show the impact of *H. dulcis* on regeneration patterns in remnants of SDF. The variables canopy openness and litter thickness were positively related to the richness of native regenerating species in the summer in areas invaded by *H. dulcis*, while soil moisture was negatively related in the winter. The relationship of native regenerating species abundance was positive for slope, density and age of *H. dulcis*, and litter and soil moisture in the summer, and negative

for litter thickness and soil moisture in the winter. An experiment to assess allelopathic effects by *H. dulcis* was carried out in a greenhouse. Aqueous extracts from leaves and pseudofruits of *H. dulcis* were prepared in concentrations of 2.5%, 5% and 10%, compared with a control solution (distilled water) on *S. terebinthifolius* seed germination and seedling development, a species native to the SDF. The aqueous extract prepared from *H. dulcis* leaves and pseudofruits did not affect the germination and survival of *S. terebinthifolius*, but reduced seedling growth especially stem diameter, shoot dry weight, and root length and dry weight. The results obtained in this study highlight the impacts generated by an invasive non-native tree in subtropical forests, especially on the regeneration and successional dynamics of these forests. The management of *H. dulcis* in protected areas and their surroundings is therefore necessary and highly relevant for the conservation of these areas. In addition, the implementation of a public policy to promote the replacement of *H. dulcis* by native species and to eliminate it from public and private areas is an important measure to improve the perspectives of conservation of SDF remnants.

Key words: biological invasion, subtropical forest, invasive tree species, abundance, richness, species composition, allelopathy.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1.1 - Representação gráfica da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para os parâmetros ambientais levantados nas áreas controle e áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 43

Figura 1.2 - Abundância e riqueza de espécies regenerantes nativas nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). a,b: Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,01$). 44

Figura 1.3 - Representação gráfica da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para composição das vinte espécies regenerantes mais abundantes, incluindo exóticas, registradas nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 45

CAPÍTULO 2

Figura 2.1 - Boxplot (mediana $\pm$ quartis) do percentual final de germinação das sementes de *Schinus terebinthifolius* submetidas a diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. 77

Figura 2.2 - Curva de sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. 78

Figura 2.3 - Diâmetro médio do caule (mm) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$). 79

Figura 2.4 - Peso seco médio da parte aérea (g) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As

barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$). 80

Figura 2.5 - Comprimento médio da raiz principal (mm) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$). 81

Figura 2.6 - Peso seco médio da parte subterrânea (g) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$). 81

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1.1 - Estatística do GLMM utilizado para análise da abundância de espécies nativas regenerantes em áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 43

Tabela 1.2 - Estatística do GLMM utilizado para análise da riqueza de espécies nativas regenerantes em áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 44

Tabela 1.3 - Modelos lineares generalizados relacionando a riqueza de espécies regenerantes com os parâmetros ambientais levantados nas 30 áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis*, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). O modelo mais parcimonioso e as variáveis de maior importância estão em negrito. Graus de liberdade (g.l.), função log de verossimilhança (LogLink), critério de informação de Akaike corrigido (AICc), delta do critério de informação de Akaike (Δ AIC), e peso de cada modelo (AICcw). 46

Tabela 1.4 - Modelos lineares generalizados relacionando a abundância de espécies regenerantes com os parâmetros ambientais levantados em 30 áreas com agrupamentos de *Hovenia dulcis*, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). O modelo mais parcimonioso e as variáveis de maior importância estão em negrito. Graus de liberdade (g.l.), função log de verossimilhança (LogLink), critério de informação de Akaike corrigido (AICc), delta do critério de informação de Akaike (Δ AIC), e peso de cada modelo (AICcw). 49

CAPÍTULO 2

Tabela 2.1 - Coeficiente de correlação de *Spearman* (r) entre as variáveis número de folhas (NF), diâmetro do caule à altura do solo (DC), comprimento da parte aérea (CA), comprimento da raiz principal (CR), peso fresco da parte aérea (PAF), peso seco da parte aérea (PAS), peso fresco da parte subterrânea (PSF), peso seco da parte subterrânea (PSS), área foliar total (AFT) e área foliar média (AFM). 75

Tabela 2.2 - Estatística do modelo linear generalizado (GLM) utilizado para comparar o percentual final de germinação de sementes de *Schinus terebinthifolius* submetidas a diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. 76

LISTA DE APÊNDICES

CAPÍTULO 1

Apêndice 1. Lista de espécies regenerantes, sua origem (nativa ou exótica) e número de indivíduos (N) registrado nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, levantadas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 65

Apêndice 2. Parâmetros ambientais levantados nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). 68

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
Espécie e sistema de estudo	18
REFERÊNCIAS	21
ARTIGO 1.....	32
Efeito da espécie exótica invasora <i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	
(Rhamnaceae) na riqueza, abundância e composição de espécies	
lenhosas regenerantes em florestas estacionais decíduais.....	
1 INTRODUÇÃO	33
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	37
2.1 Sistema de estudo.....	37
2.2 Coleta de dados	38
2.3 Análise de dados	40
3 RESULTADOS.....	42
4 DISCUSSÃO.....	50
5 REFERÊNCIAS.....	55
ARTIGO 2.....	69
Efeito alelopático de folhas e pseudofrutos de <i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	
sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de	
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi.....	
1 INTRODUÇÃO	70
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	72
2.1 Delineamento experimental	72
2.2 Coleta de dados	73
2.3 Análise de dados	74
3 RESULTADOS.....	76
4 DISCUSSÃO.....	82
5 REFERÊNCIAS.....	85
CONCLUSÃO GERAL	90

INTRODUÇÃO GERAL

Espécies exóticas invasoras representam uma das maiores ameaças à biodiversidade e ao funcionamento de ecossistemas ao redor do mundo (VITOUSEK et al., 1997; LIAO et al., 2008; VILÀ et al., 2011). Os impactos provocados por estas espécies podem ser manifestados de várias formas, podendo reduzir a riqueza e a abundância de espécies nativas (OLDEN e POFF, 2003; SAX e GAINES, 2003), gerar perda da variabilidade genética de populações via hibridização (VILÀ et al., 2000), provocar rupturas de redes mutualísticas de polinização e dispersão (SCHWEIGER et al., 2010), impactar funções e serviços ecossistêmicos (CASTRO-DÍEZ et al., 2016; AERTS et al., 2017), assim como o bem estar humano (PEJCHAR e MOONEY, 2009; SUNDARAM et al., 2012).

Plantas exóticas invasoras são aquelas que após naturalizadas tornam-se capazes de reproduzir e estabelecer descendentes a consideráveis distâncias do ponto de introdução. Richardson e colaboradores (2000) indicam que podem ser consideradas invasoras espécies introduzidas que apresentam uma taxa de disseminação de mais de 100 metros ao longo de 50 anos, para aquelas que se reproduzem por sementes, ou mais de seis metros ao longo de três anos, para as que se propagam por raízes, rizomas ou estolões. Plantas exóticas invasoras podem causar diversas modificações nos ecossistemas em que foram introduzidas, podendo alterar a composição de espécies, assim como riqueza e abundância relativa de espécies nativas, ou mesmo promover mudanças nas características ambientais do local invadido (como disponibilidade de luz e nutrientes) (HEJDA et al. 2009; ARAGÓN et al. 2014). A longo prazo, o processo de invasão pode ocasionar a homogeneização de ecossistemas, com predomínio de espécies exóticas invasoras (WINTER et al., 2009; BAISER et al., 2012; OLDEN et al., 2018).

Diversas espécies de árvores encontram-se entre as mais difundidas e impactantes invasoras (RICHARDSON e REJMÁNEK, 2011; REJMÁNEK e RICHARDSON, 2013; RICHARDSON et al., 2014). Características relacionadas ao crescimento, plasticidade fenotípica, síndrome de polinização, período de floração, produção de sementes, além da forma de reprodução e dispersão, representam importantes fatores em processos de invasão biológica (PYSEK et al., 2009; PYSEK et al., 2012; MOODLEY et al., 2013). Em florestas, espécies arbóreas invasoras normalmente apresentam uma combinação de características de espécies típicas de estágios sucessionais iniciais (grande produção de sementes e rápido crescimento) e tardios (tolerância à

sombra e alta habilidade competitiva), tornando-as capazes de invadir não apenas áreas perturbadas, mas também florestas em estágios sucessionais mais avançados (HERRON et al. 2007; MARTIN et al. 2010). Espécies arbóreas invasoras como *Acer platanoides* (REINHART et al., 2005; REINHART et al., 2006), *Casuarina equisetifolia* (HATA et al., 2010), *Prunus serotina* (AERTS et al. 2017), *Pittosporum undulatum* (BELLINGHAM et al., 2018), e *Psidium cattleianum* (ENOKI e DRAKE, 2017) evidenciam os impactos destas espécies sobre as comunidades e funcionamento de distintos ecossistemas florestais invadidos ao redor do mundo.

Árvores exóticas invasoras são responsáveis por promoverem alterações na riqueza, na abundância e na composição de espécies nativas, assim como no funcionamento de ecossistemas (BERTIN et al., 2005; HUGHES e DENSLOW, 2005; REINHART et al., 2006; WARDLE et al., 2011; ARAGÓN et al., 2014; CONSTÁN-NAVA et al., 2014; LORENZO et al., 2016; ENOKI e DRAKE, 2017; BELLINGHAM et al., 2018). Em florestas, algumas árvores exóticas invasoras podem alterar as condições abióticas locais de tal forma que geram um mecanismo de retroalimentação, potencializando a dominância da própria espécie, assim como de algumas espécies nativas e outras invasoras que são beneficiadas pelas novas condições. Como resultado, a estrutura de comunidades invadidas assim como suas trajetórias sucessionais são afetadas (SIMBERLOFF e VONHOLLE, 1999; HUGHES e DENSLOW, 2005; VILÀ et al., 2011; RICHARDSON et al., 2014; ZUCARATTO e PIRES, 2014; POTGIETER et al., 2014; LORENZO et al., 2016).

Alterações na composição e na estrutura do dossel provocadas por espécies exóticas invasoras podem modificar a disponibilidade e a qualidade de luz às espécies regenerantes (REINHART et al., 2006; FAJARDO e GUNDALE, 2017). A luminosidade é um fator determinante nos processos ecológicos e fisiológicos das plantas de uma floresta e pode influenciar, positiva ou negativamente, o desenvolvimento e o estabelecimento das plântulas (LIMA Jr. et al., 2006; BARTEMUCCI et al., 2006). As variações na disponibilidade e qualidade de luz no interior da floresta podem explicar as diferenças na composição de comunidades vegetais estabelecidas em um sub-bosque, bem como determinar a dinâmica na regeneração e recrutamento de novas espécies (REINHART et al., 2006; FAJARDO e GUNDALE, 2017). Reinhart et al. (2006), por exemplo, observaram que a quantidade de luz disponível no sub-bosque de áreas densamente invadidas pela espécie arbórea *Acer platanoides* é drasticamente reduzida (<5%) se comparada às áreas com cobertura nativa (20%), e que a qualidade da luz disponível (medida pela

relação da composição da luz no espectro eletromagnético vermelho [656-664 e 726-734 nm]) é 58% inferior à encontrada nas áreas com cobertura nativa. Estas mudanças na quantidade e qualidade da luz disponível provocadas pela copa da espécie exótica invasora *A. platanoides* representam um fator importante na supressão de espécies nativas e respectivo sucesso da própria invasora na comunidade (REINHART et al., 2005; REINHART et al., 2006). Em termos quantitativos, Reinhart et al. (2005) verificaram uma redução de 69% na riqueza de espécies de sub-bosque em locais com maior cobertura de copa de *A. platanoides* (76%) comparado com áreas apresentando menor cobertura de copa da invasora (0-11%).

A serapilheira pode também ser alterada em função da composição das espécies dominantes do dossel (CASTRO-DÍEZ et al., 2012), afetando positiva ou negativamente a germinação de sementes e recrutamento de espécies regenerantes, nativas e/ou exóticas (BASKIN e BASKIN, 2014; CONSTÁN-NAVA et al., 2014; ZUCARATTO e PIRES, 2014). A serapilheira geralmente reduz a amplitude de variação da temperatura do solo e também reduz as taxas de evaporação de água, contribuindo para manutenção da umidade do solo, assim como para melhores condições para a germinação de sementes (ERIKSSON, 1995; SCARIOT, 2000). Por outro lado, a serapilheira pode reduzir a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas por efeitos antagônicos associados à redução da disponibilidade de luz incidente sobre as sementes, à barreira física gerada para a penetração das raízes, assim como às interações químicas de alelopatia estabelecidas (ERIKSSON, 1995; SCARIOT, 2000; BASKIN e BASKIN, 2014; ZUCARATTO e PIRES, 2014; DECHOUM et al., 2015; LORENZO et al., 2016).

A alelopatia tem sido sugerida como um importante mecanismo no processo de invasão biológica de muitas espécies exóticas (GENTLE e DUGGIN, 1997; DORNING e CIPOLLINI, 2006; GROVE et al., 2012; WARREN II et al., 2017). O termo alelopatia refere-se ao efeito negativo de uma espécie sobre a outra por meio da liberação de compostos químicos no ambiente (CHOU e MULLER, 1972). Estes compostos (aleloquímicos) podem ser encontrados em diferentes tecidos das plantas como raízes, rizomas, caule, folhas, flores, frutos e sementes (RICE, 1984). Os compostos provêm em sua maioria do metabolismo secundário e sua liberação no ambiente se dá por vias de decomposição, exsudação radicular, lixiviação e volatilização (RIZVI et al., 1992). O modo de ação direta dos aleloquímicos está relacionado a vários aspectos do desenvolvimento e metabolismo das plantas, incluindo divisão celular,

absorção mineral, função estomática, balanço hídrico, respiração, fotossíntese, proteína e síntese de clorofila e atividades fitohormônais (RIZVI et al., 1992; EINHELLIG, 1995). A inexistência de respostas evolutivas de tolerância das espécies residentes aos novos químicos liberados pela espécie invasora possibilita que esta domine comunidades vegetais nas quais foi introduzida (CALLAWAY e ASCHEHOUG, 2000; CAPPUCCINO e ARNASON, 2006; WARREN II et al., 2017). Gentle e Duggin (1997) avaliaram em condições de campo o efeito alelopático da exótica invasora *Lantana camara* sobre as espécies arbóreas *Alectryon subcinereus* e *Cryptocarya rigida*, nativas da Austrália, e verificaram que a germinação de ambas sofreu aumento com a remoção da invasora. Na América do Norte, Conway et al. (2002) testaram em condições experimentais o efeito de extratos preparados a base de folhas, serapilheira e solo coletados sob a copa da árvore exótica invasora *Sapium sebiferum* sobre as espécies nativas *Salix nigra* e *Taxodium distichum* e não encontraram efeito inibitório na germinação das nativas, mas sim um efeito facilitador à própria invasora. Warren II et al. (2017) testaram também de forma experimental o potencial alelopático de extratos aquosos preparados com folhas e raízes da espécie arbórea *Rhamnus cathartica* e concluíram que a espécie apresenta elevado potencial alelopático, sugerindo que este seja um dos mecanismos preponderantes na capacidade da espécie de formar densos agrupamentos, assim como provocar alterações na composição da comunidade de plantas com impactos espécie-específicos.

Estudos avaliando o efeito alelopático de espécies arbóreas invasoras sobre espécies nativas são ainda incipientes, principalmente com a utilização de espécies nativas em testes de germinação e crescimento (REIGOSA et al., 2013). Por sua vez, pesquisas realizadas nas últimas décadas aprofundaram os conhecimentos sobre as invasões biológicas, e mais recentemente, esforços têm sido feitos para a compreensão dos efeitos negativos das espécies exóticas em comunidades bióticas residentes, e no funcionamento dos ecossistemas invadidos (GUREVITCH e PADILLA, 2004; REJMÁNEK et al., 2005; HEJDA et al., 2009; HEJDA e DE BELLO, 2013; CONSTÁN-NAVA et al., 2014; CASTRO-DÍEZ et al., 2016; AERTS et al., 2017). Contudo, considerando a complexidade das interações relacionadas às espécies exóticas invasoras (LEVINE et al., 2003; FRIDLEY et al., 2007), estudos de campo devem ser incentivados, pois podem fornecer informações valiosas sobre os impactos das invasões em distintos ecossistemas, fornecendo subsídios ao manejo de paisagens e à conservação dos

ecossistemas invadidos (GORDON, 1998; MANCHESTER e BULLOCK, 2000).

Espécie e sistema de estudo

Nativa do leste asiático, *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) é uma espécie arbórea, decídua e zoocórica, que ocorre naturalmente em florestas no Japão, Coreia e leste da China, em altitudes que variam de 165 a 2200 m a.n.m. (HYUN et al., 2010). A espécie é cultivada em plantações na China, Argentina, Paraguai e sul do Brasil; foi introduzida como ornamental nos Estados Unidos, Austrália, Nova Zelândia e África Central; e é considerada invasora em florestas na América do Sul e Tanzânia (SELLE, 2009; HYUN et al., 2010; ZENNI e ZILLER, 2011; REJMÁNEK e RICHARDSON, 2013; DECHOUM et al., 2014).

Popularmente conhecida como uva-do-japão, *H. dulcis* é legalmente reconhecida como espécie exótica invasora nos estados de Santa Catarina, Paraná e Rio Grande do Sul (PARANÁ, 2009; SANTA CATARINA, 2012; RIO GRANDE DO SUL, 2013). A disseminação de *H. dulcis* no sul do Brasil teve fins principalmente econômicos, sendo comum em propriedades rurais na bacia do Rio Uruguai, nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (SELLE, 2009; BOENI, 2011). Na região oeste de Santa Catarina *H. dulcis* é comum no entorno de granjas de suínos e aves, fornecendo sombra no período do verão e permitindo a passagem dos raios solares no período de inverno, auxiliando na manutenção da temperatura no interior das granjas. A espécie apresenta também usos com fins madeireiros, para produção de energia e forragem (CARVALHO, 1994). Na China é amplamente utilizada pela medicina popular (CARVALHO, 1994).

Nos levantamentos realizados para o Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, foi observado que *H. dulcis* é capaz de se dispersar além de suas áreas de cultivo, sendo encontrada em bordas e clareiras de fragmentos florestais secundários na Floresta Estacional Decidual (FED), chegando a ocupar a 11ª posição no valor de importância entre as demais espécies do componente arbóreo-arbustivo (VIBRANS et al., 2012). Bardall et al. (2014) registraram valores intermediários de importância para *H. dulcis* em um trecho de Floresta Ombrófila Mista Aluvial no Paraná. Também no Paraná, Schaaf et al. (2006) constataram que, em Floresta Ombrófila Mista Montana, em um intervalo de 21 anos (1979 – 2000), *H. dulcis* superou muitas espécies nativas na composição da comunidade, demonstrando sua agressividade como espécie invasora. Boeni (2011) observou que *H. dulcis* apresentou os maiores valores de

dominância, área basal, índice de valor de importância e cobertura em áreas secundária da Floresta Ombrófila Densa no Rio Grande do Sul, demonstrando a importância da espécie nos ambientes invadidos. Lazzarin et al. (2015) observaram que *H. dulcis* é também uma importante espécie invasora em áreas de transição entre Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista no estado de Santa Catarina. Estes autores registraram uma menor diversidade e maior dominância nas áreas invadidas, destacando que a invasão pela espécie ocorreu de forma espacialmente heterogênea, associada ao estágio sucessional da área estudada. Apesar de descrita como espécie pioneira pelo rápido crescimento, com preferência por ambientes com maior incidência de luz (CARVALHO 1994), pode também ser encontrada no interior da FED em estágio avançado de regeneração devido à sua capacidade de tolerância à sombra (DECHOUM et al., 2015; PADILHA et al., 2015).

A FED estende-se ao longo do curso médio e superior do rio Uruguai, sendo caracterizada por espécies emergentes decíduais, muitas exclusivas, e por um pequeno número de epífitas (KLEIN, 1972). A FED cobria 8% do estado de Santa Catarina, apresentando atualmente 16% desta cobertura original, com 90% de seus remanescentes menores do que 50 ha (VIBRANS et al., 2012). Além da fragmentação, outras causas de degradação da FED são o corte seletivo de madeira e a invasão por espécies exóticas, como *H. dulcis* (DECHOUM et al., 2014).

