



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA



Dissertação de Mestrado

**Efeitos da arbórea introduzida *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae)
sobre o componente arbóreo-arbustivo regenerante da Floresta
Atlântica no Sul do Brasil**

JULIANA GONÇALVES DA SILVA

PORTO ALEGRE
2012

**Efeitos da arbórea introduzida *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae)
sobre o componente arbóreo-arbustivo regenerante da Floresta
Atlântica no Sul do Brasil**

Autor: Juliana Gonçalves da Silva

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientador: Prof. Dr. João André Jarenkow

Comissão Examinadora
Prof. Dr. Fernando Souza Rocha
Prof. Dr. Leonardo Maltchik Garcia
Prof. Dr. Luís Rios de Moura Baptista

“Eu temo pela minha espécie, quando penso que Deus é justo”.

Thomas Jefferson

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	5
AGRADECIMENTOS	6
RESUMO GERAL.....	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO GERAL.....	10
ÁREA DE ESTUDO	16
MANUSCRITO	28
Efeitos da arbórea invasora <i>Hovenia dulcis</i> Thunb. sobre a regeneração natural no ecossistema Floresta Atlântica subtropical	28
Introduction	30
Material and methods	33
Results	37
Discussion.....	42
Conclusion.....	45
Acknowledgments.....	46
References	46
Electronic Supplementary Materials.....	53
CONSIDERAÇÕES FINAIS	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação foi elaborada na forma de artigo a fim de que o mesmo seja rapidamente submetido à publicação, após revisão pela banca examinadora e incorporação de suas contribuições ao texto. No início da dissertação, é apresentada uma introdução geral estabelecendo relações entre os assuntos que permeiam o manuscrito elaborado. Em seguida, o mesmo é apresentado, seguido de uma síntese com as principais conclusões da dissertação enfatizando os efeitos gerais da presença de *Hovenia dulcis* Thunb., para a sinúisia arbóreo-arbustiva regenerante na área de estudo. Por fim, discutem-se as possíveis causas dos efeitos decorrentes da presença de *H. dulcis* e o prognóstico para os ecossistemas afetados. E com vistas a complementar o conhecimento que tem sido gerado sobre espécies potencialmente invasoras na Floresta Atlântica sul-brasileira, são apresentadas idéias para futuros estudos.

AGRADECIMENTOS

Ao professor Dr. João André Jarenkow pela orientação, oportunidade de realização desta pesquisa e conhecimento compartilhado.

À minha família, em especial aos meus pais, Sandra e Wilson Silva, pelo amor e apoio em todos os momentos.

Ao meu namorado, Guilherme Wobeto, pelo amor e companheirismo.

À Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul (SEMA), pela autorização de pesquisa.

Ao Rômulo Valim, gestor da Reserva Biológica Estadual da Mata Paludosa, e ao Pedro e Roberto, guarda-parques da reserva, pela amizade e apoio logístico de campo.

Ao Dr. Fernando Rocha, pelo apoio na elaboração do projeto de pesquisa.

À Rosângela Rolim, Bruna Boeni e Fernanda Alabarce pelo auxílio durante as expedições (aventuras) de campo.

Ao Dr. Martin Molz, pelo auxílio na identificação do material botânico e nas análises dos dados.

Ao Gabriel Bugs pelo auxílio com a revisão do idioma.

Ao Prof. Sérgio Luís de Carvalho Leite, pelo apoio motivacional e descontração habitual.

A equipe do herbário ICN, pela prestatividade.

A meus amigos e colegas do Laboratório de Fitoecologia e Fitogeografia, pelo apoio, amizade, colóquios fitoecológicos e discussões de artigos.

A todos os amigos e colegas do PPG, pela amizade e companhia em aula, trabalhos e saídas de campo.

Às amigas do futsal, ou melhor, fitbol, por comigo “desopilarem” através do esporte.

Aos professores do Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pelos ensinamentos.

À Comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de minha bolsa de mestrado.

E a todos que, mesmo que aqui não tenham sido citados, contribuíram de alguma forma para que este trabalho se concretizasse: Obrigada!

RESUMO GERAL

A invasão biológica pela espécie arbórea *Hovenia dulcis* Thunb., oriunda da Ásia, tem sido relatada na África e América do Sul. Este trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos decorrentes do estabelecimento desta espécie exótica sobre a abundância, riqueza, composição de espécies, crescimento, proporção de categorias sucessionais e diversidade beta da regeneração natural na Floresta Atlântica no sul do Brasil. Para tanto, o componente regenerante arbóreo-arbustivo ($15\text{ cm} \leq h \geq 100\text{ cm}$) foi investigado em uma área de Floresta Atlântica submontana após o estabelecimento de *H. dulcis*. Dados de diversidade, abundância, e altura total foram coletados em 60 unidades amostrais circulares, de 2 m de raio, divididas entre dois tratamentos, cada qual com 30 unidades amostrais. Entre os métodos, utilizaram-se testes univariados e multivariados para detectar padrões e diferenças entre os tratamentos. Nossos resultados demonstraram que *H. dulcis* não afetou aspectos quantitativos da comunidade, como abundância e riqueza. Os efeitos de *H. dulcis* ocorrem sobre a composição de espécies, frequência dos grupos sucessionais e diversidade beta. A invasão estava sob controle da resistência biótica local na área estudada. O efeito diferencial de *H. dulcis* sobre o componente regenerante foi confirmado pelos resultados deste estudo. A resistência biótica à invasão por *H. dulcis* no âmbito regional da Floresta Atlântica foi associada ao bom estado de conservação das áreas florestais.

ABSTRACT

Biological invasions by *Hovenia dulcis* Thunb., a tree from Asia, have been reported for Africa and South America. The present work aimed to evaluate the effects of the establishment of this exotic species on abundance, richness, species composition, growth, successional categories and beta diversity of natural regeneration in the Atlantic Rain Forest. Thus, the tree-shrub regenerating component (15 - 100 cm tall) was investigated in a southern Brazilian submontane (lowland) Atlantic Rain Forest area after the establishment of invasive tree *H. dulcis*. Data on abundance, diversity and height were collected in 60 circular sampling units of 2 m radius, divided between two treatments. Among the methods, we used univariate and multivariate tests to detect patterns and differences between treatments. Our results show that *H. dulcis* did not affect the quantitative aspects of the community, such as abundance and richness. Effects of *H. dulcis* were observed on the species composition, frequencies of successional categories and beta diversity. The invasion on the studied area was under control by biotic resistance. The differential effect of *H. dulcis* on regenerant component was confirmed by the results of the present study. The biotic resistance to invasion by *H. dulcis* at the regional level of the Atlantic Rain Forest was associated with the good conservation status of forest areas.

INTRODUÇÃO GERAL

No vale do rio Três Forquilhas, na região Litoral Norte do Rio Grande do Sul, a Floresta Atlântica (Veloso et al. 1991, IBGE 2004) vem sofrendo transformações, acredito, irreversíveis como a invasão biológica, a fragmentação florestal e a degradação dos solos pelo uso intensivo e não-planejado. Neste cenário, a introdução e o estabelecimento de espécies exóticas atuam como uma ameaça crescente de invasão biológica a este ecossistema.

Invasões biológicas têm alterado dramaticamente o mundo natural, ameaçando comunidades e populações nativas, afetando a saúde humana e custando montantes consideráveis de recursos financeiros em manejo (Gurevitch et al. 2011). A invasão biológica é considerada a segunda maior ameaça à biodiversidade (McGeoch et al. 2010), e seu entendimento é um dos principais desafios para a conservação de ecossistemas (Bradley et al. 2010).

As constantes e crescentes mudanças nos ecossistemas, possivelmente, favorecerão a sobrevivência de espécies invasoras altamente adaptáveis resultando em queda nas taxas de especiação, com a consequente perda de diversidade (Stigall 2010).

O processo de invasão biológica inicia com a introdução de determinada espécie, e é seguido por sua naturalização e dispersão eficiente no novo habitat (Mack et al. 2000). A naturalização de uma espécie ocorre quando esta configura populações sustentáveis no novo ambiente, mas ainda não tem habilidade de dispersão eficiente neste novo habitat (Rejmánek et al. 2004). Ou seja, as espécies invasoras são espécies exóticas que se naturalizaram e cuja distribuição e abundância está em processo de expansão (Pyšek 1995).

Arbóreas introduzidas têm invadido muitos habitats ao redor do mundo e causado muitos tipos de impacto a esses ecossistemas (Richardson & Rejmánek 2011).

O processo de invasão biológica causa um declínio da diversidade entre habitats (diversidade beta) (Gray 1997). Plantas introduzidas podem diminuir a diversidade, a abundância e o crescimento de plantas nativas, enquanto aumentam o nível de produção vegetal da comunidade residente (Vilà et al. 2011). Podem também impactar a fauna, diminuindo a abundância (Vilà et al. 2011) e a visitação dos polinizadores (Morales & Traveset 2009).