A capacidade de *H. dulcis* formar populações densas e dominantes, somado às características de alta taxa de germinação e crescimento, tolerância à sombra, deciduidade, e presença de substâncias alelopáticas em folhas e pseudofrutos, sugerem que a espécie tenha atributos para impactar o funcionamento dos ecossistemas florestais que invade, e respectiva regeneração de espécies nativas (WANDSCHEER et al., 2011; BOENI, 2011; DECHOUM et al., 2014; DECHOUM et al., 2015; LAZZARIN et al., 2015; PADILHA et al., 2015; LONGHI-SANTOS et al., 2017). Estudos avaliando o efeito de *H. dulcis* sobre a regeneração natural de espécies arbóreas são inexistentes. Estes podem auxiliar o entendimento do processo de invasão da espécie, seus efeitos na comunidade invadida, bem como contribuir na priorização de recursos destinados ao manejo de áreas legalmente protegidas, e à conservação de ecossistemas invadidos (GORDON, 1998; MANCHESTER e BULLOCK, 2000; DECHOUM et al. 2014)

O presente trabalho tem como objetivos: (i) avaliar os efeitos da espécie exótica invasora *H. dulcis* sobre a regeneração natural da FED; e (ii) avaliar seu potencial alelopático sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de uma espécie nativa, *Schinus*

terebinthifolius Raddi (Anacardiaceae). *Schinus terebinthifolius* é espécie frequente na FED, principalmente nos estágios iniciais e médios de regeneração (SIMINSKI et al., 2011). Considerada uma espécie pioneira, *S. terebinthifolius* pode se estabelecer em solos úmidos ou secos, arenosos ou argilosos, ricos ou com baixa disponibilidade de nutrientes (CARVALHO, 2003; LENZI e ORTH, 2004). Considerando sua elevada produção e viabilidade de sementes (MEDEIROS e ZANON, 1998), a facilidade na coleta dos frutos, e importância no processo de regeneração de sistemas florestais do Bioma Mata Atlântica (KAGEYAMA e GANDARA, 2000), foi selecionada como espécie alvo na presente pesquisa.

A dissertação está estruturada em dois capítulos desenvolvidos na forma de artigos. O primeiro capítulo aborda os efeitos de *H. dulcis* sobre os padrões de regeneração da FED em termos de riqueza, abundância e composição de espécies regenerantes, utilizando metodologia que compara a regeneração em áreas invadidas e não invadidas por *H. dulcis*. Neste capítulo investigou-se também se nas áreas invadidas por *H. dulcis* há relação entre a abundância e riqueza de regenerantes com a idade e densidade de *H. dulcis* e com características de abertura do dossel, espessura da serapilheira, declividade e umidade do solo. O segundo capítulo, com abordagem experimental em casa de vegetação, trata dos efeitos alelopáticos de extratos aquosos preparados a base de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis*, em distintas concentrações, sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de *S. terebinthifolius*. Espera-se, com estes estudos, avançar nos conhecimentos relacionados ao processo de invasão de *H. dulcis*, contribuindo na construção do conhecimento relacionado ao processo de invasão de espécies arbóreas decíduais, seus mecanismos e impactos na comunidade vegetal nativa, com vistas à conservação de ecossistemas florestais.

REFERÊNCIAS

- AERTS, R.; EWALD, M.; NICOLAS, M.; PIAT, J.; SKOWRONEK, S.; LENOIR, J.; HATTAB, T.; GARZÓN-LÓPEZ, C. X.; FEILHAUER, H.; SCHMIDTLEIN, S.; ROCCHINI, D.; DECOCQ, G.; SOMERS, B.; VAN DE KERCHOVE, R.; DENEFF, K.; HONNAY, O. Invasion by the alien tree *Prunus serotina* alters ecosystem functions in a temperate deciduous forest. *Front. Plant Sci.* 8:179. 2017.
- ARAGÓN, R.; MONTTI, L.; AYUP, M. M.; FERNÁNDEZ, R. Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecol* 54:21-28. 2014.
- BAISER, B.; OLDEN, J. D.; RECORD, S.; LOCKWOOD, J. L.; MCKINNEY, M. L. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B* 279(1748):4772-7. 2012.
- BARDALL, M. L.; RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; CURCIO, G. R. Caracterização florística e fitossociológica de um trecho sazonalmente inundável de floresta aluvial, em Araucária, PR. *Ci Fl* 14(2):37–50. 2004.
- BARTEMUCCI, P.; MESSIER, C.; CANHAM, C. D. Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can J For Res* 36:2065–2079. 2006.
- BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier, San Diego. 2014.
- BELLINGHAM, P. J.; TANNER, E. V. J.; MARTIN, P. H.; HEALEY, J. R.; BURGE, O. R. Endemic trees in a tropical biodiversity hotspot imperilled by an invasive tree. *Biol Conserv* 47-53. 2018.
- BERTIN, R. I.; MANNER, M. E.; LARROW, B. F.; CANTWELL, T. W.; BERSTENE, E. M. Norway maple (*Acer platanoides*) and other non-native trees in urban woodlands of central Massachusetts. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132:225–235. 2005.

BOENI, B. O. Riqueza, estrutura e composição de espécies em floresta secundária invadida por *Hovenia dulcis* Thunb., caracterização do seu nicho de regeneração e efeitos alelopáticos. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo. 2011.

CALLAWAY, R. M.; ASCHEHOUG, E. T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521–523. 2000.

CALLAWAY, R. M.; RIDENOUR, W. M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Biological Sciences Faculty Publications*, Paper 223. 2004.

CAPPUCCINO, N.; ARNASON, J. T. Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology letters*, 2, 189-193. 2006.

CARVALHO, P. E. R. Ecologia, silvicultura e usos da uva-do-japão (*Hovenia dulcis* Thunberg). Circular Técnica EMBRAPA Florestas, Colombo. 1994.

CARVALHO, P. E. R. Espécies arbóreas brasileiras. 1. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2003. v. 1, 1039 p.

CASTRO-DÍEZ, P.; FIERRO-BRUNNENMEISTER, N.; GONZÁLEZ-MUÑOZ, N.; GALLARDO, A. Effects of exotic and native tree leaf litter on soil properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant Soil* 350:179–191. 2012.

CASTRO-DÍEZ, P.; PAUCHARD, A.; TRAVESET, A.; VILÀ, M. Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science* 27(6):1233-1242. 2016.

CATFORD, J. A.; VESK, P. A.; RICHARDSON, D. M.; PYSEK, P. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. *Global Changes Biology* 18:44-62. 2012.

CHOU, C. H.; MULLER, C. H. Allelopathic Mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. The American Midland Naturalist, 88, 2, 324-347. 1972.

CONSTÁN-NAVA, S.; SOLIVERES, S.; TORICES, R.; SERRA, L.; BONET, A. Direct and indirect effects of invasion by the alien tree *Ailanthus altissima* on riparian plant communities and ecosystem multifunctionality. Biological Invasions 17: 1095–1108. 2014.

CONWAY, W. C.; SMITH, L. M.; BERGAN, J. F. Potential allelopathic interference by the exotic Chinese Tallow Tree (*Sapium sebiferum*). The American Midland Naturalist, 148, 1, 43-53. 2002.

DAVIS, M. A.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88:528-534. 2000.

D'ANTONIO, C. M.; VITOUSEK, P. M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. Annual Review of Ecology and Systematics 23:63-87. 1992.

DECHOUM, M. S.; CASTELLANI, T. T.; ZALBA, S. M.; REJMÁNEK, M.; PERONI, N.; TAMASHIRO, J. Y. Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous Forest in southern Brazil. Biological Invasions 17 (6), 1697-1712. 2014.

DECHOUM, M. S.; ZENNI, R. D.; CASTELLANI, T. T.; ZALBA, S. M.; REJMÁNEK, M. Invasions across secondary forest successional stages: effects of local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. Plant Ecology, v. 216, p. 823-833, 2015.

DORNING, M.; CIPOLLINI, D. Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects. Plant Ecology, 184, 287-296. 2006.

EINHELLING, F. A. Allelopathy: Current Status and Future Goals. In Inderjit, K. M. M. Dakshini & F. A. Einhellig (Eds.), Allelopathy: Organisms, Processes and Applications (pp. 1-24). Washington: American Chemical Society. 1995.

ENOKI, T.; DRAKE, D. R. Alteration of soil properties by invasive tree *Psidium cattleianum* along a precipitation gradient on O'ahu Island, Hawai'i. *Plant Ecol* 218:947-955. 2017.

ERIKSSON, O. Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190:65–70. 1995.

FAJARDO, A.; GUNDALE, M. J. Canopy cover type, and not fine-scale resource availability, explains native and exotic species richness in a landscape affected by anthropogenic fires and posterior land-use change. *Biol Invasions* 20(2):385-398. 2017.

FRIDLEY J. D.; STACHOWICZ, J. J.; NAEEM, S.; SAX, D. F.; SEABLOOM, E. W.; SMITH, M. D.; STOHLGREN, T. J.; TILMAN, D.; VON HOLLE, B. The Invasion Paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88(1):3-17. 2007.

FRIDLEY, J. D. Extended leaf phenology and the autumn nich in deciduous forest invasions. *Letter* 485(7398):359-62. 2012.

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

GUREVITCH, J.; PADILLA, D. K. Are invasive species a major cause of extinctions? *TRENDS in Ecology and Evolution* 19(9):470-4. 2004.

GORDON, D. R. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8:975–989. 1998.

GROVE, S.; HAUBENSAK, K. A.; PARKER, I. M. Direct and indirect effects of allelopathy in the soil legacy of an exotic plant invasion. *Plant Ecology*, 213, 1869-1882. 2012.

HATA, K.; KATO, H.; KACHI, N. Litter of an alien tree, *Casuarina equisetifolia*, inhibits seed germination and initial growth of a native tree on the Ogasawara Islands (subtropical oceanic islands). *Journal of Forest Research* 15(6):384-390. 2010.

HEJDA, M.; PYSEK, P.; JAROSÍK, V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97:393-403. 2009.

HEJDA, M.; DE BELLO, F. Impact of plant invasion on functional diversity in the vegetation of Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 24(5):890-897. 2013.

HERRON, P. M.; MARINE, C. T.; LATIMER, A. M.; LEICHT-YOUNG, S. A. Invasive plants and their ecological strategies: prediction and explanation of woody plants invasion in New England. *Diversity and Distributions* 13: 633-644. 2007.

HUGHES, R. F.; DENSLOW, J. S. Invasion by a N-2-fixing tree alters function and structure in wet lowland forests of Hawaii. *Ecol Appl* 15:1615–1628. 2005.

HUI, C.; RICHARDSON, D. M.; LANDI, P.; MINOARIVELO, H. O.; GARNAS, J.; ROY, H. E. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions* 18(4):971-983. 2016.

HYUN, T. K.; EOM, S. H.; YU, C. Y.; ROITSCH, T. *Hovenia dulcis* - an Asian traditional herb. *Planta Med*, 76:943–949. 2010.

KAGEYAMA, P.; GANDARA, F.B. Recuperação de áreas ciliares. In: R.R. RODRIGUES; H.F. LEITÃO FILHO (Eds). *Matas Ciliares: conservação e recuperação*. São Paulo: Edusp/Fapesp, p. 249-269. 2000.

KLEIN, R. M. Árvores nativas da floresta Subtropical do Alto Uruguai. *Sellowia* 24:09-62. 1972.

LAZZARIN, L. C.; SILVA, A. C.; HIGUCHI, P.; SOUZA, K.; PERIN, J. E.; CRUZ, A. P. Invasão biológica por *Hovenia dulcis* Thunb. em fragmentos florestais na região do Alto Uruguai, Brasil. *Revista Árvore* 39(6):1007-1017. 2015.

LENZI, M.; ORTH, A. I. Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anarcadiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, 17 (2): 67-89, 2004.

LEVINE, J. M.; VILÀ, M.; D'ANTONIO, C. M.; DUKES, J. S.; GRIGULIS, K.; LAVOREL, S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:775–781. 2003.

LIAO, C.; PENG, R.; LUO, Y.; ZHOU, X.; WU, X.; FANG, C. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol* 177:706–714. 2008.

LIMA Jr., E. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. V.; VIEIRA, C. V.; BARBOSA, J. P. R. A. D. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore* 30(1):33-41. 2006.

LONGHI-SANTOS, T.; MILANI, J. E. F.; GALVÃO, F.; BLUM, C. T.; RODERJAN, C. V.; MIRANDA, B. P.; KANIESKI, M. R. Influência de variáveis ambientais no estabelecimento de plântula de *Hovenia dulcis* em Floresta Aluvial. *Revista Espacios* 38(14):28-37. 2017.

LORENZO, P.; RODRÍGUEZ, J.; GONZÁLEZ, L.; RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA, S. Changes in microhabitat, but not allelopathy, affect plant establishment after *Acacia dealbata* invasion. *J Plant Ecol* 10(4):610-617. 2016.

MANCHESTER, S. J.; BULLOCK, J. M. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37:845–864. 2000.

MARTIN, P. H.; MARKS, P. L. Intact forests provide only weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.). *J Ecol* 94:1070–1079. 2006.

MEDEIROS, A. C. S.; ZANON, A. Conservação de sementes de aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius* RADDI). Colombo: Boletim de Pesquisa Florestal, 36, 11-20. 1998.

MOODLEY, D.; GEERTS, S.; RICHARDSON, D. M.; WILSON, J. R. U. Different traits determine introduction, naturalization and invasion success in woody plants: Proteaceae as a test case. *PLoS ONE* 8(9): e75078. 2013.

OLDEN, J. D.; POFF, N.L. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162:442–460. 2003.

OLDEN, J. D.; COMTE, L.; GIAM, X. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37:23-36. 2018.

PADILHA, D. L.; LOREGIAN, A.C.; BUDKE, J. C. Forest fragmentation does not matter to invasions by *Hovenia dulcis*. *Biodivers Conserv* 24:2293-2304. 2015.

PARANÁ. Portaria IAP nº 125, em 07 de agosto de 2009. http://www.iap.pr.gov.br/arquivos/File/Legislacao_ambiental/Legislacao_estadual/PORTARIAS/PORTARIA_IAP_125_2009_ESPECIES_EXOTICAS.pdf. Acesso em 16 de março de 2018.

PARKER, I. M.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W. M.; GOODELL, K.; WONHAM, M.; KAREIVA, P. M.; WILLIAMSON, M. H.; VON HOLLE, B.; MOYLE, P. B.; BYERS, J. E.; GOLDWASSER, L. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19. 1999.

PEJCHAR, L.; MOONEY, H. A. Invasive species, ecosystem services and human wellbeing. *Trends in Ecology and Evolution* 24:497–504. 2009.

POTGIETER, L. J.; STRASBERG, D.; WILSON, J. R. U.; RICHARDSON, D. M. Casuarina invasion alters primary succession on lava flows in the Mascarene Islands. *Biotropica* 46:268–275. 2014.

PYSEK, P.; JAROSÍK, V.; PERGL, J.; RANDALL, R.; CHYTRÝ, M.; KÜHN, I.; TICHÝ, L.; DANIHELKA, J.; CHRTEK JUN, J.; SÁDLO, J. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits. *Diversity and Distributions* 15:891-903. 2009.

PYSEK, P.; KRIVÁNEK, M.; JAROSÍK, V. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology* 90(10):2734-2744. 2009.

PYSEK, P.; JAROSÍK, V.; HULME, P. E.; PERGL, J.; HEJDA, M.; SCHAFFNER, U.; VILÀ, M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species traits and environment. *Global Change Biology* 18:1725-1737. 2012.

REIGOSA, M.; GOMES, A. S.; FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. Allelopathic research in Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27, 4, 629-646. 2013.

REINHART, K. O.; GREENE, E.; CALLAWAY, R. M. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the northern Rocky Mountains. *Ecography* 28:573–582. 2005.

REINHART, K. O.; GURNEE, J.; TIRADO, R.; CALLAWAY, R. M. Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications* 16(5):1821-1831. 2006.

REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D. M.; HIGGINS, S. I.; PITCAIRN, M. J.; GROTKOPP, E. Ecology of invasive plants: state of the art. *Invasive Alien Species: Searching for Solutions* (eds H.A. Mooney, R.M. Mack, J.A. McNeely, L. Neville, P. Schei & J. Waage), pp. 104–161. Island Press, Washington. 2005.

REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D. M. Trees and shrubs as invasive species - 2013 update on the global database. *Divers Distrib* 19:1093–1094. 2013.

RICE, E. L. Allelopathy. (2nd ed.). New York: Academic Press. 1984.

RICHARDSON, D. M.; PYSEK, P.; REJMÁNEK, M.; BARBOUR, F.; PANETTA, F. R.; WEST, C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107. 2000.

RICHARDSON, D. M.; REJMÁNEK, M. Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809. 2011.

RICHARDSON, D. M.; HUI, C.; NÚÑEZ, M. A.; PAUCHARD, A. Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biol Invasions* 16:473–481. 2014.

RIO GRANDE DO SUL. Portaria SEMA nº 79, em 31 de outubro de 2013. Diário Oficial do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, p. 44. Acesso em 16 de março de 2018

RIZVI, S. J. H.; HAQUE, H.; SINGH, V. K.; RIZVI, V. A discipline called allelopathy. In S. J. H. Rizvi & V. Rizvi (Eds.), *Allelopathy: basic and applied aspects* (pp. 1-10.). London: Chapman & Hall. 1992.

SANTA CATARINA. Resolução CONSEMA nº 8, em 14 de setembro de 2012. Diário Oficial de Santa Catarina, Florianópolis, SC, no 19.429, p. 4. Acesso em 16 de março de 2018

SAX, D. F.; GAINES, S. D. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18:561–566. 2003.

SCARIOT, A. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32:662–669. 2000.

SCHAAF, L. B.; FILHO, A. F.; GALVÃO, F.; SANQUETTA, C. R.; LONGHI, S. J. Modificações florístico-estruturais de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Montana no período de 1979 e 2000. *Ciência Florestal* 16(3):271–291. 2006.

SCHWEIGER, O.; BIESMEIJER, J. C.; BOMMARCO, R.; HICKLER, T.; HULME, P. E.; KLOTZ, S.; KÜHN, I.; MOORA, M.; NIELSEN, A.; OHLEMÜLLER, R.; PETANIDOU, T.; POTTS, S. G.; PYSEK, P.; STOUT, J. C.; SYKES, M. T.; TSCHEULIN, T.; VILÀ, M.; WALTHER, GR.; WESTPHAL, C.; WINTER, M.; ZOBEL, M.; STTELE, T. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* 85: 777–795. 2010.

SELLE, G. L. Guias de densidade e índices de sítios para *Hovenia dulcis* Thunberg na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS. 2009.

SIMBERLOFF, D.; VON HOLLE, B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32. 1999.

SIMINSKI, A.; FANTINI, A. C.; GURIES, R. P.; RUSCHEL A. R.; REIS, M. S. Secondary Forest Succession in the Mata Atlantica, Brazil: Floristic and Phytosociological Trends. *ISRN Ecology*, Article ID 759893, 19 pages. 2011.

STASKA, B.; ESSL, F.; SAMIMI, C. Density and age of invasive *Robinia pseudoacacia* modulate its impact on floodplain forests. *Basic and Applied Ecology* 15:551-558. 2014.

SUNDARAM, B.; KRISHNAN, S.; HIEMATH, A. J.; JOSEPH, G. Ecology and impacts of the invasive species, *Lantana camara*, in a Social-Ecological System in South India: Perspectives from Local Knowledge. *Hum Ecol* 40:931-942. 2012.

VIBRANS, A. C.; SEVEGNANI, L.; GASPER, A. L.; LINGNER, D. V. Inventário florístico florestal de Santa Catarina - Floresta Estacional Decidual, vol 2. Edifurb, Blumenau. 2012.

VILÀ, M.; WEBER, E.; D'ANTONIO, C. M. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* 2:207–217. 2000.

VILÀ, M.; ESPINAR, J. L.; HEJDA, M.; HULME, P. E.; JAROSÍK, V.; MARON, J. L.; PERGL, J.; SCHAFFNER, U.; SUN, Y.; PYSEK, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14:702–708. 2011.

VITOUSEK, P. M.; WALKER, L. R.; WHITEAKER, L. D.; MUELLERDOMBOIS, D.; MATSON, P. A. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802–804. 1987.

VITOUSEK, P. M.; MOONEY, H. A.; LUBCHENCO, J.; MELILLO, J. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499. 1997.

ZENNI, R.D.; ZILLER, S. R. An overview of invasive plants in Brazil. *Rev Bras Bot* 34(3):431-446. 2011.

ZUCARATTO, R.; PIRES, A. S. The exotic palm *Roystonea oleracea* (Jacq.) O. F. Cook (Arecaceae) on an island within the Atlantic Forest Biome: naturalization and influence on seedling recruitment. *Acta Botanica Brasilica* 28(3):417-421. 2014.

WANDSCHEER, D. C. A.; BORELLA, J.; BONATTI, C. L.; PASTORINI, H. L. Atividade alelopática de folhas e pseudofrutos de *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) sobre a germinação de *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 25(1):25-30. 2011.

WANGEN, S. R.; WEBSTER, C. R. Potential for multiple lag phases during biotic invasions: reconstructing an invasion of the exotic tree *Acer platanoides*. *Journal of Applied Ecology* 43:258-268. 2006.

WARDLE, D. A.; BARDGETT, R. D.; CALLAWAY, R. M.; VAN DER PUTTEN, W. H. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* 332(80):1273–1278 2011.

WARREN II, R. J.; LABATORE, A.; CANDEIAS, M. Allelopathic invasive tree (*Rhamnus cathartica*) alters native plant communities. *Plant Ecology*, 218, 10, 1233-1241. 2017.

WINTER, M.; SCHWEIGER, O.; KLOTZ, S.; NENTWIG, W.; ANDRIOPOULOS, P.; ARIANOUTSOU, M.; BASNOU, C.; DELIPETROU, P.; DIDZIULIS, V.; HEJDA, M.; HULME, P. E.; LAMBDONI, P. W.; PERGL, J.; PYSEK, P.; ROY, D. B.; KÜHN, I. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *PNAS* 106(51):2121-21725. 2009.

ARTIGO 1

Efeito da espécie exótica invasora *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) na riqueza, abundância e composição de espécies lenhosas regenerantes em florestas estacionais deciduais

RESUMO

Diversas espécies arbóreas encontram-se entre as mais difundidas e impactantes plantas invasoras, sendo responsáveis por promoverem alterações na riqueza, na abundância e na composição de espécies vegetais nativas, assim como nas características ambientais e no funcionamento de ecossistemas. *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) é uma espécie arbórea, nativa do leste asiático, que foi introduzida no sul da América do Sul, sendo atualmente reconhecida como invasora em diferentes formações florestais, como a Floresta Estacional Decidual (FED) que ocorre na região sul do Brasil. No presente estudo, objetivou-se avaliar os efeitos de *H. dulcis* sobre os padrões de regeneração da FED na riqueza, abundância e composição de espécies regenerantes, por meio da comparação de áreas invadidas e não invadidas (controle) por *H. dulcis*. Investigou-se também nas áreas invadidas por *H. dulcis* se há relação entre abundância e riqueza de regenerantes com idade e densidade da espécie invasora, assim como com características de abertura do dossel, espessura da serapilheira, declividade e umidade do solo. Diferenças observadas na abertura do dossel e espessura da serapilheira entre as áreas invadidas por *H. dulcis* e áreas controle sugerem a capacidade de *H. dulcis* de alterar as condições ambientais em escala local. Apesar de não ter sido verificada diferença na riqueza de espécies, as diferenças observadas na abundância e composição de espécies regenerantes evidenciam o impacto da espécie exótica nos padrões de regeneração em fragmentos de FED. Considerando as áreas invadidas por *H. dulcis*, observou-se que as variáveis abertura do dossel e espessura da serapilheira no verão apresentaram relação positiva com a riqueza de espécies nativas regenerantes, ao passo que a umidade do solo no inverno apresentou relação negativa. Para abundância de espécies nativas regenerantes, a relação mostrou-se positiva para declividade, densidade de *H. dulcis*, idade média de *H. dulcis*, serapilheira e umidade do solo no verão, e negativa para serapilheira e umidade do solo no inverno. Os impactos provocados por *H. dulcis* no ambiente florestal estudado evidenciam a necessária execução de medidas de controle da espécie em áreas legalmente protegidas e entorno imediato, assim como a adoção de

políticas públicas que fomentem a substituição da espécie por espécies da flora nativa, visando à conservação dos ambientes naturais.

Palavras-chave: abundância, árvore exótica invasora, composição de espécies, invasão biológica, floresta subtropical, riqueza de espécies.

1 INTRODUÇÃO

Diversas espécies arbóreas encontram-se entre as mais difundidas e impactantes plantas invasoras (Richardson e Rejmánek 2011; Rejmánek e Richardson 2013; Richardson et al. 2014). Estas são responsáveis por promoverem alterações na riqueza, na abundância e na composição de espécies vegetais nativas, assim como nas características ambientais e no funcionamento de ecossistemas (Hughes e Denslow 2005; Bertin et al. 2005; Reinhart et al. 2006; Wardle et al. 2011; Constán-Nava et al. 2014; Aragón et al. 2014; Lorenzo et al. 2016; Enoki e Drake 2017; Bellingham et al. 2018). Em florestas, algumas árvores exóticas invasoras podem alterar as condições abióticas locais de tal forma que geram um mecanismo de retroalimentação, comprometendo a permanência de algumas espécies nativas em detrimento da potencialização da dominância da própria espécie invasora, assim como de algumas espécies nativas e outras invasoras que são beneficiadas pelas novas condições. Como resultado, a estrutura de comunidades invadidas assim como suas trajetórias sucessionais são afetadas (Simberloff e VonHolle 1999; Hughes e Denslow 2005; Vilà et al. 2011; Richardson et al. 2014; Zucaratto e Pires 2014; Potgieter et al. 2014; Lorenzo et al. 2016).

Em florestas, espécies arbóreas invasoras normalmente apresentam uma combinação de características típicas de espécies presentes em estágios sucessionais iniciais (grande produção de sementes e rápido crescimento) e tardios (tolerância à sombra e alta habilidade competitiva) (Martin et al. 2010). Apesar do processo de invasão por espécies arbóreas ocorrer de forma mais lenta se comparado a espécies arbustivas ou herbáceas, tendo em vista o maior tempo de geração das árvores, seus efeitos na comunidade de plantas tendem a perdurar por um longo período, aumentando à medida que a idade e densidade da espécie invasora também aumenta (Wangen e Webster 2006; Pysek et al. 2009; Staska et al. 2014).

Alterações na composição e na estrutura do dossel provocadas por espécies exóticas invasoras podem modificar a intensidade e qualidade da luz disponível para os indivíduos regenerantes (Reinhart et al. 2006; Fajardo e Gundale 2017). A luminosidade é um fator determinante nos

processos ecológicos e fisiológicos das plantas em uma floresta e pode influenciar positiva ou negativamente o desenvolvimento e o estabelecimento das plântulas (Lima Jr. et al. 2006; Bartemucci et al. 2006). A variação na luminosidade por meio da abertura de clareiras, da complexidade estrutural do dossel e, em alguns casos, da deciduidade proporciona grande diversidade de micro-habitats dentro de uma floresta (Bianchini et al. 2001). Estas variações podem explicar diferenças na composição de comunidades vegetais presentes no sub-bosque da floresta, bem como determinar a dinâmica na regeneração e recrutamento de novos regenerantes (Reinhart et al. 2006; Fajardo e Gundale 2017).

Reinhart et al. (2006), por exemplo, observaram que a quantidade de luz disponível no sub-bosque de áreas densamente invadidas pela espécie *Acer platanoides* é drasticamente reduzida (<5%) se comparada as áreas com cobertura nativa (20%), e que a qualidade da luz disponível (medida pela relação da composição da luz no espectro eletromagnético vermelho [656-664 e 726-734 nm]) é 58% inferior ao encontrado nas áreas com cobertura nativa. Por sua vez, estas mudanças na quantidade e qualidade da luz disponível provocadas pela copa da espécie invasora *A. platanoides* representam um importante fator responsável pela supressão de espécies nativas e respectivo sucesso da própria espécie nas comunidades invadidas (Reinhart et al. 2005; Reinhart et al. 2006). Em termos quantitativos, Reinhart et al. (2005) verificaram uma redução de 69% na riqueza de espécies do sub-bosque em locais com maior cobertura de copa de *A. platanoides* (76%) comparado com áreas apresentando menor cobertura de copa da invasora (0-11%).

A serapilheira pode também ser alterada em função da composição das espécies dominantes do dossel (Castro-Díez et al. 2012), afetando positiva ou negativamente a germinação de sementes e recrutamento de espécies regenerantes, nativas e/ou exóticas (Baskin e Baskin 2014; Constán-Nava et al. 2014; Zucaratto e Pires 2014). A serapilheira geralmente reduz a amplitude de variação da temperatura do solo e também reduz as taxas de evaporação de água, contribuindo para manutenção da umidade do solo, assim como para melhores condições para a germinação de sementes (Eriksson 1995; Scariot 2000). Por outro lado, a serapilheira pode reduzir a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas por efeitos antagônicos associados às interações químicas de alelopatia, por reduzir a disponibilidade de luz incidente sobre as sementes, ou mesmo atuando como barreira física à penetração das raízes (Eriksson 1995; Scariot 2000; Baskin e Baskin 2014; Zucaratto e Pires 2014; Dechoum et al. 2015; Lorenzo et al. 2016).

Zucaratto e Pires (2014), observaram que a abundância e a diversidade de plântulas encontradas sob a espécie invasora *Roystonea oleracea* foi menor do que em área sem sua presença, e associaram o fato ao acúmulo de serapilheira ocasionado pela espécie, responsável por alterar a intensidade de luz e umidade do solo. Hata et al. (2010) de forma similar, observaram que o acúmulo da serapilheira proveniente da espécie invasora *Casuarina equisetifolia* é capaz de interferir negativamente na germinação e crescimento inicial da espécie nativa *Schima mertensiana*. Adicionalmente, em alguns casos, a rápida degradação da serapilheira produzida por certas espécies invasoras tende a aumentar a disponibilidade de nutrientes, podendo beneficiar o estabelecimento da própria invasora (Schuster e Dukes 2014), como sugerido por Aerts et al. (2017) para a espécie *Prunus serotina* em floresta temperada decidual, e por Áragon et al. (2014) para a espécie *Ligustrum lucidum* nas florestas de montanha do noroeste da Argentina.

Florestas estacionais neotropicais são aquelas marcadas por diferentes níveis de deciduidade, estando presentes em regiões tropicais e subtropicais da América do Sul e em outras partes do mundo (Beard 1955; Dechoum et al. 2014). No Brasil, ocorrem de forma disjunta em diferentes regiões do país, e se apresentam sob duas condições distintas: na zona tropical são caracterizadas por uma estação chuvosa seguida de uma estação seca; e na zona subtropical pela ausência de estação seca, porém com inverno intenso (temperaturas médias mensais menores ou iguais a 15° C) (IBGE 2012). No estado de Santa Catarina (SC), a Floresta Estacional Decidual (FED) é marcada pela queda das folhas no período de maio a setembro como resultado de fatores climáticos restritivos, associados às menores temperaturas e menor fotoperíodo durante o inverno (Vibrans et al. 2012a). A deciduidade ocorre especialmente nas plantas do dossel e emergentes, atingindo cerca de 50% das espécies (Klein 1972; IBGE 2012; Vibrans et al. 2012a). A FED cobria 8% do estado de SC, ficando distribuída ao longo do rio Uruguai e de seus afluentes, em altitudes que variam de 200 a 600 m a.n.m. (Klein 1972; IBGE 2012). Atualmente restam 16% desta cobertura original, sendo que 90% dos remanescentes apresentam áreas inferiores a 50 ha (Vibrans et al. 2012a). Além da fragmentação, outras causas de degradação da FED são o corte seletivo de madeira e a invasão por espécies exóticas, como *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) (Vibrans et al. 2012a; Dechoum et al. 2014).

Hovenia dulcis tem sido plantada em propriedades rurais da região sul do Brasil para uso da madeira, sombreamento de cultivos e pastagens, quebra-vento e produção de energia (Carvalho 1994; Selle 2009). A

espécie pode dispersar-se além de suas áreas de cultivo, podendo alterar a estrutura e composição das comunidades de plantas, chegando a ser uma espécie importante no componente arbóreo-arbustivo (Bardall et al. 2004; Schaaf et al. 2006; Boeni 2011; Dechoum et al. 2014; Lazzarin et al. 2015; Padilha et al. 2015). Sua capacidade de formar populações densas e dominantes, sua alta taxa de germinação e crescimento, tolerância à sombra e as características de deciduidade sugerem potenciais impactos que a espécie possa ter sobre o funcionamento dos ecossistemas invadidos e sobre a regeneração de espécies nativas (Dechoum et al. 2014; Dechoum et al. 2015; Lazzarin et al. 2015; Padilha et al. 2015; Longhi-Santos et al. 2017). Estudos avaliando o efeito de *H. dulcis* sobre a regeneração de espécies nativas da FED são inexistentes, e esta abordagem pode auxiliar no entendimento do processo de invasão da espécie, seus efeitos na comunidade invadida, bem como contribuir na priorização de recursos destinados ao manejo de áreas legalmente protegidas, assim como à conservação de ecossistemas invadidos (Gordon 1998; Manchester e Bullock 2000; Dechoum et al. 2014).

O objetivo do presente trabalho foi avaliar o efeito da espécie exótica invasora *H. dulcis* nos padrões de regeneração da FED, em termos de riqueza, abundância e composição de espécies regenerantes. Os objetivos específicos foram: (1) avaliar diferenças na abertura do dossel, umidade do solo, espessura da serapilheira e declividade entre áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis*; (2) comparar a riqueza e abundância de espécies nativas regenerantes entre áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis*; (3) comparar a composição de espécies regenerantes, nativas e exóticas, entre as áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis*; e, (4) avaliar quais variáveis (idade e densidade de *H. dulcis*, abertura do dossel, umidade do solo, espessura da serapilheira e declividade) influenciam nos padrões de regeneração. Temos como hipóteses que: (1) a abertura do dossel, umidade do solo e espessura da serapilheira diferem entre áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis*; (2) *H. dulcis* altera os padrões de regeneração da FED em termos de abundância, riqueza e composição de espécies regenerantes; e (3) a combinação das variáveis abertura do dossel, umidade do solo, espessura da serapilheira, declividade, densidade e idade dos indivíduos de *H. dulcis* pode explicar os padrões de regeneração em termos de riqueza e abundância de espécies nativas regenerantes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Sistema de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual Fritz Plaumann (PEFP), localizado em Concórdia - SC (27°16'18'' e 27°18'57'' Sul e 52°04'15'' e 52°10'20'' Oeste). Segundo classificação de Köppen-Geiger, a região apresenta clima subtropical (Cfa) mesotérmico úmido com verão quente. Conforme normais climatológicas da Estação de Itá, para um período de 15 anos, a temperatura média anual é de 19,6° C, sendo janeiro o mês mais quente (média de 24,5° C) e junho o mês mais frio (média de 14,1° C) do ano. A pluviosidade média anual total é de 1735 mm, com precipitações médias mensais totais variando de 104,4 mm a 182,7 mm ao longo do ano (SANTA CATARINA 2014).

O PEPF foi criado em 1998, possui uma área de 735,11 ha, e protege fragmentos da Floresta Estacional Decidual (FED) secundária em diferentes estágios sucessionais, assim como espécies presentes na lista oficial de espécies ameaçadas de extinção, como *Ocotea odorifera* (Vell.) Rohwer (Lauraceae) (Brasil 2008). Os usos pretéritos da área remontam a agricultura, pecuária e exploração madeireira, responsáveis pelo emprego e disseminação da espécie exótica *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) (Vibrans et al. 2012a; Silva 2012; Dechoum et al. 2014).

Popularmente conhecida como uva-do-japão, *H. dulcis* é uma espécie arbórea, decídua e zoocórica (Carvalho 1994). Nativa do leste asiático, ocorre naturalmente em florestas no Japão, Coreia e leste da China, em altitudes que variam de 165 a 2200 m a.n.m. (Hyun et al. 2010). A espécie é cultivada em plantações na China, Argentina, Paraguai e sul do Brasil, foi introduzida como ornamental nos Estados Unidos, Austrália, Nova Zelândia e África Central, e é considerada invasora em florestas na América do Sul e Tanzânia (Selle 2009; Hyun et al. 2010; Zenni e Ziller 2011; Rejmánek e Richardson 2013; Dechoum et al. 2014).

Árvores adultas de *H. dulcis* apresentam de 10 a 15 metros de altura com diâmetro de 20 a 40 cm, sendo encontrados exemplares com até 25 metros de altura e 50 cm ou mais de diâmetro na região sul do Brasil (Carvalho 1994; Hyun et al. 2010). A copa é ampla e globosa, com ramos pubescentes enquanto jovens (Carvalho 1994). Indivíduos atingem a maturidade a partir dos três ou quatro anos de idade (Carvalho 1994). Na região sul do Brasil, a intensa queda das folhas ocorre entre abril a agosto, e a presença de frutos maduros é observada de março a outubro (Carvalho 1994). Os frutos, produzidos em grande quantidade, são constituídos por pequenas cápsulas globosas secas contendo de duas a

quatro sementes, ligadas a um pedúnculo carnosos (pseudofruto) cor de canela e com sabor adocicado, dispersados principalmente por aves e mamíferos de pequeno e médio porte (Carvalho 1994; Cáceres e Monteiro-Filho 2001; Hendges et al. 2012).

No Brasil, o plantio de *H. dulcis* teve fins principalmente econômicos, sendo comum em propriedades rurais na bacia do Rio Uruguai, nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Selle 2009; Boeni 2011). Na região oeste de Santa Catarina *H. dulcis* é comum no entorno de granjas de suínos e aves, fornecendo sombra no período do verão e permitindo a passagem dos raios solares no período de inverno, auxiliando na manutenção das temperaturas. A espécie apresenta também usos com fins madeireiros, para produção de energia e forragem (Carvalho 1994). Na China é amplamente utilizada pela medicina popular (Carvalho 1994). Nos levantamentos realizados para o Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, foi observado que *H. dulcis* é capaz de se dispersar além de suas áreas de cultivo, sendo encontrada em bordas e clareiras de fragmentos florestais secundários na FED, chegando a ocupar a 11ª posição no valor de importância entre as demais espécies do componente arbóreo-arbustivo (Vibrans et al. 2012b). Apesar de descrita como espécie pioneira pelo rápido crescimento, com preferência por ambientes com maior incidência de luz (Carvalho 1994), pode também ser encontrada no interior da FED em estágio avançado de regeneração devido à sua capacidade de tolerância à sombra (Dechoum et al. 2015; Padilha et al. 2015).

2.2 Coleta de dados

Os dados foram coletados entre os meses de setembro de 2016 a junho de 2017. Os efeitos de *H. dulcis* sobre a regeneração de espécies nativas foram avaliados em 30 agrupamentos da espécie presentes em fragmentos em estágio médio de regeneração, sendo estes comparados com 30 áreas adjacentes, pareadas e de mesmo tamanho, também em estágio médio de regeneração, porém sem adultos de *H. dulcis* (DAP > 5 cm), ora designadas como “controle”. Foram considerados agrupamentos de *H. dulcis* áreas com a presença de pelo menos três indivíduos com diâmetro à altura do peito (DAP) > 10 cm e que possuísem copas justapostas ou sobrepostas. A distância mínima entre agrupamentos foi de 20 m, havendo, contudo, indivíduos de *H. dulcis* entre estes agrupamentos dada a ampla distribuição da espécie na área de estudo. Os fragmentos em estágio médio de regeneração foram previamente selecionados com base no mapa de cobertura vegetal e uso do solo contido no Plano de Manejo

do Parque (SANTA CATARINA 2014). As áreas em estágio médio de regeneração retratam locais previamente utilizados para cultivos agrícolas e pastagens, estando atualmente representadas por florestas relativamente abertas dominadas por espécies arbóreas pioneiras (média de altura em torno de 7 m) (Siminski et al. 2011; Dechoum et al. 2014).

A projeção da copa e o diâmetro a altura do peito (DAP) de cada indivíduo de *H. dulcis* foram medidos. Todos os indivíduos adultos presentes em cada agrupamento foram cortados para estimativa da idade com base nos anéis de crescimento (Chagas 2009; Dechoum et al 2014). No lenho das árvores da espécie as camadas de crescimento são distintas e possuem transição gradual entre os lenhos inicial e tardio de um mesmo anel de crescimento e abrupta em relação ao anel de crescimento formado no ano subsequente, os quais podem ser observados a olho nu (Chagas 2009).