A maioria das plantas invasoras ocorre em áreas que sofreram perturbações ou a disponibilidade de recursos mudou recentemente (Davis et al. 2000, Facon et al. 2006), pois poucas espécies introduzidas são aptas a promoverem a invasão biológica (Denslow & DeWalt 2007). De uma perspectiva evolutiva, as espécies nativas durante a co-evolução com seu ecossistema, sofreram seleção dos caracteres para o sucesso sob as circunstâncias de seu ambiente recipiente, enquanto as espécies introduzidas, que evoluíram sob circunstâncias diferentes, não desenvolveram estas vantagens competitivas. Apesar disto, plantas invasoras apresentam algumas vantagens de seu ineditismo no ecossistema recipiente, tais como a redução de inimigos naturais, com o aumento do distanciamento de seu habitat (Colautti et al. 2004).

A perturbação de um ecossistema é um fator que pode facilitar a invasão biológica (Burke & Grime 1996, Belote et al. 2008, Eschtruth & Battles 2009, Bradley et al. 2010), especialmente no caso de mudanças abióticas de difícil ou impossível reversão (Bradley et al. 2010). Na ausência de fatores facilitadores de invasão biológica, o restabelecimento das espécies nativas pode ser suficiente para elevar a resistência de um ambiente às espécies invasoras (Prober & Lunt 2009), através de mecanismos como resistência biótica, similaridade limitante e exclusão competitiva (Levine et al. 2004, Fridley et al. 2007). Levine et al. (2004) concluem que a resistência biótica de uma

comunidade raramente se manifesta por resistência à invasão, mas sim pela limitação da abundância de espécies invasoras depois destas terem se estabelecido com sucesso.

Neste sentido, é interessante avaliar se em áreas de Floresta Atlântica onde a perturbação antrópica foi reduzida, como é o caso de unidades de conservação criadas recentemente, as espécies invasoras estabelecidas estão sendo prejudiciais ou seus efeitos negativos estão sendo mitigados pela resistência ambiental promovida pelas espécies nativas.

Comparativamente a outros ecossistemas, esta resistência é maior em florestas tropicais (Rejmánek 1996, Pyšek & Richardson 2006). Embora florestas sejam relatadas como resistentes e resilientes à invasão (Ramakrishnan 1991, Whitmore 1991, Rejmánek 1996, Fine 2002), atualmente mais de 50 espécies são conhecidas como invasoras florestais nos trópicos e subtrópicos (Denslow & DeWalt 2007). Uma revisão recente de espécies arbóreo-arbustivas invasoras (Richardson & Rejmánek 2011) reconheceu em escala mundial 622 espécies (357 arbóreas e 265 arbustivas) e, na América do Sul, os números perfazem 75 espécies (63 arbóreas e 12 arbustivas).

No sul do Brasil, a invasão biológica por uma espécie arbórea, a uva-do-japão, *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae), tem sido relatada para ecossistemas florestais em muitos trabalhos (Rodolfo et al. 2008, Bertolini et al. 2009, Fontanella et al. 2009, Holz et al. 2009, Boeni 2011, Zenni & Ziller 2011, I3N-Brasil 2012). Estes trabalhos abordam a invasão por *H. dulcis* superficialmente ou apenas mencionam áreas de ocorrência das invasões, à exceção de Boeni (2011), que pesquisou a ecologia do processo de invasão desta espécie no componente adulto florestal e seus efeitos alelopáticos sobre uma espécie arbórea nativa. *H. dulcis* é reconhecida como invasora também em outros países no continente sul-americano (Leal & Câmara 2003,

Richardson & Rejmánek 2011) e no continente africano (Richardson & Rejmánek 2011).

Oriunda do continente asiático, *H. dulcis* é uma árvore caducifólia, muito rústica e de rápido crescimento, com flores pequenas reunidas em amplas inflorescências e, quando maduros os frutos, apresenta pedúnculos florais carnosos, os quais são adocicados, intensamente procurados pela fauna, que promove a dispersão das sementes por via endozoocórica (Yun & Lee 2002, Lorenzi 2003). É amplamente cultivada, com aproveitamento da madeira para fins energéticos (Backes & Irgang 2002). Seu habitat de origem são florestas decíduas do leste asiático, onde apresenta elevada densidade de indivíduos e adaptação a amplas variações altitudinais (165 a 2.200 m) e térmicas (7 °C a 17 °C) (Yun & Lee 2002).

Nos ecossistemas invadidos, *H. dulcis* foi integrada às teias alimentares, a porção carnosa de suas inflorescências foi incorporada à dieta de várias espécies da fauna (Cáceres & Monteiro-Filho 2001, Aguiar et al. 2003, Facure et al. 2003, Rocha et al. 2008, Ludwig et al. 2005, Santos & Beisiegel 2006, Hirsch 2009), o que pode estar afetando a dispersão das espécies nativas na comunidade recipiente. Adicionalmente, *H. dulcis* apresenta a produção de compostos aleloquímicos de efeitos reconhecidos (Wandscheer et al. 2011, Boeni 2011), que podem ser um mecanismo limitante ao crescimento de outras plantas nas imediações da espécie (Gentle & Duggin 1997, Foy & Inderjit 2001).

Os estratos florestais podem interferir no surgimento e estabelecimento de plântulas, alterando sua riqueza de espécies e densidade (Veblen et al. 1979, Poulsen 1996, Turner et al. 1996, Gandolfi et al. 2007). O componente florestal em regeneração é a porção mais sensível da sinúsia arbórea, pois nessa fase, os indivíduos e as suas populações estão muito sensíveis a alterações em fatores ambientais, tais como a

disponibilidade de nutrientes e intensidade luminosa. A copa de árvores adultas servem como "filtros de biodiversidade", ou seja, agem como "filtros ecológicos específicos" determinando, em maior ou menor grau, a composição e estrutura dos estratos arbóreos inferiores, que se desenvolvem sob a projeção de suas copas (Gandolfi et al. 2007). Esses filtros podem interferir na distribuição, composição e estrutura espacial dos estratos arbóreos futuros, por determinar, principalmente, o acesso ao recurso luz (Gandolfi et al. 2007). Segundo Gandolfi et al. (2009), espécies decíduas geram "clareiras cíclicas" nas florestas, que permitem maior entrada de luz sob elas. Assim, a sazonalidade da queda foliar de algumas espécies pode gerar oportunidades de estabelecimento e desenvolvimento às espécies heliófilas que se encontram sombreadas e prejudicar as espécies esciófilas.

O estabelecimento de *H. dulcis* pode estar somando um fator bastante adverso à manutenção e existência do ecossistema da Floresta Atlântica, que é um dos mais ameaçados, visto que, atualmente, restam poucos remanescentes deste no Brasil, os quais ainda estão impactados pelo uso da terra ao seu redor (Leal & Câmara 2003). Além disso, muitos destes fragmentos não estão enquadrados em qualquer unidade de conservação e, entre os que estão, vários não têm plano de manejo ou estratégias eficientes de conservação implementadas.

Se ocorrem efeitos decorrentes da presença de *H. dulcis* sobre a regeneração natural da Floresta Atlântica, estes podem ser detectados pela avaliação do componente arbóreo-arbustivo regenerante sob o sub-dossel da espécie invasora. Espécies do componente regenerante são sensíveis às características do estrato arbóreo adulto e as perturbações de uma comunidade, mostrando alterações na riqueza específica e na densidade populacional (Veblen et al. 1979, Poulsen 1996, Turner et al. 1996). Comparativamente ao componente adulto, no componente regenerante os efeitos podem

ser detectados em uma escala temporal e espacial menor, devido à menor duração do estádio de desenvolvimento envolvido e do menor volume individual ocupado por unidade de área.

Com o objetivo de conhecer o componente arbóreo-arbustivo regenerante da Floresta Atlântica submontana e verificar os efeitos sobre a abundância, riqueza, composição de espécies, crescimento e diversidade beta decorrentes da presença de *H. dulcis* no estrato arbóreo adulto foi conduzido o presente estudo. Para tanto, foi escolhida uma área de Floresta Atlântica submontana apresentando vegetação secundária em estádio avançado de regeneração.

Este trabalho relata, caracteriza e discute os efeitos decorrentes da invasão por *H. dulcis* sobre a comunidade recipiente, subsidiando informações para o direcionamento das ações de manejo preventivas pertinentes. Uma vez que, como comentado por Ziller & Zalba (2007), de modo geral, a prevenção é a estratégia mais eficiente e econômica para enfrentar o problema da invasão biológica, visto que seus custos são menores e suas chances de sucesso são maiores, quando comparada às estratégias de controle pós-invasão. As questões que nos direcionaram neste estudo foram: As imediações de indivíduos adultos de *H. dulcis* se caracterizam por um componente regenerante diferente daquele que se desenvolve nas imediações de nativos? Considerando o conhecimento atual sobre *H. dulcis*, de que maneira ela promove alterações na comunidade nativa regenerante? Qual a tendência de ocorrência de invasão por *H. dulcis* no âmbito regional da Floresta Atlântica?

ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo (Figura 1) está localizada no vale do rio Três Forquilhas, na Reserva Biológica Estadual da Mata Paludosa (RB Mata Paludosa), no município de Itati, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. A área amostrada está entre as cotas altimétricas de 50 e 100 m e dista aproximadamente 25 km do oceano Atlântico. A região fisiográfica em que se localiza é denominada Litoral. A coordenada central da área de estudo é 22J 67354950 e 585650, conforme o sistema de coordenadas UTM e o datum SAD 69.

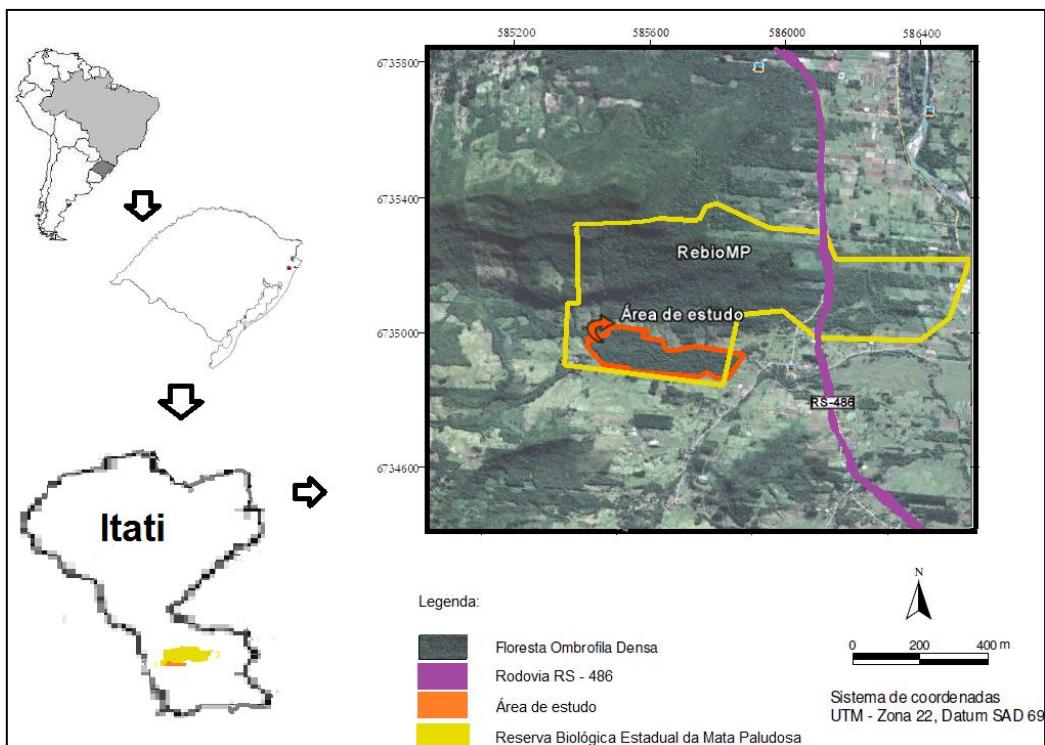


Figura 1. Localização da área de estudo, Reserva Biológica Estadual da Mata Paludosa, no município de Itati, Rio Grande do Sul, Brasil.

Na área de estudo, os solos são derivados de rochas vulcânicas básicas da Formação Serra Geral, com materiais alúvio-coluvionares depositados caracterizando chernossolos argilúvicos férricos associados aos neossolos litólicos eutróficos

chernossólicos (Moser 1990, Streck 2002, IBGE 2003, Vieira 2008). O relevo é formado por rampas de colúvio e leques aluviais (Nümmer 2003, Vieira 2008).

O clima caracteriza-se por alta precipitação pluviométrica média anual (1.411 mm), bem distribuída durante o ano. A temperatura média anual é de 18,5 °C, com médias do mês mais frio (julho) de 11,3 °C e do mais quente (janeiro) de 26,2 °C, de acordo com a base de dados WorldClim (Hijmans et al. 2005).

A vegetação na área florestal estudada encontra-se em estádio avançado de regeneração (Vieira 2008, Obs. pes.) e caracteriza o âmbito fitoecológico da formação florestal Floresta Ombrófila Densa submontana (Veloso et al. 1991, IBGE 2004). Além desta, ocorrem na RB Mata Paludosa outras subformações da Floresta Ombrófila Densa, são elas: montana, de terras baixas e aluvial (Vieira 2008, e Obs. pes.), sendo a cobertura por florestas nesta unidade de conservação de aproximadamente 75%, segundo o estudo-base para formulação de seu plano de manejo (Beck de Souza Engenharia 2002). A sinússia arbórea na RB Mata Paludosa apresenta uma composição arbórea com espécies típicas da formação florestal, tendo sido listadas no total de 46 espécies em áreas de florestas submontanas e montanas (Beck de Souza Engenharia 2002), entre as quais, estão: *Euterpe edulis*, *Magnolia ovata*, *Virola bicuhyba*, *Hieronyma alchorneoides* e *Inga marginata*.

No contexto das unidades de paisagem, se localiza na Unidade Geológica dos Depósitos Aluvionares, na Unidade Geomorfológica da Planície Alívio-coluvionar a qual integra na Planície Continental do Domínio Morfoestrutural dos Depósitos Sedimentares (Delaney 1965, IBGE 2003) e a Sub bacia Hidrográfica do rio Três Forquilhas na Bacia Hidrográfica do rio Tramandaí, que integra a Região Hidrográfica das Bacias Litorâneas (SEMA 2010).

A classificação biogeográfica em escala global desenvolvida pelo WWF–World Wildlife Fund (Olson et al. 2001) insere a RB Mata Paludosa na ecorregião NT0160 – Florestas Costeiras da Serra do Mar (Serra do Mar coastal forests) que compreende as florestas pluviais costeiras que recobrem as serras do Mar e Geral, do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Sul, sujeitas a elevados índices pluviométricos (WWF 2001).

No âmbito nacional, a RB Mata Paludosa localiza-se em uma zona núcleo da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (Marcuzzo 1998). No âmbito estadual integra o Programa Mata Atlântica no Estado do Rio Grande do Sul (SEMA 2012).

A área de estudo tem sido conservada nos últimos 10 anos e atualmente está sob responsabilidade da Divisão de Unidades de Conservação da Secretaria do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul e sujeita à legislação federal que instituiu o Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC). O processo de invasão biológica por *H. dulcis* ocorreu no passado e a espécie atualmente se apresenta em baixa densidade. A escolha da área de estudo, corrobora com a recomendação de Moles et al. (2012), para avaliar o impacto de espécies invasoras em comunidades nativas, sobre a qual comentam que "... se os pesquisadores são mais propensos a estudar espécies altamente invasivas, suas meta-análises tendem a superestimar os efeitos dessas espécies introduzidas e, portanto, estes deveriam estudar espécies introduzidas de baixa densidade e baixo impacto". É pertinente mencionar, que a área de estudo localiza-se no limite sul de ocorrência da Floresta Ombrófila Densa, sendo esta a porção mais crítica desta formação florestal no gradiente latitudinal de invasões, que vai na direção do aumento da latitude (Pyšek & Richardson 2006).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar L.M.; Reis N.R.; Ludwig G.; Rocha V.J. 2003. Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no norte do estado do Paraná. *Neotropical Primates* 11(2): 78-86.
- Backes, P.; Irgang, B. 2002. *Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico*. Santa Cruz do Sul: Souza Cruz. 326p.
- Beck De Souza Engenharia Ltda. 2002. Elaboração de Diagnóstico Ambiental da Reserva Biológica Estadual Mata Paludosa. Disponível em: CD.
- Belote, R.T.; Jones, R.H.; Hood, S.M.; Wender, B.W. 2008. Diversity-invasibility across an experimental disturbance gradient in Appalachian forests. *Ecology* 89:183-192.
- Bertolini, I.C.; Silva, M.S., Hossel, C.; Novachaelley, A.J.; Medeiros, A.; Cousseau, A.; Bechara, F.C.; Brun, E.; Freddo, J.A.R. 2009. Avaliação da invasão biológica por uva-do-japão (*Hovenia dulcis* Thunb.) em um fragmento de Floresta Estacional Semideciduado no município de Dois Vizinhos – PR. Seminário: Sistemas de Produção Agropecuária. - Ciências Agrárias, Animais e Florestais - UTFPR Campus Dois Vizinhos.
- Boeni, B.O. 2011. Riqueza, estrutura e composição de espécies arbóreas em floresta secundária invadida por *Hovenia dulcis* Thunb., caracterização do seu nicho de regeneração e efeitos alelopáticos. Dissertação (mestrado) - Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo, RS 100 f.