Parcelas de 0,5 x 0,5 m foram estabelecidas nas áreas com agrupamentos de *H. dulcis* e controle para avaliação da regeneração natural, onde foram amostrados os indivíduos lenhosos com 10 – 100 cm de altura. As parcelas foram instaladas ao longo de transeções paralelas e distantes dois metros entre si, instalados a partir do centro de cada agrupamento de *H. dulcis* e área controle. Uma vez identificado o agrupamento, estacas de madeira foram instaladas em cada vértice e no ponto central da área ocupada pelas copas dos indivíduos de *H. dulcis* (agrupamento), configurando áreas quadradas ou retangulares de modo a facilitar sua replicação na área controle. A trena era então esticada no centro do agrupamento no sentido de seu maior comprimento, onde as parcelas de 0,5 m x 0,5 m eram instaladas alternadamente (direita e esquerda) a cada dois metros. A partir da transeção central, transeções paralelas e distantes dois metros entre si foram instaladas à direita e à esquerda do ponto central, até atingirem o limite da área delimitada. A área ocupada por cada agrupamento de *H. dulcis* variou de 25 m² a 483 m² (média = 194,73; DP = 103,70) e o número de parcelas instaladas nas áreas amostradas variou de 12 a 84 (média = 42; DP = 17,07), somando de 3 m² a 21 m² (média = 10,5; DP = 4,27) de área total efetivamente levantada. Com base na área ocupada por cada agrupamento de *H. dulcis*, foi possível estabelecer as respectivas áreas controle, bem como calcular a densidade de indivíduos de *H. dulcis*, ao passo que com base na área efetivamente levantada (calculada pela razão entre o número de parcelas e transeções instaladas em cada área) foi possível calcular a densidade de espécies regenerantes levantadas.

As variáveis umidade do solo, espessura da serapilheira e abertura do dossel foram medidas de forma pareada para cada agrupamento de *H.*

dulcis e área controle, tanto no inverno (julho de 2016) quanto no verão (janeiro de 2017), períodos nos quais as árvores decíduas apresentam-se sem e com folhas, respectivamente. A umidade do solo foi medida com equipamento HidroFarm, modelo HFM2010, fabricado pela Falker, sendo realizadas quatro medições em cada agrupamento de *H. dulcis* e área controle. A espessura da serapilheira foi medida com auxílio de régua graduada, com também quatro medições em cada agrupamento de *H. dulcis* e área controle. A abertura do dossel foi estimada por um densiômetro esférico côncavo de Lemmon (Lemmon 1957), a norte, sul, leste e oeste do centro de cada agrupamento de *H. dulcis* e área controle, a 1,2 m do solo, sempre por uma mesma pessoa. A declividade foi calculada com auxílio de um clinômetro (tipo Abney), duas hastes de madeira graduadas e uma trena.

A identificação taxonômica das espécies regenerantes foi realizada por meio de partes vegetativas e/ou reprodutivas coletadas, somado ao registro fotográfico quando o material botânico foi insuficiente. Em ambos os casos, efetuou-se em laboratório a identificação ao mais baixo nível taxonômico possível com auxílio de bibliografia especializada (Sobral et al. 2006) e posterior confirmação por especialistas.

2.3 Análise de dados

Para avaliar diferenças entre áreas com agrupamento de *H. dulcis* e controle, no que tange às variáveis declividade, serapilheira média no verão e no inverno, umidade média no verão e no inverno, e abertura do dossel no verão e no inverno, realizou-se uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com base na distância euclidiana, seguido de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (Permanova). Posteriormente empregou-se o test t para verificar diferenças entre as médias das variáveis que atenderam às premissas de normalidade e homocedasticidade, e o teste de Mann-Whitney-Wilcoxon para as variáveis que não atenderam estes pressupostos, tendo o valor de p corrigido pelo método de Bonferroni.

Modelos lineares generalizados mistos (GLMM) com distribuição de Poisson para a variável resposta e função de ligação logarítmica entre a variável resposta e a explanatória foram utilizados para testar a hipótese relacionada às diferenças entre riqueza e abundância totais das espécies nativas regenerantes entre áreas com agrupamento de *H. dulcis* e controle. Utilizou-se como “offset” a área total levantada (m^2), representada pelo número total de parcelas amostradas nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* e controle, multiplicada por $0,25 m^2$ (área de cada parcela). Os

modelos foram gerados de forma independente para as variáveis resposta riqueza e abundância, tendo como efeito fixo a condição (com agrupamento de *H. dulcis* e controle) e efeito aleatório os pares das unidades amostrais. Os modelos foram então validados por meio da análise gráfica de resíduos.

Objetivando avaliar diferenças na composição das espécies regenerantes entre áreas com agrupamento de *H. dulcis* e controle, realizou-se uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), com base no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, seguida de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (Permanova). Para esta análise foram consideradas as 20 espécies mais abundantes em cada condição (com agrupamento de *H. dulcis* e controle), incluindo as espécies exóticas identificadas. Foram selecionadas as 20 espécies mais abundantes em cada condição tendo em vista a baixa abundância observada para muitas espécies (menos de 45 indivíduos registrados para cada espécie na totalidade das áreas amostradas), bem como pelo fato de terem sido excluídos os indivíduos identificados apenas a nível de gênero. Os dados de abundância foram transformados pelo método de Hellinger.

Modelos lineares generalizados (GLM), com distribuição de Poisson para a variável resposta e função de ligação logarítmica entre a variável resposta e a explanatória, foram utilizados para avaliar quais das variáveis medidas melhor explicam a abundância e a riqueza de espécies nativas regenerantes nos agrupamentos de *H. dulcis*. Em ambos os modelos (um para abundância e um para riqueza), foram considerados somente os dados coletados nos agrupamentos de *H. dulcis*. Em cada modelo, as variáveis explanatórias consideradas foram: idade média e densidade de *Hovenia dulcis*, declividade, serapilheira média do verão e inverno, umidade média do verão e inverno e, abertura do dossel do verão e inverno. Empregou-se também como “offset” a área total levantada (m²). Colinearidades entre as variáveis explanatórias foram avaliadas utilizando o fator de inflação de variância (VIF), o qual variou de 1,35 a 3,79, confirmando a inexistência de colinearidade entre os parâmetros analisados, de modo que todos foram mantidos. A simplificação e seleção dos modelos foi realizada com base no Critério de Informação de Akaike Corrigido (AICc), e a importância relativa (peso) dos parâmetros analisados foi calculada como a soma do AICcw entre todos os modelos nos quais cada parâmetro apareceu. Os modelos foram validados por meio da análise gráfica de resíduos.

Todas as análises foram realizadas através do software RStudio, versão 1.0.153 (R Core Team 2017), com a utilização dos pacotes

"lme4"(Bates et al. 2015), "MuMIn" (Barton 2016) e "vegan" (Oksanen et al. 2013).

3 RESULTADOS

Um total de 5575 indivíduos regenerantes pertencentes a 96 espécies e morfoespécies de 38 famílias foram registrados nas áreas amostradas. Oito destas espécies são exóticas. Dentre as nativas, 77 foram identificadas a nível de espécie e 11 a nível de gênero. A lista com todas as espécies registradas e respectivas abundâncias em cada condição (áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle) segue apresentada no Anexo 1. As famílias que somaram o maior número de espécies foram Fabaceae, com dez espécies (10,42%); Myrtaceae, com dez espécies (10,42%); Lauraceae, com sete espécies (7,29%); Rubiaceae, com seis espécies (6,25%); e Meliaceae, com cinco espécies (5,21%). As famílias Rutaceae, Moraceae, Myrtaceae, Rosaceae e Lauraceae foram representadas por espécies nativas e exóticas, ao passo que as famílias Oleaceae e Rhamnaceae apenas por espécies exóticas: *Ligustrum lucidum* e *Hovenia dulcis*, respectivamente.

Nas áreas com agrupamento de *H. dulcis*, foram amostrados um total de 856 indivíduos adultos da espécie (DAP > 5 cm), perfazendo uma média de 28,5 indivíduos em cada agrupamento levantado (DP=21,4; min = 3; máx = 73). A altura média destes indivíduos foi de 9,7 m (DP = 4,4; min = 1; máx = 25). A área da copa individual média foi de 11 m² (DP = 15; min = 0,07; máx = 189,9). A área basal média foi de 1,2 m² (DP = 1,5; min = 0,02; máx = 12,9), e a densidade média foi de 0,21 ind./m² (DP = 0,1; min = 0,03; máx = 0,37).

As áreas com agrupamento de *H. dulcis* divergem das áreas controle em relação aos parâmetros ambientais levantados (PERMANOVA - F=5,9; R²=0,09; p<0,01) (Figura 1.1). Os valores médios dos parâmetros ambientais levantados nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle seguem apresentados no Anexo 2. A Análise de Coordenadas Principais (PCoA) explicou 52,5% da variação destes dados (eixo 1 (PCoA 1) =32,7%, eixo 2 (PCoA 2) =19,8%) (Figura 1.1). No que diz respeito às comparações pareadas, a espessura da serapilheira no verão foi menor nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* do que nas áreas controle (t=4,67; g.l.=29; p_{ajust.}<0,01), e a abertura do dossel foi maior no inverno (w=26; p_{ajust.}<0,01) porém menor no verão (w=289,5; p_{ajust.}<0,05) nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* do que nas áreas controle.

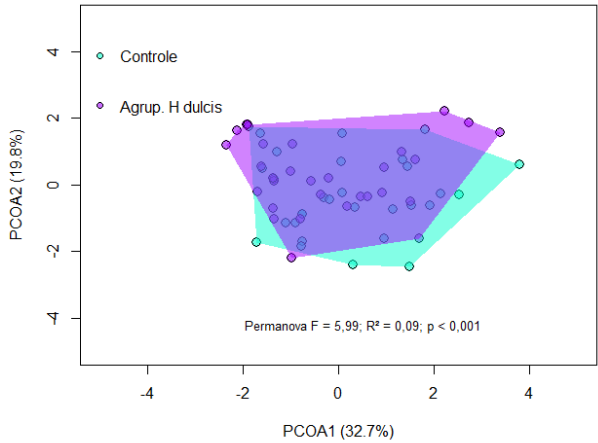


Figura 1.1 - Representação gráfica da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para os parâmetros ambientais levantados nas áreas controle e áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

A abundância de espécies nativas regenerantes foi maior nas áreas controle do que nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* (Tabela 1.1; Figura 1.2). Nas áreas controle foram registrados 2477 indivíduos, perfazendo uma média de 82,57 (DP=46,46) regenerantes em cada área amostral, ao passo que nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* foram registrados 1900 indivíduos, com uma média de 63,33 (DP=47,28) regenerantes em cada agrupamento. A riqueza de espécies não apresentou diferenças significativas entre as condições (Tabela 1.2; Figura 1.2), sendo registradas 82 espécies nativas regenerantes nas áreas controle e 73 nas áreas com agrupamento de *H. dulcis*.

Tabela 1.1 - Estatística do GLMM utilizado para análise da abundância de espécies nativas regenerantes em áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	Z	P
Intercepto	1,999	0,078	25,459	<0,001
Agrup. <i>H. dulcis</i>	-0,332	0,112	-2,963	0,003

Tabela 1.2 - Estatística do GLMM utilizado para análise da riqueza de espécies nativas regenerantes em áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	Z	P
Intercepto	0,597	0,064	9,302	<0,001
Agrup. <i>H. dulcis</i>	-0,165	0,092	-1,776	0,07

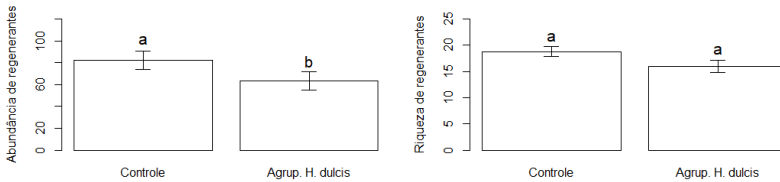


Figura 1.2 - Abundância e riqueza de espécies regenerantes nativas nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, amostradas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). a,b: Letras diferentes indicam diferenças significativas ($p < 0,01$).

Diferenças na composição das espécies regenerantes foram observadas quando consideradas as vinte espécies mais abundantes nas áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle, incluindo espécies exóticas ($F = 5,00$; $R^2 = 0,07$; $p = 0,001$; Figura 1.3). Deste total, quatorze espécies estavam presentes em ambas as condições (com agrupamento de *H. dulcis* e controle), sendo as espécies nativas *Nectandra megapotamica*, *Nectandra lanceolata* e *Solanum mauritianum* as mais abundantes. *Psychotria leiocarpa*, *Strychnos brasiliensis*, *Tabernaemontana catharinensis*, *Matayba elaeagnoides*, *Ilex paraguariensis* e *Parapiptadenia rigida* estiveram entre as vinte espécies mais abundantes apenas na condição controle, ao passo que as espécies nativas *Pavonia sepium*, *Erythroxylum myrsinites*, *Cabralea canjerana* e as exóticas *H. dulcis* e *Eriobotrya japonica* foram as mais abundantes apenas nas áreas com agrupamento de *H. dulcis*, condição na qual o número de regenerantes da própria *H. dulcis* ($n=1126$) foi cerca de cinco vezes maior do que a espécie nativa mais abundante registrada (*Nectandra megapotamica*; $n=204$).

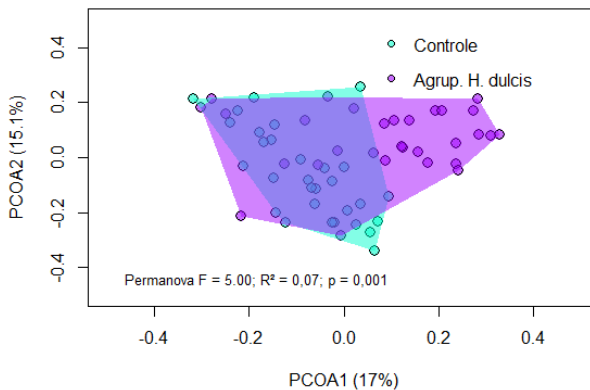


Figura 1.3 - Representação gráfica da Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para composição das vinte espécies regenerantes mais abundantes, incluindo exóticas, registradas nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

Com relação aos parâmetros mensurados (idade média e densidade de *H. dulcis*, declividade, serapilheira média do verão e inverno, umidade média do verão e inverno e, abertura do dossel do verão e inverno) nos agrupamentos de *H. dulcis* e sua relação com a riqueza de espécies nativas regenerantes, o modelo mais parcimonioso apresentou um valor de AICc de 178,6 e AICcw de 0,081, representando a melhor relação entre os dados analisados e todos os modelos candidatos (

Tabela 1.3). A importância relativa dos parâmetros analisados mostra que, em ordem decrescente, a umidade do solo no inverno, a abertura do dossel no verão e a espessura da serapilheira no verão são os mais importantes (

Tabela 1.3). Os parâmetros abertura do dossel no verão e espessura da serapilheira no verão apresentaram relação positiva, ao passo que a umidade do solo no inverno apresentou relação negativa com a riqueza de espécies nativas regenerantes (

Tabela 1.3).

Tabela 1.3 - Modelos lineares generalizados relacionando a riqueza de espécies regenerantes com os parâmetros ambientais levantados nas 30 áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis*, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). O modelo mais parcimonioso e as variáveis de maior importância estão em negrito. Graus de liberdade (g.l.), função log de verossimilhança (LogLink), critério de informação de Akaike corrigido (AICc), delta do critério de informação de Akaike (ΔAIC), e peso de cada modelo (AICcw).

Seleção de modelos					
Modelos candidatos	g.l.	logLink	AICc	ΔAIC	AICcw
Dossel verão + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	4	-84,477	178,6	0,00	0,081
Dossel verão + Densidade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	5	-83,467	179,4	0,88	0,052
Serapilheira verão + Umidade solo inverno	3	-86,524	180,0	1,42	0,040
Dossel verão + Umidade solo inverno	3	-86,586	180,1	1,54	0,037
Dossel verão + Serapilheira inverno + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	5	-83,901	180,3	1,75	0,034
Dossel verão + Densidade <i>H. dulcis</i> + Umidade solo inverno	4	-85,399	180,4	1,84	0,032
Declividade + Dossel verão + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	5	-84,302	181,1	2,55	0,023
Dossel inverno + Dossel verão + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	5	-84,307	181,1	2,56	0,022
Dossel verão + Densidade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira inverno + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	6	-82,791	181,2	2,68	0,021
Densidade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	4	-85,895	181,4	2,84	0,020
Dossel verão + Idade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira verão + Umidade solo inverno	5	-84,475	181,4	2,89	0,019
Dossel verão + Serapilheira verão + Umidade solo inverno + Umidade solo verão	5	-84,477	181,5	2,90	0,019

Coeficientes médios do modelo e importância de cada parâmetro					
Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	z	p	Importância
Intercepto	0,444	0,386	1,122	0,261	
Idade <i>H. dulcis</i>	0,003	0,014	0,219	0,827	0,19
Densidade <i>H. dulcis</i>	0,870	0,624	1,332	0,183	0,39
Serapilheira inverno	-0,066	0,073	0,868	0,385	0,26
Serapilheira verão	0,165	0,076	2,079	0,037	0,71
Declividade	0,002	0,006	0,391	0,695	0,21
Abertura dossel inverno	-0,006	0,011	0,547	0,584	0,22
Abertura dossel verão	0,218	0,093	2,240	0,025	0,77
Umidade solo inverno	-0,016	0,006	2,526	0,011	0,91
Umidade solo verão	-0,004	0,009	0,496	0,620	0,25

Para a abundância de espécies nativas regenerantes nas áreas com agrupamento de *H. dulcis*, o melhor modelo apresentou sete dos nove parâmetros inicialmente incluídos (Tabela 1.4). O modelo de melhor ajuste obteve um valor de AICc de 517,2 e AICcw de 0,438, representado a melhor relação entre os dados analisados e os modelos candidatos (Tabela 1.4). Os parâmetros estimados para o melhor modelo mostram que idade de *H. dulcis*, densidade de *H. dulcis*, serapilheira no inverno, serapilheira no verão, declividade, umidade do solo no inverno e umidade do solo no verão são estatisticamente significativas (Tabela 1.4). A importância relativa dos parâmetros analisados sugere que, em ordem decrescente, serapilheira no inverno, serapilheira no verão, umidade do solo no inverno e umidade do solo no verão foram as mais importantes, seguidas da declividade, densidade de *H. dulcis*, idade de *H. dulcis*, abertura do dossel no verão e abertura do dossel no inverno (Tabela 1.4). O fator de inflação de variância (VIF) variou de 1,33 a 3,77, confirmando a inexistência de colinearidade entre os parâmetros analisados. Os parâmetros declividade, densidade de *H. dulcis*, idade de *H. dulcis*, serapilheira no verão e umidade do solo no verão apresentam relação positiva, ao passo que serapilheira no inverno e umidade do solo no inverno apresentaram relação negativa com a abundância de espécies nativas regenerantes (Tabela 1.4).

Tabela 1.4 - Modelos lineares generalizados relacionando a abundância de espécies regenerantes com os parâmetros ambientais levantados em 30 áreas com agrupamentos de *Hovenia dulcis*, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil). O modelo mais parcimonioso e as variáveis de maior importância estão em negrito. Graus de liberdade (g.l.), função log de verossimilhança (LogLink), critério de informação de Akaike corrigido (AICc), delta do critério de informação de Akaike (ΔAIC), e peso de cada modelo (AICcw).