Bradley, A.B.; Blumenthal, D.M.; Wilcove, D.S.; Ziska, L.H. 2010. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution* 25(5):310-318.

Burke, M.J.W.; Grime, J.P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776–790.

Cáceres N.C.; Monteiro-Filho E.L.A. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a Forest Fragment of Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 36(2):85-92.

Colautti, R.I.; Ricciardi, A.; Grigorovich, I.A.; Macisaac, H.J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* 7:721-733.

Davis, M.A.; Grime, J.P.; Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.

Delaney, P.J.V. 1965. *Fisiografia e geologia de superfície da planície costeira do Rio Grande do Sul*. Escola de Geologia (publicação especial n. 6). Porto Alegre: UFRGS.

Denslow, J.S.; Dewalt, S. 2007. Exotic plant Invasions in tropical forests: patterns and hypotheses. In: Carson, W.P.; Schnitzer, S.A. (eds.) *Tropical forest community ecology*. p. 409-426. Singapore: Blackwell Publishing.

Eschtruth, A.K.; Battles, J.J. 2009. Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion. *Ecological Monographs* 79:265-280.

Facon, B.; Genton, B.J.; Shykoff, J.; Jarne, P.; Estoup, A.; David, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21:130-135.

Facure, K.G.; Giaretta, A.A.E.; Monteiro-Filho, E.L.A. 2003. Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67(4):503-511.

Fine, P.V.A. 2002. The invasibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* 18:687-705.

Fontanella, A.; Coutinho, A.; Perry, C.; Rheinheimer, C.; Schneck, F.; Iob, G.; Mattei, G.; Silva, J.; Mahfus, J.; Tallini, K.; Amaral, K.F.; Vasconcelos, M.; Bergmann, M.; Langone, P.; Pereira, R.; Da Silva, R.R.V.; Ávila, T.; Soldatelli, V.F. G; Rodrigues, G.G.; Guerra, T.; Hartz, S.M. 2009. Diagnóstico ambiental da bacia hidrográfica do rio da Ilha, Taquara, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 7(1):23-41.

Foy, C.; Inderjit. 2001. Understanding the role of allelopathy in weed interference and declining plant diversity. *Weed Technology* 15:873–878.

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. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:03-17.

Gandolfi, S.; Joly, C.A.; Rodrigues, R.R. 2007. Permeability x Impermeability: Canopy Trees as Biodiversity Filters. *Scientia Agricola* 64(4):433-438

Gandolfi, S.; Joly, C.A.; Leitão-Filho, H.F. 2009. "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. *Scientia Agricola* 66(2):280-284.

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* 132:85-96.

Gurevitch, J.; Fox, G.A.; Wardle, G.M.; Inderjit; Taub, D. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters* 14:407-418.

Hijmans R.J.; Cameron S.E.; Parra J.L.; Jones P.G.; Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15):1965–1978.

Hirsch B.T. 2009. Seasonal Variation in the Diet of Ring-Tailed Coatis (*Nasua nasua*) in Iguazu, Argentina. *Journal of Mammalogy* 90(1):136-143.

Hobbs R.J.; Atkins L. 1988. Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* 13:171-179.

Holz, S.; Placci, G.; Quintana, R.D. 2009. Effects of history of use on secondary forest regeneration in the Upper Parana Atlantic Forest (Misiones, Argentina). *Forest Ecology and Management* 258(7):1629-164.

I3N-Brasil. 2012. *Base de dados I3N de espécies exóticas invasoras do Brasil*. Disponível em: <<http://i3n.institutohorus.org.br/>>. Acesso em 10 de novembro de 2011.

IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística]. 2003. *Folha 22 SH XC Gravataí: Geomorfologia*. Disponível em: <ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/geomorfologia>. Acesso em 30 de novembro de 2011.

IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística]. 2004. *Folha 22 SH XC Gravataí: Vegetação*. Disponível em:

<ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/vegetação>. Acesso em 30 de novembro de 2011.

Leal, C.G.; Câmara, I.G. 2003. The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Washington: Island Press. 488 p.

Levine, J.M.; Adler, P.B.; Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.

Lorenzi, H. 2003. *Árvores exóticas no Brasil*: madeireiras, ornamentais e aromáticas. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 368p.

Ludwig, G.; Aguiar, L.M.; Rocha, V.J. 2005. Uma Avaliação da Dieta, da Área de Vida e das Estimativas Populacionais de *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) em um Fragmento Florestal no Norte do Estado do Paraná. *Neotropical Primates* 13(3):12-18.

Mack, R.N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W.M.; Evans, H.; Clout, M.; Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689–710.

Marcuzzo, S.; Pagel, S.M.; Chiappetti, M.I.S. 1998. *A Reserva da Biosfera da Mata Atlântica no RS: situação atual, ações e perspectivas*. Série Cadernos da Reserva da Biosfera. São Paulo: CNRBMA.

McGeoch, M.A.; Butchart, S.H.M.; Spear, D.; Marais, E.; Kleynhans, E.J.; Symes A.; Chanson, J.; Hoffmann, M. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions* 16:95-108.

Moles, A.T.; Flores-Moreno, H.; Bonser, S.P.; Warton, D.I.; Helm, A.; Warman, L.; Eldridge, D.J.; Jurado, E.; Hemmings, F.A.; Reich, P.B.; Cavender-Bares, J.;

- Seabloom, E.W.; Mayfield, M.M.; Sheil, D.; Djietror, J.C.; Peri, P.L.; Enrico, L.; Cabido, M.R.; Setterfield, S.A.; Lehmann, C.E.R.; Thomson, F.J. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* 100:116-127.
- Morales, C.L.; Traveset, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters* 12:716–728.
- Moser J.M. 1990. Solos. In: *Geografia do Brasil 2*. p. 85-111. Rio de Janeiro: IBGE.
- Nümmer, A.V. 2003. *Movimentos de Massa na Rota do Sol – RS 486 – Itati, RS*. Doutorado (tese) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Engenharia Civil, Porto Alegre, RS.
- Olson, D.M.; Dinerstein, E.; Wikramanayake, E.D.; Burgess, N.D.; Powell, G.V.N.; Underwood, E.C.; D'amico, J.A.; Itoua, I.; Strand, H.E.; Morrison, J.C.; Loucks, C.J.; Allnutt, T.F.; Ricketts, T.H.; Kura, Y.; Lamoreux, J.; Wettengel, F.W.W.; Hedao, P.; Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience* 51(11):933-938.
- Poulsen, A.D. 1996. Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rain forest in north-west Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 12:177-190.
- Prober, S.M.; Lunt, I.D. 2009. Restoration of *Themeda australis* swards suppresses soil nitrate and enhances ecological resistance to invasion by exotic annuals. *Biological Invasions* 11:171-181.
- Pyšek, P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies. In: Pysek, P.; Prach, K.; Rejmánek, M.; Wade, M. (ed.). *Plant invasions: general aspects and special problems*. pp. 71–81. SPB Amsterdam: Academic Publishing.

Pyšek, P.; Richardson, D.M. 2006. The biogeography of naturalization in alien plants.

Journal of Biogeography 33:2040–2050.

Ramakrishnan, P.S. 1991. *Ecology of biological invasion in the tropics*. New Delhi: International Scientific Publications.

Rejmánek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness – the first sketch. *Biological Conservation* 78:171–181.

Rejmánek, M.; Richardson, D.M.; Higgins, S.I.; Pitcairn, M.; Grotkopp. 2004. Ecology of invasive plants: state of the art. In: Mooney, H.A. (ed). *Invasive Alien Species: searching for solutions*. Washington, DC: Island Press.

Richardson, D.M.; Rejmánek, M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and Distributions* 17(5):788-809.

Rocha, V.J.; Aguiar, L.M.; Silva-Pereira, J.E.; Moro-Rios, R.F.; Passos, F.C. 2008. Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. *Revista Brasileira Zoologia* 25(4):594-600.

Rodolfo, A.M.; Cândido Jr., J.F.; Temponi, L.V.; Gregorini, M.Z. 2008. *Citrus aurantium* L. (laranja-apepu) e *Hovenia dulcis* Thunb. (uva-do-japão): espécies exóticas invasoras da trilha do Poço Preto no Parque Nacional do Iguaçu, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 6(supl. 1):16-18.

Santos, V.A.S.; Beisiegel, B.M. 2006. A dieta de *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) no Parque Ecológico do Tietê, SP. *Revista Brasileira de Zoociências* 8(2):199-203.

SEMA [Secretaria do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul]. 2010. *Bacias Hidrográficas do RS: Região Hidrográfica do Litoral - Bacia Hidrográfica do Tramandaí*. Disponível em:

<http://www.sema.rs.gov.br/conteudo.asp?cod_menu=57&cod_conteudo=5866>.

Acesso em 30 de novembro de 2011.

Stigall A.L. 2010. Invasive species and biodiversity crises: testing the link in the Late

Devonian. *PLoS ONE* 5(12): e15584.

Streck, E.V.; Kampf, N.; Dalmolin, R.S. D.; Klamt, E.; Nascimento, P.C.; Schneider, P.

2002. *Solos do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: EMATER/RS; UFRGS. 107p.

Turner, I.M.; Tan, H.T.W.; Chua, K.S. 1996. Relationships between herb layer and

canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore.

Journal of Tropical Ecology 12:843-851.

Veblen, T.T.; Veblen, A.T.; Schlegel, F.M. 1979. Understorey patterns in mixed

evergreen-deciduous *Nothofagus* forests in Chile. *Journal of Ecology* 67:809-823.

Veloso, H.P.; Rangel-Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. *Classificação da vegetação*

brasileira, adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: Fundação Instituto

Brasileiro de Geografia e Estatística. 123 pp.

Vieira, L.F.S. 2008. *A leitura da paisagem como instrumento para o plano de manejo:*

Reserva Biológica Estadual Mata Paludosa – Itati/RS. Dissertação (mestrado) -

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em

Geografia, Porto Alegre, RS, 183 f.

Vilà, M.; Espinar, J.L.; Hejda, M.; Hulme, P.E.; Jarošík, V.; Maron, J.L.; Schaffner, U.;

Sun, Y.; Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-

analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*

14:702-708.

Wandscheer, A.; Borella, J.; Bonatti, L.C.; Pastorini, L.H. 2011. Allelopathic activity of *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) leaves and pseudofruits on the germination of *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 25(1):25-30.

Whitmore, T.C. 1991. Invasive woody plants in perhumid tropical climates. In: Ramakrishnan, P.S. (ed). *Ecology of biological invasion in the tropics*. New Delhi: International Scientific Publications.

WWF [World Wildlife Fund]. 2001. *Terrestrial ecoregions – Serra do Mar coastal forests* (NT0160). Disponível em: <<http://www.nationalgeographic.com/wildworld>>. Acesso em 10 de novembro de 2011.

Yun, C.; Lee, B. 2002. Vegetation structure of *Hovenia dulcis* community in South Korea. *Korean Journal of Ecology* 25(1):33-39.

Zenni, R.D.; Ziller, S.R. 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 34(3):431-446.

Ziller, S.R.; Zalba, S. 2007. Propostas de ação para prevenção e controle de espécies exóticas invasoras. *Natureza & Conservação* 5(2):8-15.

MANUSCRITO

EFEITOS DA ARBÓREA INVASORA *HOVENIA DULCIS* THUNB. SOBRE A REGENERAÇÃO NATURAL NO ECOSISTEMA FLORESTA ATLÂNTICA SUBTROPICAL

Effects of invasive tree *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) on natural regeneration in subtropical Atlantic Rain Forest ecosystem

Abstract Introduced plants may decrease the fitness, diversity, abundance and growth of native plants in affected ecosystems, they are interfering the communities dynamics. The invasion by the exotic tree *Hovenia dulcis* Thunb. has been reported to Africa and South America ecosystems. In Brazilian subtropical forest ecosystem we investigated whether the adult invasive trees affects the plant populations below its canopy in relation to adult native trees. The tree regenerating component (15 – 100 cm tall) was investigated in an Atlantic Rain Forest community in southern Brazil after the establishment of invasive tree *H. dulcis*. The study aimed to determine whether *H. dulcis* affects the forest natural regeneration and what attributes of the forest community are affected. Data of abundance, richness and vertical distribution were collected in 60 circular sampling units of 2 m radius, divided into two matched treatments under the canopy of adult trees: Control (native adult tree in center of sampling units) and Treatment (*H. dulcis* adult tree in center of sampling units). In order to detect patterns in data, they were subjected to univariate and multivariate analysis. There were no effects of *H. dulcis* on abundance and richness of seedlings in the Atlantic Rain Forest. The *H. dulcis* effects occurred on the composition, frequencies of successional categories and beta diversity (group dispersions). The differential effect of *H. dulcis* on the regenerating component was confirmed by the results of the present study.

Key words: biological invasion, tree invasion, regenerating component, diversity, raisin tree, Brazilian Atlantic Rain Forest.

Introduction

Introduced plants may decrease the visitation of pollinators (Morales & Traveset 2009), the fitness and abundance of flora and fauna, also the growth of native plants, while increasing the level of biomass in host communities (Vilà et al. 2011).

Also, biological invasions cause a decrease of diversity between habitats (beta diversity) (Gray 1997). This aspect of biodiversity is considered key to understanding the functioning of ecosystems and to the conservation of biodiversity (Legendre et al. 2005). The decrease of beta diversity may lead to a biotic homogenization (Olden & Poff 2003).

However, few introduced species are able to promote biological invasions (Denslow & DeWalt 2007) and for this to occurs was needed an establishment opportunity. Most invasive plants occur in disturbed areas or where the resources availability has changed recently (Davis et al. 2000, Facon et al. 2006).

The success of biological invasions can be explained by some novelty advantages of invasive plants in recipient ecosystems, like the escape from natural enemies with the distancing of their original habitats (enemy release hypothesis, ERH) (Colautti et al. 2004). Inter alia, to explain biological invasions, there are the novel weapons hypothesis (NWH) (Callaway & Aschehoug 2000) and allelopathic advantage against resident plant hypothesis (AARS) (Callaway & Ridenour 2004). The NWH argues that an invader add novel biochemical to the soil in recipient habitat that can exert strong phytotoxic effects against native residents what provide greater competitive or defensive advantages in their new habitats than in their regions of origin. Derived from the NWH, the AARS posits that some species with novel secondary metabolites

may experience strong selection to produce higher amounts of chemicals due to exceptional effectiveness in non-native ranges.

There are, also, some concepts related to limiting biological invasions. In the absence of facilitating factors of biological invasion, the reestablishment of native species may be sufficient to raise the resistance of an environment to invasive species (Prober & Lunt 2009), through mechanisms such as biotic resistance, limiting similarity and competitive exclusion (Levine et al. 2004; Fridley et al. 2007). The biotic resistance hypothesis asserts that introduced species often fail to invade communities because strong biotic interactions with native species hinder their establishment and spread. Levine et al. (2004) conclude that biotic resistance mechanism rarely enables communities to resist invasion, but instead constrain the abundance of invasive species. Biotic resistance mechanism is higher in tropical forests when compared to other ecosystems (Rejmánek 1996).

Although tropical forests are reported to be resistant to invasion (Ramakrishnan 1991; Whitmore 1991; Rejmánek 1996; Fine 2002), more than 50 species are known to be invasive in tropics and subtropics (Denslow & DeWalt 2007). A recent review presents evidence for 75 species of trees and shrubs being invasive in South America (Richardson & Rejmánek 2011).

Biological invasions by an exotic introduced species, the raisin tree, *Hovenia dulcis* Thunb., has been reported to Africa and South America ecosystems (Leal & Câmara 2003, Richardson & Rejmánek 2011)

In southern Brazil, *H. dulcis* invasions have been reported to subtropical forest ecosystems (Rodolfo et al. 2008; Boeni 2011; Zenni & Ziller 2011; I3N-Brasil 2012). The submontane Atlantic Rain Forest (Veloso et al. 1991) is among these, and has few remnants, which are still threatened by land use around them (Leal & Câmara 2003,

Ribeiro et al. 2009). The *H. dulcis* establishment is possibly adding a very adverse factor for this ecosystem maintenance and existence.

In invaded ecosystems, *H. dulcis* has been quickly integrated and becoming part of the food web, its fruits have been incorporated into the diet of several fauna species (Caceres & Monteiro-Filho 2001; Aguiar et al. 2003; Facure et al. 2003; Rocha et al. 2008; Ludwig et al. 2005; Hirsch 2009), what may be affecting the dispersal niche of native species in the recipient communities. Additionally *H. dulcis* shows production of allelochemical compounds with recognized effects (Wandscheer et al. 2011; Boeni 2011), which can set up a mechanism for limiting other nearby growing plants (Gentle & Duggin 1997; Foy & Inderjit 2001).