Seleção de modelos					
Modelos candidatos	g.l.	logLink	AICc	ΔAIC	AICcw
Idade <i>H. dulcis</i> + Densidade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira inverno + Serapilheira verão + Declividade + Umidade solo inverno + Umidade solo verão	8	-247,183	517,2	0,00	0,438
Idade <i>H. dulcis</i> + Densidade <i>H. dulcis</i> + Serapilheira inverno + Serapilheira verão + Declividade + Umidade solo inverno + Umidade solo verão + Abertura dossel verão	9	-245,911	518,8	1,60	0,197
Coefficientes médios do modelo e importância de cada parâmetro					
Parâmetro	Estimativa	Erro padrão	z	p	Importância
Intercepto	1,510	0,240	6,042	<0,01	
Idade <i>H. dulcis</i>	0,019	0,007	2,508	0,012	0,82
Densidade <i>H. dulcis</i>	1,011	0,357	2,693	<0,01	0,90
Serapilheira inverno	-0,169	0,037	4,241	<0,01	1,00
Serapilheira verão	0,277	0,045	5,823	<0,01	1,00
Declividade	0,009	0,003	2,845	<0,01	0,94
Abertura dossel inverno	0,003	0,005	0,683	0,494	0,15
Abertura dossel verão	0,078	0,050	1,452	0,146	0,30
Umidade solo inverno	-0,032	0,004	6,791	<0,01	1,00
Umidade solo verão	0,017	0,004	3,974	<0,01	1,00

4 DISCUSSÃO

As diferenças observadas na abertura do dossel e espessura da serapilheira entre as áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle, sugerem a capacidade da espécie exótica de alterar as condições ambientais em escala local, e confirmam a primeira hipótese levantada. Os resultados confirmam parcialmente a segunda hipótese levantada de que a espécie exótica *H. dulcis* altera os padrões de regeneração em fragmentos de Floresta Estacional Decidual (FED), uma vez que diferenças significativas foram observadas em termos de abundância, porém marginalmente significativas em termos de riqueza de espécies nativas regenerantes. Apesar de não diferirem estatisticamente, os resultados obtidos sugerem que existe uma tendência de redução na riqueza em áreas invadidas por *H. dulcis*. Por sua vez, a composição das 20 espécies mais abundantes em cada condição mostrou-se divergente, também corroborando com a segunda hipótese levantada. Além disso, considerando-se as áreas com agrupamentos de *H. dulcis*, a combinação das variáveis abertura do dossel, umidade do solo e espessura da serapilheira apresentou relação com a riqueza de espécies nativas regenerantes, ao passo que a idade média de *H. dulcis*, densidade de *H. dulcis*, espessura da serapilheira, declividade e umidade do solo apresentou relação com a abundância de espécies nativas regenerantes, corroborando com a terceira hipótese levantada.

A alteração do dossel, como consequência da formação de agrupamentos de *H. dulcis*, pode modificar a oferta de recursos essenciais, como luz, nutrientes e umidade do solo, além de alterar outros fatores abióticos (por exemplo, temperaturas extremas) que são regulados pelas árvores dominantes e emergentes (Bartemucci et al. 2006; Lowman e Schowalter 2012; Fajardo e Gundale 2017). As alterações nos fatores abióticos promovidos por espécies exóticas invasoras resultam em mudanças diretas e indiretas no funcionamento dos ecossistemas (Cadotte et al. 2011; Constán-Nava et al. 2014; Aragón et al. 2014; Castro-Díez et al. 2016). Estas alterações são determinantes para o estabelecimento de distintas espécies, afetando padrões de riqueza e abundância de regenerantes (Bartemucci et al., 2006; Jäger et al., 2007; Hejda et al. 2009; Fajardo e Gundale, 2017).

Os padrões de deciduidade da FED presente na região sul do Brasil, caracterizados pela perda de cerca de 50% das folhas das árvores do dossel e emergentes no período de maio a setembro (Klein, 1972; IBGE 2012; Vibrans et al., 2012a), mostram-se alterados pela presença de *H. dulcis*. Tendo em vista a capacidade da espécie de formar

agrupamentos (até 0,37 ind./m² nas áreas de estudo), a total perda das folhas no inverno promove uma maior abertura do dossel comparada às áreas sem a presença de *H. dulcis*. Já no verão, por *H. dulcis* apresentar copas densas e amplas (Carvalho 1994), a abertura do dossel foi reduzida drasticamente, por vezes tornando-se até nula, em função da densidade e altura das árvores de *H. dulcis*. Alterações profundas no regime de luz em função da invasão por árvores exóticas tem se mostrado um importante mecanismo responsável pela modificação de comunidades vegetais e respectivo sucesso dessas espécies (Levine et al., 2003; Reinhart et al. 2006; Constán-Nava et al. 2014). Estudos realizados com a espécie *Acer platanooides*, por exemplo, mostram que o sombreamento atípico criado pela espécie é responsável tanto pelo sucesso da invasora, quanto pelo declínio no estabelecimento de espécies nativas com baixa ou média tolerância à sombra, alterando assim a composição de espécies da floresta (Bertin et al. 2005; Reinhart et al. 2005; Reinhart et al. 2006). Lorenzo et al. (2016) apontam que, em estudo realizado em condições de campo, modificações no micro-habitat ocasionadas pela espécie *Acacia dealbata* mostraram-se preponderantes no processo de invasão pela espécie.

Conforme observado por Dechoum et al (2015), a germinação de sementes de *H. dulcis* foi favorecida em áreas com menor abertura do dossel, a sobrevivência de plântulas foi maior em áreas com abertura intermediária e o crescimento das plântulas, maior em áreas com maior abertura de dossel. Desta forma, a cobertura do dossel promovida por *H. dulcis* favorece sua germinação e sobrevivência no verão, ao passo que a abertura do dossel no inverno favorece seu crescimento, resultando em seu auto favorecimento, conforme apontado por Callegaro et al. (2013).

O acúmulo de serapilheira manteve-se similar nas áreas controle em ambas as estações (verão e inverno), contudo, sob os agrupamentos de *H. dulcis* observou-se uma redução significativa da serapilheira no período do verão. O fato da espessura da serapilheira ser menor nas áreas com agrupamentos de *H. dulcis* no verão sugere que, apesar de perder todas suas folhas e em grande quantidade, a decomposição destas se dá de forma mais rápida do que a matéria produzida nas áreas controle, compostas por espécies nativas (Aragón et al. 2014; Capellesso et al., 2016), conforme observado por König et al. (2014) e Fontana (2018). Makkonen et al. (2012) mostram que a decomposição da serapilheira ocorre de forma mais lenta quando proveniente de espécies tropicais do que espécies de origem temperada ou mediterrânea, evidenciando que a identidade da espécie e respectiva estrutura física e química dos tecidos mostram-se mais relevantes na decomposição do que o micro-habitat envolvido (Zanne et al. 2015).

Espécies de rápido crescimento como *H. dulcis*, geralmente apresentam folhas palatáveis e ricas em nutrientes, com elevadas concentrações de nitrogênio e fósforo (Kazakou et al. 2009; Szefer et al. 2016), maior área foliar, com menor tenacidade e menores concentrações de carbono (Aragón et al. 2014, Kazakou et al. 2006), resultando em maiores taxas de decomposição (Szefer et al. 2016). Desta forma, levanta-se a hipótese de que os locais com presença de agrupamentos de *H. dulcis* tendem a apresentar uma maior disponibilidade de nutrientes no solo, favorecendo o estabelecimento da própria espécie sob forma de uma retroalimentação, em virtude de uma maior oferta de recursos, consequentemente potencializando o seu estabelecimento (Davis et al. 2000; Hughes e Denslow 2005). A química da serapilheira, por sua vez, pode ter efeitos diferenciais na germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas, moldando as comunidades vegetais independentemente da disponibilidade de recursos e da competição após a germinação, de forma que a alelopatia pode representar outro fator preponderante na redução do estabelecimento de espécies nativas regenerantes (Conway et al., 2002; Gundale et al. 2008; Aragón et al. 2014; Warren II et al. 2017).

Mudanças na estrutura e na composição de espécies na comunidade de plantas devido à presença de *H. dulcis* foram descritas para diferentes tipos de florestas subtropicais (Bardall et al. 2004; Schaff et al. 2006; Boeni 2011; Dechoum et al. 2014; Padilha et al. 2015; Lazzarin et al. 2015). Os resultados obtidos no presente estudo revelaram que, quando consideradas as 20 espécies mais abundantes em cada condição (com e sem agrupamentos de *H. dulcis*), há uma diferença na composição das espécies regenerantes, apesar de quatorze delas ocorrem em ambas as condições. *Nectandra megapota*, *Nectandra lanceolata* e *Solanum mauritianum* foram as espécies nativas mais abundantes nas áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis*, confirmando o estágio médio de regeneração da vegetação nos locais estudados (Coelho et al. 2011; Vibrans et al. 2012; Meyer et al. 2012; Dechoum et al. 2014; Lazzarin et al. 2015). Nas áreas sem agrupamentos de *H. dulcis*, as espécies *Psychotria leiocarpa*, *Ilex paraguariensis* e *Tabernaemontana catharinensis* representam espécies do sub-bosque, e *Strychnos brasiliensis*, *Matayba elaeagnoides* e *Parapiptadenia rigida* espécies do dossel da floresta. As espécies *P. leiocarpa*, *I. paraguariensis* e *S. brasiliensis* são consideradas espécies secundárias, ao passo que *T. catharinensis*, *M. elaeagnoides* e *P. rigida* são classificadas como pioneiras (Vibrans et al. 2012; Meyer et al. 2012; Dechoum et al. 2014). Já nas áreas com agrupamento de *H. dulcis*, as espécies *Pavonia sepium*

e *Erythroxylum myrsinites* foram as mais abundantes representantes do sub-bosque, e *Cabralea canjerana* do dossel da floresta, juntamente com as exóticas *H. dulcis* e *Eriobotrya japonica*. Destas, apenas *E. myrsinites* é considerada secundária, sendo todas as demais pioneiras, sugerindo uma simplificação dos grupos funcionais existentes mediante a invasão por *H. dulcis*. Merece destaque a elevada abundância de plântulas de *H. dulcis* registrada nos agrupamentos, chegando a ser cinco vezes superior a espécie nativa mais abundante (*Nectandra megapota mica*). Uma avaliação mais aprofundada dos grupos funcionais entre as áreas com e sem agrupamentos de *H. dulcis* pode revelar de forma mais clara a influência da espécie na estruturação da comunidade de plantas (Dechoum et al. 2014).

Quando observado o efeito das variáveis bióticas e abióticas nas áreas com agrupamentos de *H. dulcis* sobre as espécies nativas regenerantes, pode-se observar que a abertura do dossel e espessura da serapilheira no verão tiveram uma relação positiva com a riqueza de espécies nativas. Com isso, pode-se inferir que nos agrupamentos menos densos, com maior disponibilidade de luz no verão, e com maior acúmulo de serapilheira, um maior número de espécies é favorecido (Callegaro et al. 2013). A umidade do solo no inverno, por outro lado, apresentou relação negativa com a riqueza de espécies nativas regenerantes, sugerindo que o excesso de umidade pode ser prejudicial à regeneração de um maior número de espécies (Baskin e Baskin 2014).

Já com relação à abundância de espécies nativas regenerantes nos agrupamentos de *H. dulcis*, as variáveis declividade, densidade de *H. dulcis*, idade de *H. dulcis*, serapilheira no verão e umidade do solo no verão apresentaram relação positiva. Tendo em vista as elevadas temperaturas observadas na região de estudo durante o verão, chegando a registrar máxima absoluta de 43,4° C (SANTA CATARINA 2014), as variáveis serapilheira e umidade do solo no verão proporcionam condições mais amenas ao estabelecimento de plântulas. A declividade, apesar de também apresentar uma relação positiva com a abundância de espécies nativas regenerantes deve ser assumida com cautela, uma vez que apenas 10% das áreas levantadas com agrupamento de *H. dulcis* apresentaram relevo plano ou suavemente ondulado, e 90% relevo ondulado a fortemente ondulado, o que pode estar superestimando a importância desta variável. A idade e densidade de *H. dulcis* mostrou relação positiva com a abundância de regenerantes nestes agrupamentos, como também observado em áreas invadidas por *Robinia pseudoacacia* (Staska et al. 2014). A serapilheira e a umidade do solo no inverno apresentaram relação negativa com a abundância de regenerantes,

sugerindo que o excesso de umidade e maiores espessuras de serapilheira são prejudiciais ao estabelecimento de plântulas na estação mais fria do ano.

Apesar dos indivíduos amostrados serem considerados plântulas não estabelecidas, dos quais muitos podem não evoluir até idade adulta, a elevada abundância de plântulas de *H. dulcis* nos agrupamentos evidenciam que o processo de invasão encontra-se em fase de expansão, imprimindo uma distinta trajetória à estrutura e composição da comunidade vegetal ao longo do espaço e do tempo, comparada às áreas sem a presença de *H. dulcis* (Martin e Marks 2006; Essl et al. 2011; 2012; Padilha et al. 2015).

Os resultados demonstraram que *H. dulcis* é capaz de alterar condições ambientais locais, as quais mostram-se determinantes no recrutamento e estabelecimento de plântulas regenerantes assim como no favorecimento da própria espécie, resultando em uma distinta composição da comunidade vegetal. O fato da espécie ser capaz de colonizar áreas independentemente do estágio de regeneração em que se encontram (Dechoum et al. 2014; Padilha et al. 2015; Lazzarin et al. 2015), somado ao intenso recrutamento de plântulas, favorecido por sua presença e pela ação de agentes dispersores (Cáceres e Monteiro-Filho 2001; Hendges et al. 2012; Lima et al. 2015; Longhi-Santos et al. 2017), enfatizam a necessidade de execução de planos de prevenção e controle da espécie em áreas legalmente protegidas, assim como no seu entorno imediato.

5 REFERÊNCIAS

Aerts R, Ewald M, Nicolas M, Piat J, Skowronek S, Lenoir J, Hattab T, Garzón-López CX, Feilhauer H, Schmidtlein S, Rocchini D, Decocq G, Somers B, Van De Kerchove R, Denef K, Honnay O (2017) Invasion by the alien tree *Prunus serotina* alters ecosystem functions in a temperate deciduous forest. *Front. Plant Sci.* 8:179

Aragón R, Montti L, Ayup MM, Fernández R (2014) Exotic species as modifiers of ecosystem processes: Litter decomposition in native and invaded secondary forests of NW Argentina. *Acta Oecol* 54:21-28

Bardall ML, Roderjan CV, Galvão F, Curcio GR (2004) Caracterização florística e fitossociológica de um trecho sazonalmente inundável de floresta aluvial, em Araucária, PR. *Ci Fl* 14(2):37–50

Bartemucci P, Messier C, Canham CD (2006) Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can J For Res* 36:2065–2079

Barton K (2016) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>

Baskin CC, Baskin JM (2014) Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Elsevier, San Diego

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1)

Bellingham PJ, Tanner EVJ, Martin PH, Healey JR, Burge OR (2018) Endemic trees in a tropical biodiversity hotspot imperilled by an invasive tree. *Biol Conserv* 47-53

Beard JS (1955) The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36(1):89–100

Bertin RI, Manner ME, Larrow BF, Cantwell TW, Berstene EM (2005) Norway maple (*Acer platanoides*) and other non-native trees in

urban woodlands of central Massachusetts. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132:225–235

Bianchini E, Pimenta JA, Santos FAM (2001) Spatial and temporal variation in a Tropical Semi-deciduous Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 4:269-276

Boeni BO (2011) Riqueza, estrutura e composição de espécies em floresta secundária invadida por *Hovenia dulcis* Thunb., caracterização do seu nicho de regeneração e efeitos alelopáticos. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo

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, 24 Set 2008*

Cáceres NC, Monteiro-Filho ELA (2001) Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of southern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 36:85–92

Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011) Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48: 1079–1087

Callegaro RM, Andrzejewski C, Longhi SJ, Araujo MM, Serra GC (2013) Potencial de três plantações florestais homogêneas como facilitadoras da regeneração natural de espécies arbustivo-arbóreas. *Sci For* 44(99):331-341

Capellesso ES, Scrovnoski KL, Zanin EM, Hepp LU, Bayer C, Sausen TL (2016) Effects of forest structure on litter production, soil chemical composition and litter–soil interactions. *Acta Botanica Brasilica* 30(3):329-335

Carvalho PER (1994) Ecologia, silvicultura e usos da uva-do-japão (*Hovenia dulcis* Thunberg). Circular Técnica EMBRAPA Florestas, Colombo

Castro-Díez P, Fierro-Brunnenmeister N, González-Muñoz N, Gallardo A (2012) Effects of exotic and native tree leaf litter on soil

properties of two contrasting sites in the Iberian Peninsula. *Plant Soil* 350:179–191

Castro-Díez P, Pauchard A, Traveset A, Vilà M (2016) Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science* 27(6):1233–1242

Chagas MP (2009) Caracterização dos anéis de crescimento e dendrocronologia de árvores de *Grevillea robusta* A. Cunn, *Hovenia dulcis* Thunb., *Persea americana* Mill., *Tabebuia pentaphylla* Hemsl. e *Terminalia catappa* L. nos municípios de Piracicaba e Paulínia, SP. 2009. 114p. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) – Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, São Paulo, SP

Coelho GC, Rigo MS, Libardoni JB, Oliveira R, Benvenuti-Ferreira G (2011) Understory structure in two successional stages of Semi-deciduous Seasonal Forest remnant of Southern Brazil. *Biota Neotrop.* 11(3): 63–74

Constán-Nava S, Soliveres S, Torices R, Serra L, Bonet A (2014) Direct and indirect effects of invasion by the alien tree *Ailanthus altissima* on riparian plant communities and ecosystem multifunctionality. *Biological Invasions* 17: 1095–1108

Conway WC, Smith LM, Bergan JF (2002) Potential allelopathic interference by exotic Chinese Tallow Tree (*Sapium sebiferum*). *Am Midl Nat* 148:43–53

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88:528–534

Dechoum MS, Castellani TT, Zalba SM, Rejmánek M, Peroni N, Tamashiro JY (2014) Community structure, succession and invasibility in a seasonal deciduous Forest in southern Brazil. *Biological Invasions* 17(6):1697–1712

Dechoum MS, Zenni RD, Castellani TT, Zalba SM, Rejmánek M (2015) Invasions across secondary forest successional stages: effects of

local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. *Plant Ecology* 216:823-833

Enoki T, Drake DR (2017) Alteration of soil properties by invasive tree *Psidium cattleianum* along a precipitation gradient on O'ahu Island, Hawai'i. *Plant Ecol* 218:947-955

Eriksson O (1995) Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190:65–70

Essl F, Milasowszky N, Dirnbock T (2011) Plant invasions in temperate forests: resistance or ephemeral phenomenon? *Basic Appl Ecol* 12:1–9

Essl F, Mang T, Moser D (2012) Ancient and recent alien species in temperate forests: steady state and time lags. *Biol Invasions* 14:1331–1342

Fajardo A, Gundale MJ (2017) Canopy cover type, and not fine-scale resource availability, explains native and exotic species richness in a landscape affected by anthropogenic fires and posterior land-use change. *Biol Invasions* 20(2):385-398

Felfli JM (1997) Dynamics of the natural regeneration in the Gama gallery forest in central Brazil. *Forest Ecology and Management* 91: 235–245

Fontana LE (2018) Efeito de *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) sobre o funcionamento de riachos no sul do Brasil. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Regional Integrada do Alto Uruguai e das Missões – URI Erechim.

Gordon DR (1998) Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8:975–989

Gundale MJ, Sutherland S, DeLuca TH (2008) Fire, native species, and soil resource interactions influence the spatiotemporal invasion pattern of *Bromus tectorum*. *Ecography* 31:201–210

Hata K, Kato H, Kachi N (2010) Litter of an alien tree, *Casuarina equisetifolia*, inhibits seed germination and initial growth of a native tree on the Ogasawara Islands (subtropical oceanic islands). *Journal of Forest Research* 15(6):384–390

Hejda M, Pysek P, Jarosík V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97:393–403

Hendges CD, Fortes VB, Dechoum MS (2012) Consumption of the invasive alien species *Hovenia dulcis* thumb. by *Sapajus nigritus* Kerr, 1792 in a protected area in southern Brazil. *Rev Bras Zoociências* 14(1, 2, 3):255–260

Hughes RF, Denslow JS (2005) Invasion by a N-2-fixing tree alters function and structure in wet lowland forests of Hawaii. *Ecol Appl* 15:1615–1628

Hyun TK, Eom SH, Yu CY, Roitsch T (2010) *Hovenia dulcis* - an Asian traditional herb. *Planta Med* 76: 943–949

IBGE (2012) Manual técnico da vegetação brasileira, 2ª edição. IBGE, Rio de Janeiro

Jäger H, Tye A, Kowarik I (2007) Tree invasion in naturally treeless environments: Impacts of quinine (*Cinchona pubescens*) trees on native vegetation in Galápagos. *Biological Conservation* 140(3,4):297 – 307

Kazakou E, Vile D, Shipley B, Gallet C, Garnier E (2006) Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* 20:21–30

Kazakou E, Violle C, Roumet C, Pintor C, Gimenez O, Garnier E (2009) Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Ann Bot* 104:1151–1161

Klein RM (1972) Árvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. *Sellowia* 24:6–62

König R, Hepp LU, Santos S (2014) Colonisation of low - and high- quality detritus by benthic macroinvertebrates during leaf breakdown in a subtropical stream. *Limnologica* 45:61- 68.