In forest, tree strata interfere with the emergence and seedling establishment through changes in species richness and density (Veblen et al. 1979; Poulsen 1996; Turner et al. 1996; Gandolfi et al. 2007, 2009). The forest regenerating component is the most sensitive portion of the tree synusiae, during this phase, individuals and their populations are very susceptible to factors such as light, water and nutrients availability. The adult tree canopy serve as biodiversity filters, acting as specific ecological filters determining, to a greater or lesser extent, the composition and structure of the inferior tree strata in developing process under their canopies projection. Those filters may interfere in the structure, composition and spatial distribution of future tree strata mainly by limiting access to the light resource (Gandolfi et al. 2007). According to Gandolfi et al. (2009), deciduous species generate "cyclical gaps" in the forests, which allow more light penetration under them. Thus, leaf fall seasonality of some species can generate opportunities for the establishment and development of light-demanding species that are shaded, while prejudices shade-tolerant species.

The forest succession is also affected by the characteristics of others forest tree strata. A high diversity and species richness are essential for the composition and density of species maintaining along the vertical gradient of vegetation structure and they are expected in lower height classes of regenerating component (Prata et al. 2011).

The presence of different leaf persistence species in the context of recipient ecosystem can affect individuals in the understory by modifying the access to the light resource. A perennial, semideciduous or deciduous feature of canopy is an important factor in determining light regimes observed in the forest (Gandolfi et al. 2007).

Considering some morpho-physiological features of *H. dulcis* such as the rusticity, the allelopathic effects, the deciduousness, and integration with the native dispersal seed fauna, the present study aimed to determine effects of *H. dulcis* population, established in the superior tree strata, on abundance, species composition, richness, growth and beta diversity of the regenerating component of an Atlantic Rain Forest area. This information will provide subsidies for the targeting of the management actions on conservation of the ecosystem in question.

Material and methods

Field site

The study was carried out in a protected area, the Reserva Biológica da Mata Paludosa, during January to May 2011 in an area covered by Atlantic Rain Forest in southern Brazil. The study area is a forest fragment located in altitudes between 50 and 100 m with the central point at coordinates 29°30'56"S and 50°07'25"W (WGS84 datum).

Soils are composed by basic volcanic rocks of the geomorphological Serra Geral Formation and aluvio-colluvial materials deposited featuring the soil types chernozem associated with leptosol (Moser 1990; Streck 2002; IBGE 2003).

The climate is characterized by high mean annual rainfall (1,411 mm), well distributed throughout the year. The mean annual temperature is 18.5 °C, with averages of the coldest month (July) of 11.3 °C and the warmest (January), 26.2 °C, according to WorldClim database (Hijmans et al. 2005).

The vegetation was in advanced stage of regeneration (Pers. Obs) and is classified as submontane Ombrofilous Dense Forest (Veloso et al. 1991; IBGE 2004). On the world scene, the vegetation object of the present study is one of 34 biodiversity hotspots (Myers et al. 2000; Mittermeier et al. 2004). It hosts a significant portion of the world's and Brazilian biological diversity, and is considered one of the most threatened. The biogeographic classification on a global scale (Olson et al. 2001) inserts the area in the ecoregion NT0160 - Serra do Mar coastal forests (WWF 2001).

The invader species

Originally from Asia, *H. dulcis* is a deciduous tree, very rough and rapid growth, with small flowers in large inflorescences and its ripe fruit it displays sweet fleshy floral peduncles intensely sought by wildlife, which promotes the seed dispersal by endozooocory (Yun & Lee 2002; Lorenzi 2003). It has been widely cultivated for energy purposes and wood use (Backes & Irgang 2002). Its original habitat is deciduous forests in eastern Asia, where it presents a high density of individuals and adaptation to wide altitudinal (165-2,200 m) and thermal (-6.5 °C a 36.7 °C) variations (Yun & Lee 2002; Kim et al. 2008).

Field Data Collection

We sampled tree-shrub regenerating component's richness, abundance and total height within circular sampling units randomly selected. The sampling units had an adult tree at the center and 2 m of radius. We used two treatments: (1) Control (native trees in center of sampling units) and (2) Invader (*H. dulcis* trees in center of sampling units). In order to decrease the influence of spatial heterogeneity of sites in forest, the sampling units were organized in site blocks. The blocks were formed by two sampling units of different treatment. The treatments were replicated 30 times, yielding a total of 30 blocks and 60 sampling units. In each block, each sampling unit center tree had a similar diameter at breast height (DBH; $\pm 10\%$ of variability intra-block) and it was located no more than 10 m distant. Replicates were located at least 15 m apart in order to maximize statistical independence among them.

The individuals inclusion criteria used was all seedlings 15–100 cm tall. Seedlings less than 15 cm tall were not included because at this stage of development the seedling's structures are not developed enough to allow the accurate taxonomic identification. The species spelling and authorship were standardized according Tropicos.org (2012), as well as the delimitation of families as proposed by APG III (2009). The registered species were classified into categories of forest succession ecological categories proposed by Budowski (1965) in: pioneer, early secondary and late secondary.

Data Analysis

Data was subjected to exploratory multivariate analyses for the recognition of patterns related to the treatments and spatial distribution. We performed methods of grouping and ordination. For this, we standardized the abundance data, ordinate it by

principal coordinates analysis (PCoA) and compute the Morisita dissimilarity between sampling units resulting in a dissimilarity matrix.

The dissimilarity matrix generated was used to diagram fuzzy clusters. The method chosen for hierarchical clustering was the formation of groupings UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean). In order to test the sharpness of possible groupings we used the silhouette analysis to groups partition.

To estimate the richness of the component sampled, and then to assess the adequacy of the sampling, we used the nonparametric estimator of the asymptotic richness proposed by Chao et al. (2009).

In order to detect *H. dulcis* effects we tested sampled data relations to the treatments, and to detect spatial effects we tested sampled data relations to the blocks.

We tested for differences in abundance between treatments by parametric ANOVA test. Besides to compare species richness between treatments, we used the nonparametric Kruskal-Wallis test (Zar 1996). We subjected the frequencies of individuals in ecological categories to chi-square (χ^2) test (Gotelli & Ellison 2004) and used the frequencies found in Control like expected values in order to verify differences between treatments.

To estimate the beta diversity between sampling units we used the test for homogeneity of multivariate dispersions (Anderson et al. 2006), which evaluates the dispersion of sampling units in a multivariate space. The calculation of the centroid of this analysis was based on the dissimilarity matrix and the data ordination, and the null hypothesis is that the beta diversity is not different between the samples of interest, the treatments, it was tested by 10,000 permutations.

In order to detect differences in species composition when modeled by the treatments, we subjected the dissimilarity matrix to nonparametric multivariate analysis

of variance NPMANOVA (Anderson 2001) with 10,000 permutations. We also evaluate the influence of treatments on data by testing analysis of similarities, ANOSIM (Clark 1993).

All statistical analyses were performed using R v2.14.1 (R Development Core Team 2011) software, through packages “stats” v2.13.2 (R Development Core Team 2011), “vegan” v2.0-2 (Oksanen et al. 2011) and “cluster” v.1.14.1 (Maechler et al. 2011). Differences are reported as significant for tests with P-values < 0.05. Data that varied from normal distributions were analyzed non-parametrically.

Results

In Control were sampled 1,083 individuals and 74 species and in Treatment 1,024 individuals and 67 species. Both sampling shared 55 species, in Control were registered 19 exclusive, while 12 species were exclusive in Treatment (Online Resource 1).

The fuzzy clustering of the sampling units showed very sharpness clusters (Fig. 1). The silhouette analysis showed a better fit for the four clusters formation (Online Resource 2), among these, the Cluster 2 and Cluster 4 showed robust structure (silhouette coefficient > 0.51), while the structure of the remaining clusters (Cluster 1 and 3) was weak and could be artificial (silhouette coefficient < 0.51). The ordination of the data revealed the spatial separation of the two data sets of sampling units which coincided in major part with the two treatments.