Lazzarin LC, Silva AC, Higuchi P, Souza K, Perin JE, Cruz AP (2015) Invasão biológica por *Hovenia dulcis* Thunb. em fragmentos florestais na região do Alto Uruguai, Brasil. *Revista Árvore* 39(6):1007-1017

Lemmon PE, (1957) A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55(9):667-668

Levine, JM, Vilà M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:775–781

Lima Jr. EC, Alvarenga AA, Castro EV, Vieira CV, Barbosa JPRAD (2006) Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore* 30(1):33-41

Lima REM, Dechoum MS, Castellani TT (2015) Native seed dispersers may promote the spread of the invasive Japanese raisin tree (*Hovenia dulcis* Thunb.) in seasonal deciduous forest in southern Brazil. *Tropical Conservation Science* 8(3):846-862

Longhi-Santos T, Milani JEF, Galvão F, Blum CT, Roderjan CV, Miranda BP, Kanieski MR (2017) Influência de variáveis ambientais no estabelecimento de plântula de *Hovenia dulcis* em Floresta Aluvial. *Revista Espacios* 38(14):28-37

Lorenzo P, Rodríguez J, González L, Rodríguez-Echeverría S (2016) Changes in microhabitat, but not allelopathy, affect plant establishment after *Acacia dealbata* invasion. *J Plant Ecol* 10(4):610-617

Makkonen M, Berg MP, Hättenschwiler S, van Ruijven J, van Bodegom PM, Aerts R (2012) Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient. *Ecology Letters* 15(9):1033-1041

Manchester SJ, Bullock JM (2000) The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37:845–864

Martin PH, Marks PL (2006) Intact forests provide only weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.). *J Ecol* 94:1070–1079.

Martin PH, Canham CD, Kobe RK (2010) Divergence from the growth-survival trade-off and extreme high growth rates drive patterns of exotic tree invasions in closed-canopy forests. *J Ecol* 98:778–789

Meyer L, Gasper AL, Sevegnani L, Schorn LA, Lingner DV, Vibrans AC, Verdi M, Santos AS, Dreveck S, Korte A (2012) Regeneração natural da Floresta Estacional Decidual em Santa Catarina. In: Vibrans, A.C.; Sevegnani, L.; Gasper, A.L. de; Lingner, D.V. (eds.). *Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, Vol. II, Floresta Estacional Decidual*. Edifurb

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens, MHH, Wagner H (2013) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>.

Padilha DL, Loregian, AC, Budke, JC (2015) Forest fragmentation does not matter to invasions by *Hovenia dulcis*. *Biodivers Conserv* 24:2293–2304

PARANÁ. Portaria IAP nº 125, em 07 de agosto de 2009. http://www.iap.pr.gov.br/arquivos/File/Legislacao_ambiental/Legislacao_estadual/PORTARIAS/PORTARIA_IAP_125_2009_ESPECIES_EXOTICAS.pdf. Acesso em 16 de março de 2018.

Pejchar L, Mooney HA (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends Ecol Evol* 24(9):497–504

Potgieter LJ, Strasberg D, Wilson JR, Richardson DM (2014) Casuarina invasion alters primary succession on lava flows in the Mascarene Islands. *Biotropica* 46:268–275

Pysek P, Krivánek M, Jarosík V (2009) Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology* 90(10):2734-2744

Reinhart KO, Greene E, Callaway RM (2005) Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the northern Rocky Mountains. *Ecography* 28:573–582

Reinhart KO, Gurnee J, Tirado R, Callaway RM (2006) Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications* 16(5):1821-1831

Rejmánek M, Richardson DM (2013) Trees and shrubs as invasive species - 2013 update on the global database. *Divers Distrib* 19:1093–1094

Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* 17:788–809

Richardson DM, Hui C, Núñez MA, Pauchard A (2014) Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biol Invasions* 16:473–481

RIO GRANDE DO SUL. Portaria SEMA nº 79, em 31 de outubro de 2013. Diário Oficial do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, p. 44. Acesso em 16 de março de 2018

SANTA CATARINA. Resolução CONSEMA nº 8, em 14 de setembro de 2012. Diário Oficial de Santa Catarina, Florianópolis, SC, nº 19.429, p. 4. Acesso em 16 de março de 2018

SANTA CATARINA. Fundação do Meio Ambiente (FATMA). Plano de Manejo Fase II do Parque Estadual Fritz Plaumann. Volume I: Plano Básico. 2014. Florianópolis: FATMA, Caipora - Cooperativa para Conservação da Natureza 274p

Scariot A (2000) Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 32:662–669

Schaaf LB, Filho AF, Galvão F, Sanquetta CR, Longhi SJ (2006) Modificações florístico-estruturais de um remanescente de Floresta

Ombrófila Mista Montana no período de 1979 e 2000. Ci Fl 16(3):271–291

Schuster MJ, Dukes JS (2014) Non-additive effects of invasive tree litter shift seasonal N release: a potential invasion feedback. *Oikos* 123:1101-1111

Selle GL (2009) Guias de densidade e índices de sítios para *Hovenia dulcis* Thunberg na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. 2009. 97 p. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS

Silva JG (2012) Efeito da arbórea introduzida *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) sobre o componente arbóreo-arbustivo regenerante da Floresta Atlântica no sul do Brasil. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal de Rio Grande do Sul, Porto Alegre

Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32

Siminski A, Fantini AC, Guries RP, Ruschel AR, Reis MS (2011) Secondary Forest Succession in the Mata Atlantica, Brazil: Floristic and Phytosociological Trends. *ISRN Ecology* Article ID 759893, 19 pages.

Sobral M, Jarenkow JA, Brack P, Irgang B, Larocca J, Rodrigues RS (2006) Flora arbórea e arborescente do Rio Grande do Sul, Brasil. São Carlos, RiMA/Novo Ambiente

Staska B, Essl F, Samimi C (2014) Density and age of invasive *Robinia pseudoacacia* modulate its impact on floodplain forests. *Basic and Applied Ecology* 15:551-558

Szefer P, Carmona CP, Chmel K, Konecná M, Libra M, Molem K, Novotný V, Segar ST, Svamberková E, Topliceanu TS, Leps J (2016) Determinants of litter decomposition rates in a tropical forest: functional traits, phylogeny and ecological succession. *OIKOS* 126(8):1101-1111

Vibrans AC, Sevegnani L, Gasper AL, Lingner DV (2012a) Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina - Floresta Estacional Decidual. vol 2. Blumenau: Edifurb, 336p.

Vibrans AC, Sevegnani L, Gasper AL, Lingner DV (2012b) Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina - Diversidade e Conservação dos Remanescentes Florestais. vol 1. Blumenau: Edifurb, 344 p.

Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702–708.

Zanne AE, Oberle B, Dunham KM, Milo AM, Walton ML, Young DF (2015) A deteriorating state of affairs: How endogenous and exogenous factors determine plant decay rates. *Journal of Ecology* 103:1421–1431

Zenni RD, Ziller SR (2011) An overview of invasive plants in Brazil. *Rev Bras Bot* 34(3):431-446

Zucaratto R, Pires AS (2014) The exotic palm *Roystonea oleracea* (Jacq.) O. F. Cook (Arecaceae) on an island within the Atlantic Forest Biome: naturalization and influence on seedling recruitment. *Acta Botanica Brasilica* 28(3):417-421

Wangen SR, Webster CR (2006) Potential for multiple lag phases during biotic invasions: reconstructing an invasion of the exotic tree *Acer platanoides*. *Journal of Applied Ecology* 43:258-268

Wardle DA, Bardgett RD, Callaway RM, Van der Putten WH (2011) Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* 332(80):1273–1278

Warren II RJ, Labatore A, Candeias M (2017) Allelopathic invasive tree (*Rhamnus cathartica*) alters native plant communities. *Plant Ecol* 218(10):1233-1241

Apêndice 1. Lista de espécies regenerantes, sua origem (nativa ou exótica) e número de indivíduos (N) registrado nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, levantadas no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

Família botânica	Espécie	Origem	N/condição		Total
			Agrupamentos <i>Hovenia dulcis</i>	Controle	
Acanthaceae	<i>Justicia brasiliana</i> Roth	Nativa	9	0	9
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Nativa	24	30	54
Annonaceae	<i>Annona</i> sp.	Nativa	21	23	44
Annonaceae	<i>Annona sylvatica</i> A. St.-Hil.	Nativa	1	7	8
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	Nativa	24	54	78
Apocynaceae	<i>Forsteronia</i> sp.	Nativa	3	3	6
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> DC.	Nativa	17	33	50
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	Nativa	10	30	40
Araliaceae	<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne. & Planch.	Nativa	0	2	2
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Nativa	67	87	154
Bignoniaceae	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	Nativa	0	1	1
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.E.Mill.	Nativa	0	2	2
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Nativa	1	0	1
Boraginaceae	<i>Heliotropium transalpinum</i> Vell.	Nativa	3	0	3
Cannabaceae	<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Nativa	4	5	9
Celastraceae	<i>Maytenus dasyclada</i> Mart.	Nativa	8	3	11
Celastraceae	<i>Maytenus</i> sp.	Nativa	0	12	12
Combretaceae	<i>Combretum fruticosum</i> (Loefl.) Stuntz	Nativa	2	0	2
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum myrsinites</i> Mart.	Nativa	31	11	42
Euphorbiaceae	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg	Nativa	1	1	2
Euphorbiaceae	<i>Bernardia pulchella</i> (Baill.) Müll. Arg.	Nativa	0	1	1
Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Nativa	3	1	4
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	Nativa	0	1	1
Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	Nativa	16	0	16
Fabaceae	<i>Ateleia glazioviana</i> Baill.	Nativa	6	10	16
Fabaceae	<i>Bauhinia forficata</i> Link	Nativa	7	7	14
Fabaceae	<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	Nativa	0	1	1
Fabaceae	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme	Nativa	10	17	27
Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	Nativa	27	34	61
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	Nativa	13	23	36
Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i> Mart. Ex Benth.	Nativa	15	7	22
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	Nativa	2	1	3
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Nativa	11	27	38
Lauraceae	<i>Cryptocarya aschersoniana</i> (Benth.) Brenan	Nativa	0	1	1
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	Nativa	203	221	424

Família botânica	Espécie	Origem	N/condição		Total
			Agrupamentos <i>Hovenia dulcis</i>	Controle	
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	Nativa	204	250	454
Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Nativa	24	26	50
Lauraceae	<i>Ocotea odorifera</i> (Vell.) Rohwer	Nativa	3	13	16
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Nativa	2	1	3
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Exótica	0	3	3
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	Nativa	15	37	52
Malpighiaceae	<i>Bunchosia marítima</i> (Vell.) J.F.Macbr	Nativa	1	3	4
Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Nativa	2	8	10
Malvaceae	<i>Pavonia sepium</i> A.St. -Hil	Nativa	76	16	92
Melastomataceae	<i>Miconia cinerascens</i> Miq.	Nativa	0	21	21
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Nativa	21	20	41
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Mell.	Nativa	3	5	8
Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	Nativa	10	15	25
Meliaceae	<i>Trichilia clausenii</i> C.DC.	Nativa	7	15	22
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	Nativa	13	15	28
Moraceae	<i>Morus nigra</i> L.	Exótica	0	2	2
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer	Nativa	8	19	27
Myrtaceae	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg.	Nativa	18	20	38
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	Nativa	10	16	26
Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i> D.Legrand	Nativa	2	14	16
Myrtaceae	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	Nativa	6	6	12
Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	Nativa	1	9	10
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Nativa	25	17	42
Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	Nativa	2	1	3
Myrtaceae	<i>Myrcianthes pungens</i> (O.Berg) D. Legrand	Nativa	7	0	7
Myrtaceae	<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O. Berg	Nativa	4	4	8
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	Exótica	0	4	4
Nyctaginaceae	<i>Pisonia</i> sp.	Nativa	9	6	15
Oleaceae	<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Exótica	1	1	2
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br.	Nativa	2	7	9
Primulaceae	<i>Myrsine umbellata</i> Mart.	Nativa	59	179	238
Proteaceae	<i>Roupala brasiliensis</i> Klotzsch	Nativa	5	1	6
Rhamnaceae	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	Exótica	1126	14	1140
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	Exótica	30	1	31
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	Nativa	3	3	6
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	Nativa	0	1	1
Rubiaceae	<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltdl.	Nativa	0	1	1
Rubiaceae	<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	Nativa	8	38	46

Família botânica	Espécie	Origem	N/condição		Total
			Agrupamentos <i>Hovenia dulcis</i>	Controle	
Rubiaceae	<i>Psychotria myriantha</i> Müll.Arg.	Nativa	24	40	64
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.1	Nativa	0	3	3
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp.2	Nativa	10	3	13
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Exótica	6	8	14
Rutaceae	<i>Citrus</i> sp.	Exótica	0	2	2
Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	Nativa	0	6	6
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	Nativa	11	16	27
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Nativa	35	40	75
Salicaceae	<i>Casearia</i> sp.	Nativa	1	1	2
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Nativa	12	22	34
Sapindaceae	<i>Allophylus puberulus</i> Radlk.	Nativa	156	136	292
Sapindaceae	<i>Allophylus</i> sp.	Nativa	151	210	361
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Nativa	68	113	181
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Nativa	18	32	50
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	Nativa	0	4	4
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Nativa	5	5	10
Solanaceae	<i>Cestrum intermedium</i> Sendtn.	Nativa	0	2	2
Solanaceae	<i>Solanum mauritianum</i> Scop.	Nativa	178	210	388
Solanaceae	<i>Solanum sanctaecatharinae</i> Dunal	Nativa	4	1	5
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.	Nativa	3	4	7
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn.	Nativa	5	10	15
Tiliaceae	<i>Triumfetta</i> sp.	Nativa	27	13	40
Violaceae	<i>Hybanthus bigibbosus</i> (A. St. Hil.) Hassl.	Nativa	103	163	266

Apêndice 2. Parâmetros ambientais levantados nas áreas com agrupamento de *Hovenia dulcis* e áreas controle, no Parque Estadual Fritz Plaumann (SC, Brasil).

Parâmetro	Agrupamento <i>Hovenia dulcis</i>			Controle		
	Mín. - Máx.	Média	DP	Mín. - Máx.	Média	DP
Serapilheira inverno (cm)	2 – 5,2	3,9a	0,8	2,1 – 5,5	3,7a	0,8
Serapilheira verão (cm)	2 – 4,6	3,1b	0,7	2,2 – 4,5	3,7a	0,6
Declividade (%)	2,3 – 44,1	19,7a	11,2	4,3 – 41,2	17,5a	10,1
Abertura dossel inverno (%)	2,3 – 23,9	9,5b	4,8	0,5 – 10,4	4,3a	2,8
Abertura dossel verão (%)	0 – 2,3	0,5b	0,6	0 - 7	1,7a	1,8
Umidade solo inverno (%)	14,6 – 51,2	30,3a	12,3	11,7 – 54,1	31,4a	11,2
Umidade solo verão (%)	13,1 – 53,9	27,6a	10,4	13,5 – 51,2	27,4a	8,8

a,b Letras diferentes em cada linha indicam diferenças significativas (teste t / teste wilcoxon com correção de Bonferroni; $p < 0,05$) entre as áreas com agrupamento de *H. dulcis* e áreas controle. Desvio padrão (DP).

ARTIGO 2

Efeito alelopático de folhas e pseudofrutos de *Hovenia dulcis* Thunb. sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas de *Schinus terebinthifolius* Raddi.

RESUMO

A alelopatia tem sido sugerida como um importante mecanismo no processo de invasão biológica por muitas espécies exóticas. O termo alelopatia refere-se ao efeito negativo de uma espécie sobre a outra por meio da liberação de compostos químicos no ambiente. Estudos avaliando o efeito alelopático de espécies arbóreas invasoras sobre espécies nativas são ainda incipientes, principalmente com a utilização de espécies nativas em testes de germinação e crescimento. Nativa do leste asiático (Japão, Coreia e leste da China), *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) é componente ocasional do estrato intermediário de florestas decíduais em sua área natural de distribuição. Fora da sua área de distribuição natural, *H. dulcis* mostra-se capaz de se dispersar além das áreas de cultivo e de formar populações densas e monodominantes, sugerindo que a alelopatia pode representar um mecanismo importante no processo de invasão. No intuito de avaliar este potencial alelopático sobre espécie nativa utilizou-se, em uma abordagem experimental, extratos aquosos preparados à base de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis*, nas concentrações de 2,5%, 5% e 10%, comparados a solução controle (água destilada), sobre a germinação de sementes e desenvolvimento de plântulas da espécie *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). Os resultados revelam que o extrato aquoso preparado à base de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis* não apresentou efeito na germinação de sementes e na sobrevivência de plântulas de *S. terebinthifolius*. Contudo, observou-se uma redução do diâmetro do caule, menor peso seco da parte aérea, bem como redução no comprimento e peso seco da parte subterrânea das plântulas de *S. terebinthifolius*, sugerindo que a alelopatia pode representar um importante mecanismo no processo de invasão da espécie *H. dulcis*.

Palavras-chave: árvore exótica invasora, crescimento, invasão biológica, mecanismo, sobrevivência.

1 INTRODUÇÃO

A alelopatia tem sido sugerida como um importante mecanismo no processo de invasão biológica de muitas espécies exóticas (Gentle e Duggin 1997; Dorning e Cipollini 2006; Grove et al. 2012). O termo alelopatia refere-se ao efeito negativo de uma espécie sobre a outra por meio da liberação de compostos químicos no ambiente (Chou e Muller 1972). Estes compostos (aleloquímicos) podem ser encontrados em diferentes tecidos das plantas como raízes, rizomas, caule, folhas, flores, frutos e sementes (Rice 1984). Provêm em sua maioria do metabolismo secundário e sua liberação no ambiente se dá por vias de decomposição, exsudação radicular, lixiviação e volatilização (Rizvi et al. 1992). O modo de ação direta dos aleloquímicos está relacionado a vários aspectos do desenvolvimento e metabolismo das plantas, incluindo divisão celular, absorção mineral, função estomática, balanço hídrico, respiração, fotossíntese, proteína e síntese de clorofila, além de atividades fitohormônais (Rizvi et al. 1992; Einhellig 1995). A inexistência de respostas evolutivas de tolerância das espécies residentes aos novos químicos liberados pela espécie invasora possibilita que esta domine comunidades vegetais nas quais foi introduzida (Callaway e Aschehoug 2000; Cappuccino e Arnason 2006; Warren II et al. 2017).

A germinação e parâmetros relativos ao crescimento, tais como comprimento e massa da radícula e da parte aérea das plântulas, têm sido utilizados para avaliar os efeitos dos aleloquímicos sobre espécies alvo (Einhellig 1995). Estudos avaliando o efeito alelopático de espécies arbóreas invasoras sobre espécies nativas são ainda incipientes, principalmente com a utilização de espécies nativas em testes de germinação e crescimento (Reigosa et al. 2013). Orr et al. (2005) investigaram o efeito alelopático da gramínea *Lolium arundinaceum* e do arbusto *Elaeagnus umbellata*, ambas invasoras na América do Norte, sobre três espécies arbóreas nativas (*Acer saccharinum*, *Populus deltoides* e *Platanus occidentalis*) e concluíram que as invasoras apresentam potenciais efeitos alelopáticos, mas que estes dependiam do método de extração dos compostos e da espécie alvo. Também na América do Norte, Conway et al. (2002) testaram o efeito da árvore exótica invasora *Sapium sebiferum* sobre as nativas *Salix nigra* e *Taxodium distichum* e não encontraram efeito inibitório na germinação das nativas, mas sim um efeito facilitador à própria invasora. Gentle e Duggin (1997) avaliaram o efeito alelopático da exótica invasora *Lantana camara* sobre as espécies arbóreas *Alectryon subcinereus* e *Cryptocarya rigida*, nativas da Austrália, e verificaram que a germinação de ambas

sofreu aumento com a remoção da invasora. Warren II et al. (2017) concluíram que a espécie arbórea *Rhamnus cathartica* apresenta elevado potencial alelopático com impactos espécie-específicos, e sugerem que este seja um dos mecanismos preponderantes na capacidade da espécie de formar densos agrupamentos, resistir a competidores, assim como provocar alterações na composição da comunidade de plantas.

Nativa do leste asiático (Japão, Coreia e leste da China), *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) é componente ocasional do estrato intermediário de florestas decíduais de carvalho (*Quercus* spp.), em altitudes que variam de 165 a 2200 m a.n.m. (Carvalho 1994; Hyun et al. 2010). Decídua e zoocórica, *H. dulcis* é capaz de se dispersar além de suas áreas de cultivo, estabelecendo-se em bordas e clareiras de fragmentos florestais secundários, chegando a ser uma importante espécie no componente arbóreo-arbustivo (Bardall et al. 2004; Schaff et al. 2006; Boeni 2011; Vibrans et al. 2012; Lazzarin et al. 2015), podendo ocupar inclusive florestas em estágios mais avançados de regeneração (Dechoum et al. 2015; Padilha et al. 2015). Compostos alcalóides foram encontrados em suas raízes, saponinas em folhas, pseudofrutos, sementes e também raízes, bem como flavonóides nos pseudofrutos (Carvalho 1994; Hyun et al. 2010; Wandscheer et al. 2011; Park et al. 2015), e foram associados tanto à defesa contra herbivoria quanto à alelopatia (Buono et al. 2008; Araldi 2011; Boeni 2011; Wandscheer et al. 2011).

A espécie *H. dulcis* foi introduzida em propriedades rurais no oeste de Santa Catarina (Brasil) na segunda metade do século XX (Vibrans et al. 2012) para uso da madeira, sombreamento de cultivos e pastagens, quebra-vento e produção de energia (Carvalho 1994). É uma espécie exótica invasora que pode ser encontrada inclusive em áreas naturais protegidas (Dechoum et al. 2015), como o Parque Estadual Fritz Plaumann, que abriga fragmentos da Floresta Estacional Decidual (FED) em diferentes estágios sucessionais. *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) é espécie frequente na FED, principalmente nos estágios iniciais e médios de regeneração (Siminski et al. 2011). Considerada uma espécie pioneira, pode se estabelecer em solos úmidos ou secos, arenosos ou argilosos, ricos ou com baixa disponibilidade de nutrientes (Carvalho 2003; Lenzi e Orth 2004). Dada a sua ampla distribuição geográfica, somado a sua plasticidade ecológica, é uma espécie recomendada em projetos de recuperação de áreas degradadas (Carvalho 1994; Kageyama e Gandara 2000). Assim, considerando sua elevada produção e viabilidade de sementes (Medeiros e Zanon 1998), a facilidade na coleta, sua abundância na área de estudo, e importância no processo de

regeneração da floresta (Kageyama e Gandara 2000), foi selecionada como espécie alvo na presente pesquisa.

Objetivando contribuir para a compreensão da alelopatia como um mecanismo do processo de invasão biológica em ecossistemas florestais, busca-se no presente trabalho testar a hipótese de que a espécie *H. dulcis* apresenta efeito alelopático sobre espécies-nativas da FED. Para tanto, diferenças na germinação de sementes e no crescimento de plântulas da espécie *S. terebinthifolius* foram testados em tratamentos com diferentes concentrações da solução obtida de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis*, e comparadas com o tratamento controle (água destilada). Os resultados, por sua vez, são de grande relevância na busca pelo entendimento dos mecanismos e interferências interespecíficas ligados às invasões biológicas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Delineamento experimental

Sementes da espécie nativa *Schinus terebinthifolius*, bem como folhas e pseudofrutos da espécie exótica invasora *Hovenia dulcis* foram coletados no Parque Estadual Fritz Plaumann (PEFP), situado em Concórdia, SC, Brasil (27°17'26.15" S; 52°6'51.90" W). Tanto os frutos de *S. terebinthifolius* quanto os pseudofrutos e folhas de *H. dulcis* foram coletados de diferentes indivíduos adultos distribuídos na área do PEPF ($n > 10$ para cada espécie). Os frutos de *S. terebinthifolius* foram coletados entre os meses de janeiro a março de 2017. Os frutos tiveram seu pericarpo removido, sendo as sementes posteriormente lavadas em água corrente, secas à sombra por 24 horas, e acondicionadas em potes plásticos foscos em geladeira. Já as folhas e pseudofrutos de *H. dulcis* foram coletadas em abril de 2017, diretamente das copas dos indivíduos. As folhas apresentavam coloração verde-amarelada, indicando o início do período de sua queda, e os pseudofrutos estavam maduros. Após coletado, o material foi mantido em geladeira por 5 dias até a preparação da solução utilizada no experimento.

O experimento foi realizado em casa de vegetação administrada pelo Centro de Ciências Biológicas (CCB) da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), localizado em Florianópolis (SC, Brasil). Foram utilizados quatro tratamentos, havendo 10 réplicas (bandejas plásticas de 28 x 33 x 6 cm) compostas por 20 sementes por réplica, 200 sementes por tratamento, totalizando 800 sementes de *S. terebinthifolius* utilizadas no experimento. Os tratamentos testados foram soluções preparadas com

pseudofrutos e folhas de *H. dulcis* em três concentrações: 2,5%, 5% e 10% MF/V [(MF) = massa fresca de folha e pseudofruto por (V) volume de água destilada], ou seja, para o preparo da solução a 10%, foram utilizadas 100 g de folhas ou pseudofrutos para cada 1000 ml de água destilada. Para a preparação, as folhas e pseudofrutos de *H. dulcis* foram pesados em balança analítica, triturados em um liquidificador por cerca de 30 segundos, peneirados e mantidos em congelador por 9 dias, até sua aplicação no experimento. As soluções de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis* foram preparadas separadamente, sendo homogeneizadas em um único recipiente, e diluídas nas diferentes concentrações no momento da aplicação.

As sementes de *S. terebinthifolius* passaram por uma prévia desinfecção, que consistiu na imersão em álcool 70% por 1 minuto seguida de lavagem com água destilada, para então serem colocadas para germinar nas bandejas preenchidas com uma mistura de vermiculita média e fina (1/1). Utilizou-se 100 ml de solução nas distintas concentrações (tratamentos 2,5%, 5% e 10%) e água destilada (controle) na primeira rega. Posteriormente, todas as bandejas foram regadas com água destilada sempre que necessário, evitando-se a percolação excessiva da água de forma a não causar a lixiviação da solução. A posição das bandejas de diferentes tratamentos foi aleatorizada nas bancadas, objetivando minimizar diferenças em condições abióticas, tais como incidência de luz, umidade e calor, que poderiam variar na casa de vegetação.

2.2 Coleta de dados

Entre os meses de abril a agosto de 2017, foram realizadas avaliações semanais do número de sementes germinadas e da sobrevivência de plântulas em cada bandeja de cada tratamento. Esta avaliação semanal foi feita até que a curva de germinação fosse estabilizada, ou seja, quando novas sementes não tivessem germinado por um intervalo de pelo menos duas semanas. Após completadas 12 semanas (cerca de 90 dias) da data de germinação de cada semente, a plântula correspondente foi removida para avaliação dos seguintes parâmetros: número de folhas (NF), diâmetro do caule à altura do solo (DC), comprimento da parte aérea (CA), comprimento da raiz principal (CR), peso fresco da parte aérea (PAF), peso seco da parte aérea (PAS), peso fresco da parte subterrânea (PSF), peso seco da parte subterrânea (PSS), área foliar total (AFT) e área foliar média (AFM). A parte subterrânea

(raiz) foi previamente lavada antes da pesagem de modo a eliminar todo vestígio de vermiculita preso à raiz.

Para obtenção da área foliar das plântulas, as folhas foram separadas com auxílio de tesoura, digitalizadas com scanner de mesa (resolução 300 dpi), e posteriormente processados no programa Midebmp, versão 4.2. O diâmetro do caule foi medido por meio de um paquímetro digital, e o comprimento da parte aérea e da raiz principal foram aferidos com régua graduada. Os pesos frescos da parte aérea e da parte subterrânea foram obtidos imediatamente após o desplante, com auxílio de balança analítica. Para a obtenção do peso seco, as partes aérea e subterrânea foram secas em estufa a 50° C durante 24 horas, sendo posteriormente pesadas em balança analítica.

2.3 Análise de dados

Um modelo linear generalizado (GLM) foi utilizado para avaliar a proporção final de sementes germinadas (variável resposta) entre tratamentos (variável explanatória - efeito fixo). Foi assumida a distribuição binomial para a variável resposta e a ligação *logit* entre a variável resposta e a variável explanatória. Adicionalmente, funções de sobrevivência (*survival functions*) foram estimadas utilizando-se o método Kaplan-Meier para dados "censurados", e na sequência curvas de sobrevivência foram construídas para cada tratamento. O teste de Mantel-Haenszel foi utilizado para se verificar diferenças na sobrevivência de plântulas entre os tratamentos.

Testes de correlação de *Spearman* foram utilizados para se verificar a colinearidade entre os parâmetros medidos nas plântulas, uma vez que todas as variáveis apresentaram distribuição não normal, com exceção do diâmetro do caule à altura do solo (DC) (Teste de *Shapiro-Wilk*). Registrou-se a existência de correlação entre todos os parâmetros medidos (Tabela 2.1). Considerando a alta correlação ($r > 0,8$; $p < 0,05$) entre as variáveis peso fresco da parte aérea e peso seco da parte aérea ($r = 0,84$; $p < 0,001$), peso fresco da parte subterrânea e peso seco da parte subterrânea ($r = 0,82$; $p < 0,001$), área foliar total e área foliar média ($r = 0,85$; $p < 0,001$) e, as respectivas redundâncias das informações existentes entre estes parâmetros, excluiu-se as variáveis relativas ao peso fresco da parte aérea (PAF) e subterrânea (PSF), bem como a área foliar média (AFM) das análises estatísticas.

Tabela 2.1 - Coeficiente de correlação de *Spearman* (r) entre as variáveis número de folhas (NF), diâmetro do caule à altura do solo (DC), comprimento da parte aérea (CA), comprimento da raiz principal (CR), peso fresco da parte aérea (PAF), peso seco da parte aérea (PAS), peso fresco da parte subterrânea (PSF), peso seco da parte subterrânea (PSS), área foliar total (AFT) e área foliar média (AFM).

	NF	DC	CA	CR	PAF	PAS	PSF	PSS	AFT	AFM
NF	1	0,29*	0,36*	0,28*	0,47*	0,42*	0,44*	0,38*	0,68*	0,26*
DC		1	0,61*	0,45*	0,71*	0,83*	0,52*	0,63*	0,67*	0,71
CA			1	0,42*	0,71*	0,74*	0,52*	0,55*	0,72*	0,73*
CR				1	0,36*	0,48*	0,54*	0,65*	0,41*	0,38*
PAF					1	0,84*	0,68*	0,57*	0,85*	0,80*
PAS						1	0,63*	0,72*	0,81*	0,81*
PSF							1	0,82*	0,69*	0,63*
PSS								1	0,62*	0,60*
AFT									1	0,85*
AFM										1

* Correlação significativa ($p < 0,05$).

Análises de variância univariadas foram empregadas para se verificar diferenças nas médias das variáveis resposta selecionadas (NF, DC, CA, CR, PAS, PSS e AFT) entre os tratamentos [controle (água destilada), e 2,5%, 5% e 10% de concentração da solução]. A validação dos modelos foi feita por meio de análise gráfica de resíduos. Posteriormente, o teste de *Tukey* foi utilizado para cada variável explanatória para se verificar as diferenças entre os tratamentos. A variável número de folhas (NF) foi desconsiderada uma vez que obteve resultados estatísticos inconsistentes (avaliação de resíduos), independentemente das abordagens empregadas: ANOVA, ANOVA com transformação de $\log_{10}(x + 1)$, e GLM com distribuição de *Poisson* ou binomial negativa. Todas as análises foram realizadas através do software RStudio, versão 1.0.153 (R Core Team 2017), com a utilização dos pacotes: “PerformanceAnalytics” (Peterson et al. 2014), “lme4” (Bates et al. 2017), “MASS” (Venables e Ripley 2002) e “survival” (Therneau e Grambsch 2000).

3 RESULTADOS

Do total de sementes de *Schinus terebinthifolius* semeadas, 26,4% germinaram (211 de 800). Destas, 57 germinaram no tratamento controle, 59 no tratamento com 2,5% de concentração, 42 com 5%, e 53 com 10% de concentração da solução preparada com extrato de folhas e pseudofrutos de *Hovenia dulcis*. Os percentuais médios de germinação não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos (Tabela 2.2, Figura 2.1).

Tabela 2.2 - Estatística do modelo linear generalizado (GLM) utilizado para comparar o percentual final de germinação de sementes de *Schinus terebinthifolius* submetidas a diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%.

Tratamento	Estimado	Erro padrão	Valor de t	P
Intercepto (Controle)	0,04	0,004	8,12	< 0,0001
Tratamento [2,5%]	-0,002	0,006	-0,30	0,77
Tratamento [5,0%]	0,01	0,007	1,62	0,11
Tratamento [10%]	0,002	0,006	0,32	0,75

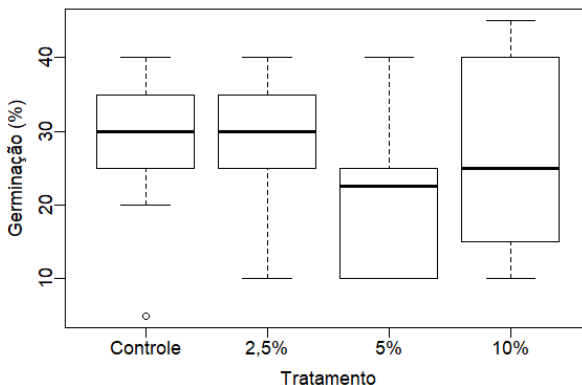


Figura 2.1 - Boxplot (mediana $\pm$ quartis) do percentual final de germinação das sementes de *Schinus terebinthifolius* submetidas a diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%.

As curvas de sobrevivência das plântulas de *S. terebinthifolius* não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos ($\chi^2 = 3,7$; g.l. = 3; $p = 0,29$; Figura 2.2). Dentre as plântulas que morreram ao longo do experimento, a idade média de morte foi de 85,9 dias (DP = 21,4) no controle; 83,3 dias (DP = 25,3) no tratamento com 2,5%; 90,7 dias (DP = 11) no tratamento 5%; e 85,1 dias (DP = 22,1) no tratamento 10% de concentração da solução. O número de plântulas sobreviventes ao final das 12 semanas do experimento foi de 52 (91,2%) no controle; 51 (86,4%) no tratamento 2,5%; 41 (97,6%) no tratamento 5%; e 48 (90,6%) no tratamento 10% de concentração da solução.

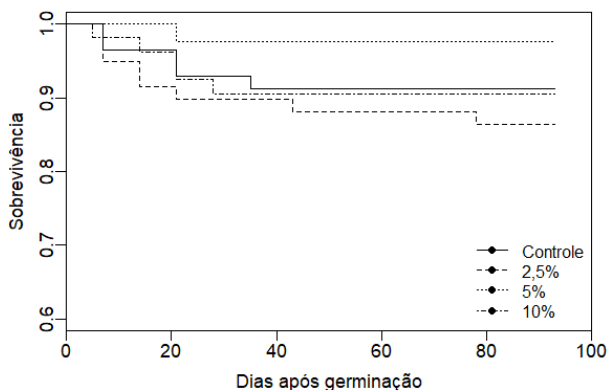


Figura 2.2 - Curva de sobrevivência de plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%.

No que diz respeito aos parâmetros relacionados ao crescimento das plântulas, o diâmetro médio do caule das plântulas de *S. terebinthifolius* apresentou diferenças significativas entre os tratamentos ($F_{(3, 188)} = 0,05$; $p = 0,002$). O tratamento com 10% de concentração da solução reduziu significativamente o diâmetro médio do caule das plântulas comparado a todos os outros tratamentos (Figura 2.3).

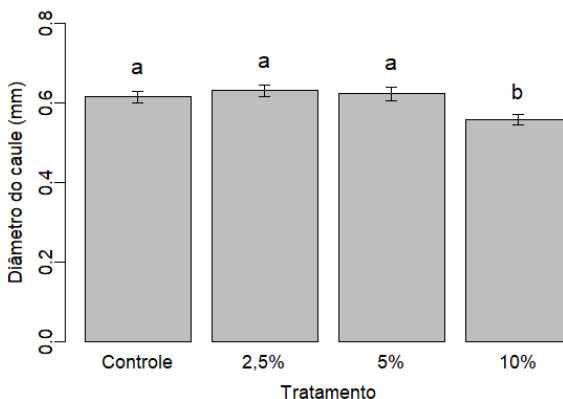


Figura 2.3 - Diâmetro médio do caule (mm) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

A área foliar total média não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos ($F_{(3, 188)} = 0,318$; $p = 0,81$), apresentando valores de $0,009 \text{ mm}^2$ (DP = 0,004) no tratamento controle, $0,010 \text{ mm}^2$ (DP = 0,004) no tratamento com 2,5% de concentração, $0,011 \text{ mm}^2$ (DP = 0,006) no tratamento com 5% de concentração, e $0,007 \text{ mm}^2$ (DP = 0,003) no tratamento com 10% de concentração. O comprimento médio da parte aérea também não apresentou diferenças significativas entre os tratamentos ($F_{(3, 188)} = 0,299$; $p = 0,83$), com valores de 35,0 mm (DP = 6,9) no tratamento controle, 35,6 mm (DP = 7,5) no tratamento com 2,5% de concentração, 34,1 mm (DP = 9,0) no tratamento com 5% de concentração, e 35,3 mm (DP = 8,6) no tratamento com 10% de concentração. Por outro lado, o peso seco médio da parte aérea ($F_{(3, 188)} = 4,96$; $p = 0,002$; Figura 2.4), o comprimento da raiz principal ($F_{(3, 188)} = 7,39$; $p < 0,001$; Figura 2.5) e o peso seco da parte subterrânea ($F_{(3, 188)} = 16,94$; $p < 0,001$; Figura 2.6) diferiram entre os tratamentos.

O peso seco médio da parte aérea obtido no tratamento controle (água destilada) não apresentou diferença entre os tratamentos com 2,5%, 5% ou 10% de concentração da solução. Contudo, o valor obtido nos tratamentos intermediários (2,5% e 5% de concentração) foi significativamente superior ao obtido no tratamento com 10% de concentração da solução (Figura 2.4).

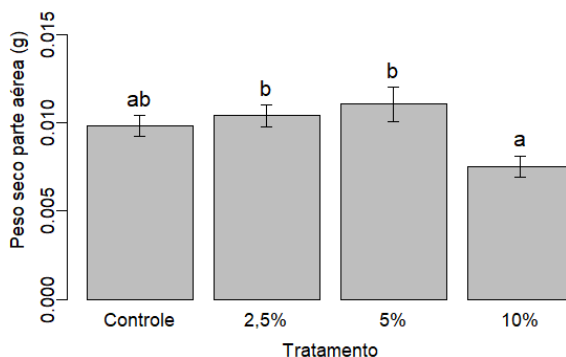


Figura 2.4 - Peso seco médio da parte aérea (g) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

Com relação tanto ao comprimento médio da raiz principal quanto ao peso seco médio da parte subterrânea obtidos no tratamento controle (água destilada), obteve-se valor significativamente superior em relação aos registrados nos tratamentos com maior concentração da solução (5% e 10%) (Figura 2.5 e Figura 2.6). O tratamento de 2,5% obteve também, para estes parâmetros, valores superiores em relação ao tratamento com 10% de concentração.