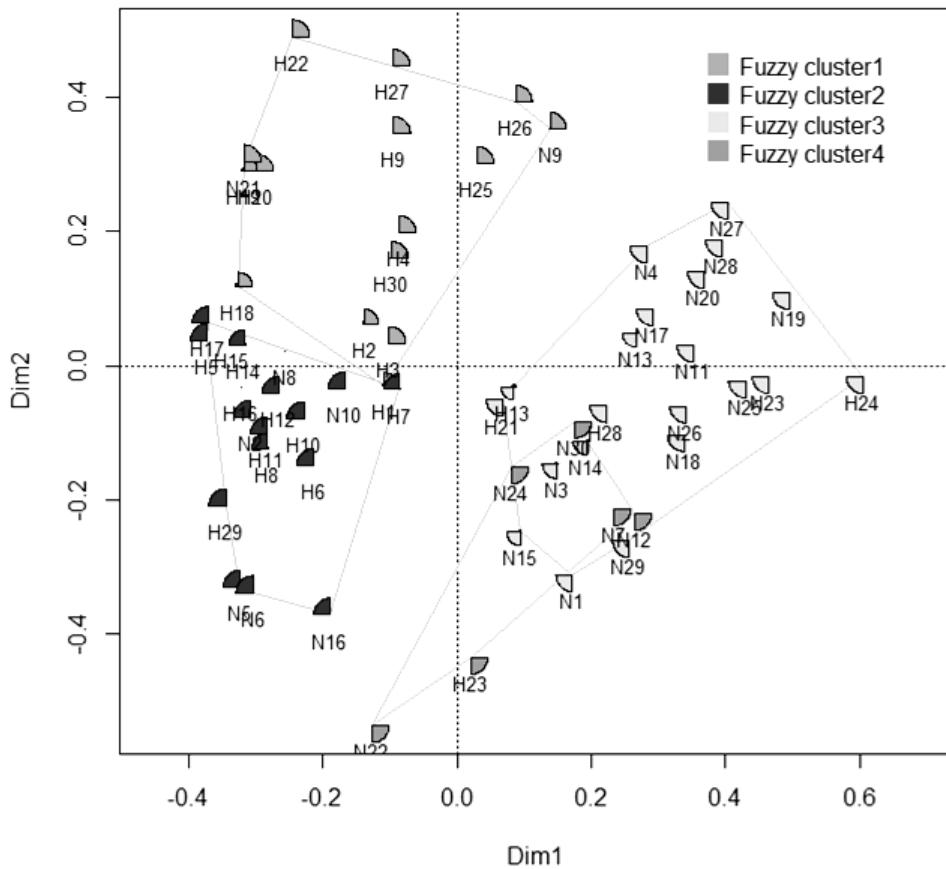


Fig. 1 Fuzzy clusters and ordination by principal coordinates of sampling units of an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil (N₁₋₃₀ = Control sampling units; H₁₋₃₀ = Treatment sampling units).

The treatments did not show differences in richness (Kruskal-Wallis; $P = 0.290$) and abundance (ANOVA; $P = 0.8617$).

The species composition differed significantly between treatments (NPMANOVA; $F = 10.576$; $P < 0.001$).

The height classes by the treatments ranged in same way ($P < 0.01$) along the vertical gradient of growth, and presented a pattern of individual's frequencies decreasing on toward increasing of the total height (Fig. 2).

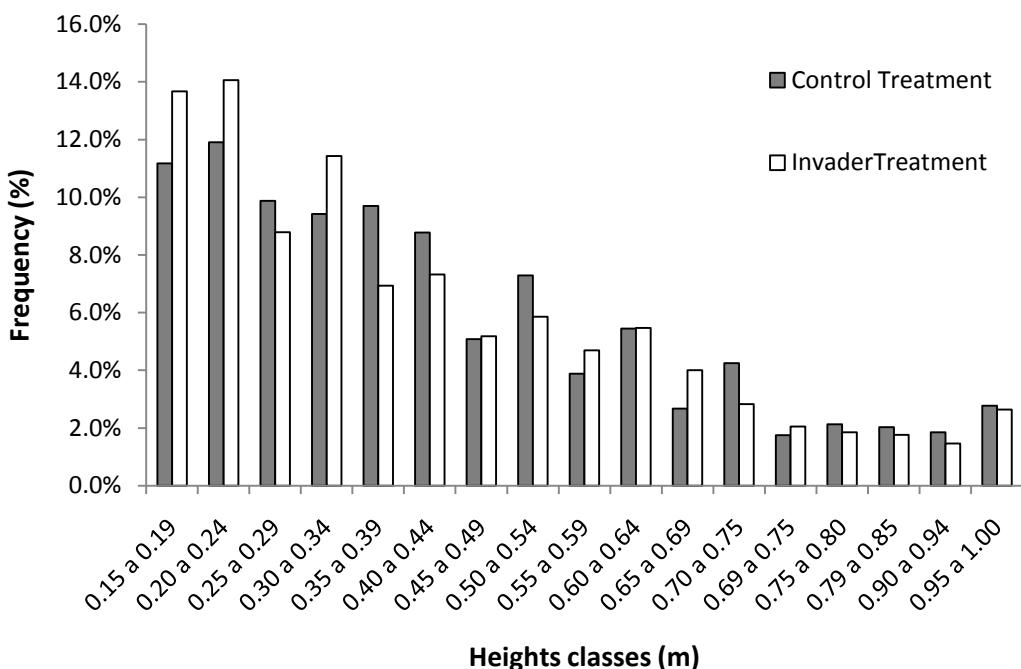


Fig. 2 Vertical distribution of seedlings by treatment in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

The analyses showed that eight species were influenced by treatments significantly. Among those, the treatment increased the abundance for: *Piper gaudichaudianum*, *Mollinedia schottiana* and *Machaerium stipitatum* (Table 1), and decreased for: *Esenbeckia grandiflora*, *Guarea macrophylla*, *Geonoma pohliana*, *Ocotea indecora*, and *Gymnanthes concolor* (Table 2).

Table 1 Species positively affected by treatment with statistic significances, in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

Species	P-value	
<i>Piper gaudichaudianum</i>	$4.31e^{-04}$	<0.001
<i>Mollinedia schottiana</i>	$1.19e^{-03}$	<0.01
<i>Machaerium stipitatum</i>	$4.51e^{-02}$	<0.05

Table 2 Species negatively affected by treatment with statistic significances, in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

Species	P-value
<i>Esenbeckia grandiflora</i>	$3.48e^{-05}$ <0.001
<i>Guarea macrophylla</i>	$2.52e^{-02}$ <0.05
<i>Geonoma pohliana</i>	$3.24e^{-02}$ <0.05
<i>Ocotea indecora</i>	$3.89e^{-02}$ <0.05
<i>Gymnanthes concolor</i>	$4.60e^{-02}$ <0.05

The individual's participation in ecological categories of forest succession (Online Resource 3) was significantly influenced by treatments (χ^2 , gl=2, $\alpha=0.05$; $P=0.0158$) (Table 3).

Table 3 Percentage of participation of individuals in categories of succession by treatment and calculated chi-square values.

Successional categories	Control	Treatment	χ^2_{calc}	χ^2_{tab}
Pioneer	5%	18%	308.167	-
Early secondary	35%	39%	1.396	-
Late secondary	60%	43%	68.494	-
			378.056	5.991

A summary of the analyzed variables with respectives employed tests and results are presented in Table 4.

Table 4 Analysis of variance for richness, abundance, species composition, height classes and successional categories in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

Test	Dependent variable	Factor	df	MS	F	P-value
Kruskal-Wallis	Richness	Treatment	1	-	-	0.2896
ANOVA	Abundance	Treatment	1	58.02	0.1621	0.5916
NPMANOVA	Species composition	Treatment	1	1.4603	9.511	0.001
ANOVA	Height classes	Treatment	1	70.62	0.0429	0.8372
Chi-square (χ^2)	Successional categories	Treatment	2	-	-	0.0158

Significative values in **bold**.

The beta diversity showed a more dispersed pattern for Control in relation to centroid (Online Resource 4) and was influenced by treatments significantly (Permutation test, $P = 0.019$) (Fig. 3). The possibility of the data are being modeled by the treatment was confirmed by ANOSIM ($R = 0.1691$; $P < 0.001$).

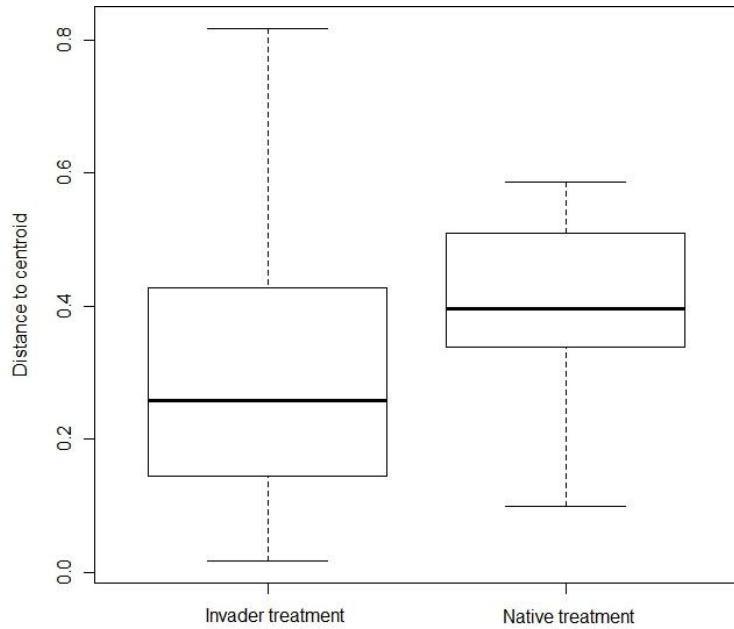


Fig. 3 Beta diversity, difference between the average distances to the centroid by treatments in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

A total of 86 species contained in 33 families was recorded among the 2,107 individuals sampled. The expected richness estimator as the first approximation of Chao ($S_{Chao1\text{est}} = 92.5$) showed a value close to the observed richness ($S_{obs} = 86$), sampling sufficiency was achieved by the asymptote generated ($g = 92.9$), adopted the 93% confidence limit of confidence. In order to a more significant result ($\alpha \leq 0.05$) we needed more 10 sampling units. A rarefaction curve by treatments as presented in Online Resource 5.