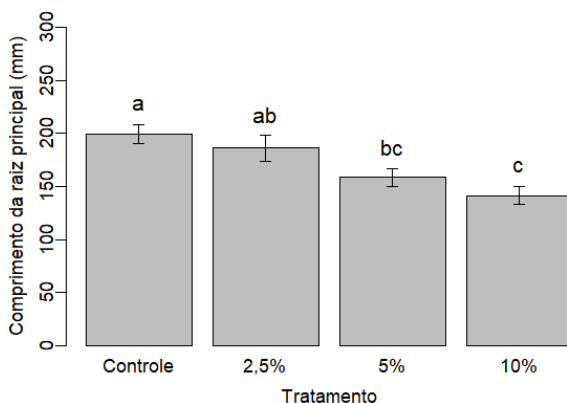


Figura 2.5 - Comprimento médio da raiz principal (mm) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

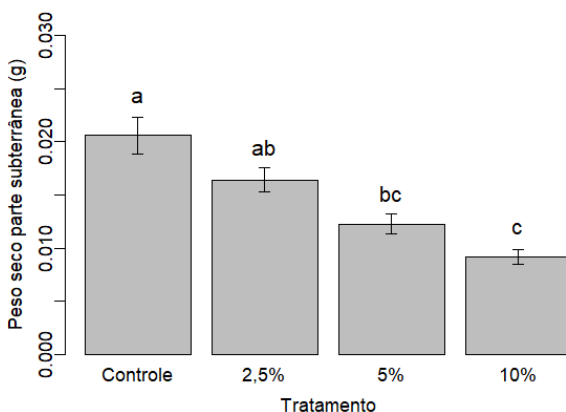


Figura 2.6 - Peso seco médio da parte subterrânea (g) das plântulas de *Schinus terebinthifolius* submetidas às diferentes concentrações de solução preparada com extrato das folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis*, por um período de 12 semanas. Tratamentos: Controle (água destilada); e soluções com concentração de 2,5%, 5% e 10%. As barras nas colunas representam o erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos corroboram a hipótese levantada de que o extrato aquoso preparado a base de folhas e pseudofrutos da espécie *Hovenia dulcis* apresenta efeito alelopático sobre a espécie nativa *Schinus terebinthifolius*. Este efeito, contudo, foi observado apenas na fase de crescimento das plântulas, não tendo sido evidente na germinação das sementes ou mesmo na sobrevivência de plântulas.

Os efeitos alelopáticos observados no crescimento (comprimento e peso seco) das raízes das plântulas de *S. terebinthifolius* corroboram os resultados dos trabalhos de Araldi (2011), Boeni (2011) e Wandscheer (2011). Balke (1985) e Einhellig (1995) apontam que compostos flavonoides e fenólicos são capazes de alterar estruturas e funções da membrana das raízes. Como consequências, a captação de nutrientes, a condutividade de água ou mesmo a morfologia das raízes podem ser prejudicadas, comprometendo o crescimento e reprodução dos indivíduos influenciados pelos aleloquímicos (Rice 1984; Balke 1985; Rizvi et al. 1992; Einhellig 1995). Estes resultados, assim como de outros autores, evidenciam que a alelopatia pode atuar de diferentes formas. Conway et al. (2002), por exemplo, observaram que a espécie *Sapium sebiferum*, amplamente disseminada na região costeira da América do Norte, não apresentou efeito alelopático sobre *Salix nigra* e *Taxodium distichum*, mas sim efeito facilitador à própria espécie. Orr et al. (2005) ponderam que o efeito alelopático pode variar tanto em função da origem dos compostos aleloquímicos, como da espécie examinada. Ainda, Jacobi e Ferreira (1991) constataram que o efeito alelopático de extratos aquosos de folhas de *Mimosa bimucronata* depende da espécie alvo, assim como da época do ano na qual as folhas foram coletadas.

No que tange à parte aérea das plântulas de *S. terebinthifolius*, nota-se que apenas o diâmetro do caule foi influenciado pelo extrato de folhas e pseudofrutos de *H. dulcis*, na solução com 10% de concentração. Como consequência, o transporte de água e de carbono pode ser restringido, limitando o desenvolvimento da planta (Rice 1984; Balke 1985; Rizvi et al. 1992; Einhellig 1995). O comprimento aéreo das plântulas não foi afetado pela presença dos aleloquímicos, resultado também observado por Boeni (2011), Araldi (2011) e Wandscheer (2011).

Outros autores obtiveram resultados opostos relacionados à germinação de espécies submetidas a extratos preparados com diferentes partes de *H. dulcis*. Boeni (2011) avaliou o efeito alelopático de extratos de folhas de *H. dulcis* sobre a espécie *Casearia sylvestris*, nativa na

Floresta Estacional Decidual – FED, e observou uma redução no percentual de germinação em todas as concentrações testadas (2,5%, 5% e 10%). Araldi (2011) obteve resultados similares para a espécie *Parapiptadenia rigida*, também nativa na FED, utilizando extrato de folhas verdes e adultas de *H. dulcis*. Os extratos preparados a base de pseudofrutos, por outro lado, não apresentaram efeitos alelopáticos na germinação (Araldi 2011). Wandscheer (2011) utilizou folhas secas e pseudofrutos de *H. dulcis* para preparação dos extratos aquosos, e verificou uma redução na porcentagem de germinação de sementes de alface (*Lactuca sativa*) nas concentrações de 2 e 4%. Nota-se, contudo, que os referidos autores testaram a germinação em placas de Petri, o que pode superestimar o efeito alelopático dos compostos (Stowe 1979; Keeley 1988; Hierro e Callaway 2003), além de utilizarem soluções à base de folhas e pseudofrutos separadamente. Na presente pesquisa utilizou-se substrato inerte para germinação das sementes, assim como extratos com folhas e pseudofrutos preparados em uma solução única, em diferentes concentrações.

O percentual médio de germinação das sementes de *S. terebinthifolius* foi baixo em todos os tratamentos, inclusive no tratamento controle. Fatores relacionados ao transporte das sementes, ou mesmo ao seu armazenamento, no que tange à temperatura e umidade da geladeira utilizada, podem ter contribuído para uma redução de sua viabilidade germinativa. Conforme apontam Medeiros e Zanon (1998), a forma de armazenamento das sementes é determinante para sua conservação e viabilidade, sendo especialmente influenciada pela sua umidade inicial. Os autores obtiveram uma taxa de viabilidade de 82% na germinação inicial das sementes de *S. terebinthifolius* armazenadas em câmara fria ($4 \pm 1^\circ \text{C}$ e $84 \pm 2\%$ UR) e embaladas em saco plástico (umidade inicial das sementes de 12,6%), por um período de 6 meses.

Callaway e Ridenour (2004) sugerem que o efeito alelopático em determinada área invadida pode ocasionar uma subsequente maior produção de aleloquímicos, e consequentemente ampliar a habilidade competitiva de algumas espécies exóticas invasoras. Em última instância, mecanismos alelopáticos atuantes na interação entre espécies podem condicionar a estruturação de determinada comunidade e, principalmente, cumprir um papel importante no sucesso do processo de invasão (Callaway e Aschehoug 2000). Em plantios mistos de *Juglans nigra* e *Alnus glutinosa* realizados na América do Norte, Rietveld et al. (1983) observaram que após oito anos todas as plantas da segunda espécie morreram, atribuindo como causa da morte a ação de aleloquímicos produzidos pela primeira que se acumulavam na serapilheira, associado a

solos úmidos capazes de magnificar a toxicidade dos compostos. Componentes físicos, químicos e biológicos presente no solo podem, portanto, influenciar a disponibilidade, a concentração, a persistência e o destino dos compostos alelopáticos na rizosfera, tornando-os mais ou menos tóxicos (Chou e Muller 1972; Einhellig 1995; Grove et al. 2012; Parepa e Bossdorf 2016).

A utilização de espécie nativa no experimento fornece uma base ao entendimento dos efeitos alelopáticos sobre as comunidades locais, visto que grande parte dos experimentos utiliza espécies cultivadas como o alface nos testes de germinação e/ou crescimento, espécies estas mais sensíveis que, apesar de apresentarem resultados relevantes em termos fisiológicos, fornecem poucas evidências do efeito dos aleloquímicos em termos ecológicos (Rice 1984; Rizvi et al. 1992; Ferreira e Aquila 2000; Reigosa et al. 2013). Assim, estudos complementares avaliando o efeito alelopático da espécie *H. dulcis* devem ser encorajados, objetivando verificar, por exemplo, a disponibilidade, concentração e o comportamento dos aleloquímicos em condições naturais, assim como seu efeito comparativo entre comunidades vegetais de ocorrência natural e comunidades onde a espécie é invasora, contribuindo na compreensão da alelopatia como um fator determinante, ou não, no sucesso da invasão da espécie na FED (Callaway e Aschehoug 2000; Inderjit e Callaway 2003; Callaway e Ridenour 2004; Cappuccino e Arnason 2006).

O padrão espacial de distribuição da espécie *H. dulcis*, capaz de formar populações densas e dominantes (Wandscheer et al. 2011) e ocupar a FED em diferentes estágios de regeneração, inclusive mais avançados (Dechoum et al. 2015), somado aos efeitos alelopáticos desta sobre as espécies nativas *S. terebinthifolius* (este trabalho), *P. rigida* e *C. sylvestris* (Araldi 2011; Boeni 2011), fornecem fortes evidências de que a alelopatia seja um mecanismo atuante na interação da espécie com a comunidade local, favorecendo o processo de invasão (Callaway e Aschehoug 2000; Cappuccino e Arnason 2006; Warren II et al. 2017). Por sua vez, o efeito alelopático de *H. dulcis* sobre uma espécie também pioneira, sugere consequentes implicações no processo de regeneração da FED. Por exemplo, nas áreas em estágio inicial *H. dulcis* pode inibir o estabelecimento de espécies pioneiras, alterando a trajetória e a estruturação da comunidade de plantas. Ainda, as clareiras estocásticas abertas nas áreas sob a influência de agrupamentos de *H. dulcis* poderão também apresentar um processo de regeneração distinto, afetando o estabelecimento de espécies pioneiras e consequentemente favorecendo o agravamento do processo de invasão.

5 REFERÊNCIAS

Araldi, D. B. (2011). Interferência alelopática de extratos de *Hovenia dulcis* Thunb. na germinação e crescimento inicial de plântulas de *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. Tese (Doutorado em Engenharia Florestal) – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria.

Balke, N. B. (1985). Effects of Allelochemicals on mineral uptake and associated physiological processes. In A. C. Thompson (Ed.). *The Chemistry of Allelopathy* (pp. 161-178). Washington: American Chemical Society.

Bardall, M. L., Roderjan, C. V., Galvão, F., & Curcio, G. R. (2004). Caracterização florística e fitossociológica de um trecho sazonalmente inundável de floresta aluvial, em Araucária, PR. *Ciência Florestal*, 14, 2, 37–50.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1, 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

Boeni, B. O. (2011). Riqueza, estrutura e composição de espécies em floresta secundária invadida por *Hovenia dulcis* Thunb., caracterização do seu nicho de regeneração e efeitos alelopáticos. Dissertação (Mestrado em Biologia) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo.

Buono, R. A., Oliveira, A. B., & Paiva, E. A. S. (2008). Anatomy, Ultrastructure and Chemical Composition of Food Bodies of *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae). *Annals of Botany*, 101, 1341-1348.

Callaway, R. M., & Aschehoug, E. T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521–523.

Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Biological Sciences Faculty Publications*, Paper 223.

Cappuccino, N., & Arnason, J. T. (2006). Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology letters*, 2, 189-193.

Carvalho, P. E. R. (1994). Ecologia, silvicultura e usos da uva-do-japão (*Hovenia dulcis* Thunberg). Colombo: Circular Técnica EMBRAPA Florestas, 23.

Carvalho, P. E. R. (2003). Espécies arbóreas brasileiras. (1st. ed.). Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.

Chou, C. H., & Muller, C. H. (1972). Allelopathic Mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. *The American Midland Naturalist*, 88, 2, 324-347.

Conway, W. C., Smith, L. M., & Bergan, J. F. (2002). Potential allelopathic interference by the exotic Chinese Tallow Tree (*Sapium sebiferum*). *The American Midland Naturalist*, 148, 1, 43-53.

Dechoum, M. S., Zenni, R. D., Castellani, T. T., Zalba, S. M., & Rejmánek, M. (2015). Invasions across secondary forest successional stages: effects of local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. *Plant Ecology*, 216, 823-833.

Dorning, M., Cipollini, D. (2006). Leaf and root extracts of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, inhibit seed germination of three herbs with no autotoxic effects. *Plant Ecology*, 184, 287-296.

Einhelling, F. A. (1995). Allelopathy: Current Status and Future Goals. In Inderjit, K. M. M. Dakshini & F. A. Einhellig (Eds.), *Allelopathy: Organisms, Processes and Applications* (pp. 1-24). Washington: American Chemical Society.

Ferreira, A. G., & Aquila, M. E. A. (2000). Alelopatia: uma área emergente da ecofisiologia. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12, 175-204.

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

Grove, S., Haubensak, K. A., & Parker, I. M. (2012). Direct and indirect effects of allelopathy in the soil legacy of an exotic plant invasion. *Plant Ecology*, 213, 1869-1882.

Hierro, J. L., & Callaway, R. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 256, 29-39.

Hyun, T. K., Eom, S. H., Yu, C. Y., & Roitsch, T. (2010). *Hovenia dulcis* - an Asian traditional herb. *Planta Med*, 76, 943-949.

Inderjit, & Callaway, R. M. (2003). Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil*, 256, 1-11.

Jacobi, U. S., & Ferreira, A. G. (1991). Efeitos alelopáticos de *Mimosa bimucronata* (DC) OK. sobre espécies cultivadas. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 26, 7, 935-943.

Kageyama, P., & Gandara, F.B. (2000). Recuperação de áreas ciliares. In R. R. Rodrigues, & H. F. Leitão Filho (Eds). *Matas Ciliares: conservação e recuperação* (pp. 249-269). São Paulo: Edusp/Fapesp.

Keeley, J. E. (1988). Allelopathy. *Ecology*, 69, 1, 292-293.

Lazzarin, L. C., Silva, A. C., Higuchi, P., Souza, K., Perin, J. E., & Cruz, A. P. (2015). Invasão biológica por *Hovenia dulcis* Thunb. em fragmentos florestais na região do Alto Uruguai, Brasil. *Revista Árvore*, 39, 6, 1007-1017.

Lenzi, M., & Orth, A. I. (2004). Fenologia reprodutiva, morfologia e biologia floral de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anarcadiaceae), em restinga da Ilha de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, 17, 2, 67-89.

Medeiros, A. C. S., & Zanon, A. (1998). Conservação de sementes de aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius* RADDI). Colombo: Boletim de Pesquisa Florestal, 36, 11-20.

Orr, S. O., Rudgers, J. A. & Clay, K. (2005). Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology*, 181, 153-165.

Padilha, D. L., Loregian, A. C., Budke, J. C. (2015). Forest fragmentation does not matter to invasions by *Hovenia dulcis*. *Biodiversity and Conservation*, 24, 9, 2293-2304.

Parepa, M., & Bossdorf, O. (2016). Testing for allelopathy in invasive plants: it all depends on the substrate! *Biological Invasions*, 18, 10, 2975-2982.

Park, J. S., Kim, I. S., Rehman, S. U., Na, C. S., & Yoo, H. H. (2015). HPLC Determination of Bioactive Flavonoids in *Hovenia dulcis* Fruit Extracts. *Journal of chromatographic science*, 54, 2, 130-135.

Peterson, B. G. & Carl, P. (2014). PerformanceAnalytics: Econometric tools for performance and risk analysis. R package version 1.4.3541. <https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>

Reigosa, M., Gomes, A. S., Ferreira, A. G., & Borghetti, F. (2013). Allelopathic research in Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27, 4, 629-646.

Rice, E. L. (1984). Allelopathy. (2nd ed.). New York: Academic Press.

Rietveld, W. J., Schlesinger, R. C., & Kessler, K. (1983). Allelopathic effects of Black Walnut on European Black Alder coplanted as a nurse species. *Journal of Chemical Ecology*, 9, 8, 1119-1133.

Rizvi, S. J. H., Haque, H., Singh, V. K. & Rizvi, V. (1992). A discipline called allelopathy. In S. J. H. Rizvi & V. Rizvi (Eds.), *Allelopathy: basic and applied aspects* (pp. 1-10.). London: Chapman & Hall.

Schaff, L. B., Filho, A. F., Galvão, F., Sanquetta, C. R., & Longhi, S. J. (2006). Modificações florístico-estruturais de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Montana no período de 1979 e 2000. *Ciência Florestal*, 16, 3, 271–291.

Siminski, A., Fantini, A. C., Guries, R. P., Ruschel, A. R., & Reis, M. S. (2011). Secondary Forest Succession in the Mata Atlantica, Brazil: Floristic and Phytosociological Trends. *ISRN Ecology*, Article ID 759893, 19 pages.

Stowe, L. G. (1979). Allelopathy and its Influence on the Distribution of Plants in an Illinois Old-Field. *Journal of Ecology*, 67, 3, 1065-1085.

Therneau, T. M., & Grambsch, P. M. (2000). Modeling Survival Data: Extending the Cox Model. New York: Springer. ISBN 0-387-98784-3.

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Modern Applied Statistics with S (Fourth Edition). New York: Springer. ISBN 0-387-95457-0.

Vibrans, A. C., Sevegnani, L., Gasper, A. L., & Lingner, D. V. (2012). Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina - Floresta Estacional Decidual. Vol 2. Blumenau: Edifurb, 336p.

Wandscheer, A. C. D., Borella, J., Bonatti, L. C., & Pastorini, L. H. (2011). Atividade alelopática de folhas e pseudofrutos de *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) sobre a germinação de *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica*, 25, 1, 25-30.

Warren II, R. J., Labatore, A., Candeias, M. (2017). Allelopathic invasive tree (*Rhamnus cathartica*) alters native plant communities. *Plant Ecology*, 218, 10, 1233-1241.

CONCLUSÃO GERAL

Com base nos resultados obtidos, pode-se concluir que a espécie exótica invasora *Hovenia dulcis* é capaz de alterar condições ambientais locais, as quais mostram-se determinantes no recrutamento e estabelecimento de regenerantes assim como no favorecimento da própria espécie, resultando em um distinto padrão de regeneração em termos de abundância e de composição de espécies de regenerantes entre comunidades vegetais invadidas e não invadidas. Por sua vez, as propriedades alelopáticas de *H. dulcis* mostraram-se capazes de interferir no desenvolvimento da espécie nativa *Schinus terebinthifolius*, sugerindo que este seja um importante mecanismo no processo de invasão.

Os resultados apresentados mostram-se relevantes na busca pela compreensão dos mecanismos envolvidos no processo de invasão, assim como nos impactos ocasionados por árvores exóticas invasoras em comunidades vegetais. Apesar das contribuições, outros estudos relacionados à espécie devem ser encorajados objetivando responder perguntas como: a partir de qual densidade e/ou idade de invasão o manejo da espécie não será suficiente para garantir a restauração ecológica da área e serão necessárias intervenções do ponto de vista físico (correção da fertilidade do solo) para que o ecossistema retorne ao seu funcionamento prévio à invasão pela espécie? Tendo em vista as diferenças observadas na espessura da serapilheira entre áreas invadidas e não invadidas por *H. dulcis*, qual é a taxa de decomposição da serapilheira produzida por *H. dulcis* em relação às outras espécies nativas decíduais presentes na Floresta Estacional Decidual (FED), e qual é sua influência no recrutamento de espécies regenerantes? Qual é a identidade, disponibilidade, concentração e o comportamento dos aleloquímicos produzidos por *H. dulcis* em condições naturais, assim como seu efeito comparativo entre comunidades vegetais de ocorrência natural e comunidades onde a espécie é invasora? Qual a interação dos aleloquímicos com os microrganismos do solo e qual sua consequência à comunidade de plantas?

Por fim, a elevada abundância de plântulas de *H. dulcis* nos agrupamentos, assim como sua presença nas áreas controle, indica que o processo de invasão se encontra em expansão, imprimindo uma distinta trajetória à estrutura e composição da comunidade vegetal ao longo do espaço e do tempo. Com isso, fica evidente a necessidade de execução de planos de prevenção e controle da espécie em áreas legalmente protegidas, assim como no entorno imediato destas áreas, com destaque ao Parque Estadual Fritz Plaumann - PEFP. Recomenda-se, nos termos

da Resolução CONSEMA nº 8, de 14 de setembro de 2012, que a espécie passe a ser enquadrada na categoria 1 no estado de Santa Catarina, de modo que sejam proibidos seu transporte, criação, translocação, cultivo, propagação, comércio, doação ou aquisição intencional sob qualquer forma, tal como é considerada no estado do Rio Grande do Sul. Além disso, pesquisas relacionadas ao emprego de espécies nativas como substitutas à utilização de *H. dulcis* para seus diversos fins devem ser fomentadas.