Discussion

Invasion of Atlantic Rain Forest ecosystem by *H. dulcis* resulted in qualitative changes in plant community. Natural regeneration in the *H. dulcis* tree vicinity varies on identity of species (species composition), frequencies of successional categories and group dispersion (beta diversity). Beta diversity may be caused by random variation in

community composition and/or by gradients of environmental factors (Legendre et al. 2005). The effects observed may be related to *H. dulcis* allelopathy demonstrated by Wandscheer (2011) and Boeni (2011) and can be explained by the novel weapons hypothesis (NWH) (Callaway & Aschelhoug 2000) or by allelopathic advantage against resident plant hypothesis (AARS) (Callaway & Ridenour 2004).

The *H. dulcis* sub-canopy microhabitat in the natural regeneration affected the regenerating individual's distribution in ecological categories of succession, and this suggests that *H. dulcis* was an important factor limiting the access to light resource to successional process like described in studies with other deciduous trees (Gandolfi et al. 2007).

An abundance reduction pattern along the vertical gradient was expected (Prata et al. 2011) and observed. The individual's distribution in vertical height classes was independent of the influence of *H. dulcis*.

The quantitative attributes such as number of individuals (abundance) and number of species (richness) were determined by local-scale heterogeneity in the forest and not by the occurrence of a *H. dulcis* in the canopy.

Specifically, for eight species, the influence of *H. dulcis* were significantly, among these *Piper gaudichaudianum*, *Mollinedia schottiana* and *Machaerium stipitatum*, which are light-demanding species in seedling phase, and was more frequent and abundant in the vicinity of *H. dulcis*. Possibly, because the sunlight, which pass through seasonal gaps, more available in this site than in the native vicinity (Gandolfi 2009). Also influenced by *H. dulcis* presence are: *Esenbeckia grandiflora*, *Guarea macrophylla*, *Geonoma pohliana*, *Ocotea indecora* and *Gymnanthes concolor*, which are shade-tolerant species less able to establish in *H. dulcis* vicinity. Our results demonstrated that those five species prospered around native trees.

For other species were significant the influence of local heterogeneity, they are:

Allophylus edulis, *Chrysophyllum inornatum*, *Ilex paraguariensis* and *Euterpe edulis*.

The effects related to local heterogeneities are possible related to attributes of the ecosystem that were not evaluated in the present study, which limit or facilitate the resources availability to the seedlings.

The sites local heterogeneities influence was reflected in the dispersal of groups (beta diversity), it presented a heterogeneous distribution of species intra-treatment and the populations are better distributed without *H. dulcis* influence. Although some sites of the same treatment showed to be more favorable than others, the influence of *H. dulcis* was more significant than this for the distribution of populations. It is possible that, in some sites occurred a more phytotoxic production of secondary metabolites of *H. dulcis*, like allelopathic compounds, this could have affected the native individuals locally (Callaway & Ridenour 2004) or in those sites the light permeability was acting as a ecological filter, limiting some native individuals (Gandolfi 2007).

The occurrence of *H. dulcis* seedlings was low abundant and restricted to the vicinity of the *H. dulcis* adults. The formation of a dense seedling bank sets up a strategy of advanced regeneration (Whitmore 1996), which did not promote success of *H. dulcis* in the Brazilian Atlantic Rain Forest compared to their natural habitat in the high elevations forests in Asia. We hypothesized that is due to the shade promoted by evergreen species in ecosystem of Atlantic Rain Forest. A low population density in regenerating component indicates a high probability of this species is replaced in forest development. What probably is happening with the *H. dulcis* seedlings and can be explained by forest resistance, which is promoting the establishment and development of native species. However, when seedlings of *H. dulcis* are able to find favorable lighting conditions, these have a mechanism which gives them competitive advantage

that, as described by Buono et al. (2008), are structures (food bodies) that mediate plant-ant interactions and can help protect young plants from herbivory, since these structures are prevalent at this stage of development.

The context of the present study is the Atlantic Rain Forest *stricto sensu* ecosystem, which is entirely located in Brazilian territory. Studies in different places often give contradictory results about the introduced species effects on native species (Levine et al. 2003; Ehrenfeld 2010; Vilà et al. 2011). However, as we cannot examine each situation separately, we must continue research in search of generalizations (Moles et al. 2012) and by this way the information generated by this work can also be used in other countries where *H. dulcis* invades forest ecosystems. Recent papers about biological invasions (see Richardson & Rejmánek 2011) are still discussing this thematic in a political scale (continents, countries, states) on geographical context, while the more relevant approach is an ecological scale (ecosystems, ecoregions).

Conclusion

The establishment of *H. dulcis* affects the dynamics of plant communities of the Atlantic Rain Forest ecosystem. Natural regeneration in the vicinity of *H. dulcis* trees is changed on the qualitative aspects of the community (species composition, frequencies of successional categories, beta diversity) while no effects on quantitative aspects (abundance and richness) were observed. The quantitative aspects are determined by the heterogeneity of the forest on a local scale, which encompasses a number of variables not evaluated in the present study. Effects related to the subcanopy of *H. dulcis* may be justified by deciduousness of this species, which in the context of the Atlantic Rain Forest ecosystem, is changing the access to the light resource favoring light-demanding species during early development while shade-tolerant species are prejudiced.

We hypothesized that the invasion process is under control in the study area, and its effects are being get over by biotic resistance of Atlantic Rain Forest native community. However, we also hypothesized that is because the good conservation status of studied forest area, and negative effects of disturbance in natural areas may be synergistic in the opportunity to *H. dulcis* establishment.

Acknowledgments

We would like to thank the Secretaria do Meio Ambiente do Estado do Rio Grande do Sul for the research authorization. To the manager of Reserva Biológica da Mata Paludosa, Rômulo Valim and park rangers, Pedro and Roberto, for the support during the field work. To Dr. Fernando S. Rocha for your suggestions in developing the research project. To CAPES, for the Master scholarship granted to the first author. To PPG Botânica-UFRGS for the knowledge offered.

References

- Aguiar LM, Reis NR, Ludwig G, Rocha VJ (2003) Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no norte do estado do Paraná. Neotrop. Primates 11(2):78-86
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecol. 26:32-46
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. Ecol. Letters 9:683-693
- APG III (The Angiosperm Phylogeny Group) (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 62:105-121

Backes P, Irgang B (2002) Árvores do Sul: guia de identificação e interesse ecológico. Souza Cruz, Santa Cruz do Sul

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

Budowski A (1965) Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional progresses. Turrialba 15:40-42

Buono RA, Oliveira AB, Paiva EAS (2008) Anatomy, ultrastructure and chemical composition of food bodies of *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae). Ann. Bot. 101(9):1341-1349

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(2):85-92

Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. Science 290(5491):521-523

Callaway RM, Ridenour, WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. Front. Ecol. Environ. 2:436-443

Chao A, Colwell RK, Lin C, Gotelli NJ (2009) Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. Ecology 90:1125-1133

Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Australian J. Ecol. 18:117-143

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. 88:528–534

Denslow JS, Dewalt S (2007) Exotic plant Invasions in tropical forests: patterns and hypotheses. In: Carson WP, Schnitzer SA (eds) Tropical forest community ecology. Blackwell Publishing, Singapore, pp 409-426

Dorneles LP, Negrelle RRB (2000) Aspects of natural regeneration of tree species of Atlantic Rain Forest. Iheringia, Bot. 53:85-100

Ehrenfeld JG (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 41:59-80

- Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A, David P (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.* 21:130-135
- Facure KG, Giaretta AAE, Monteiro-Filho ELA (2003) Food habits of the crabeating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67(4):503-511
- Fine PVA (2002) The invasibility of tropical forests by exotic plants. *J. Trop. Ecol.* 18(5):687-705
- Foy C, Inderjit (2001) Understanding the role of allelopathy in weed interference and declining plant diversity. *Weed Technol.* 15:873–878
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman, D, Von Holle B (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:03-17
- Gandolfi S, Joly CA, Rodrigues RR (2007) Permeability x Impermeability: Canopy Trees as Biodiversity Filters. *Sci. Agri.* 64(4):433-438
- Gandolfi S, Joly CA, Leitão-Filho HF (2009) "Gaps of deciduousness": cyclical gaps in tropical forests. *Sci. Agric.* 66(2):280-284
- Gentle CB; Duggin JA (1997) Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L in three Australian forest communities. *Plant Ecol.* 132:85-96
- Gotelli NJ; Ellison AM (2004) A primer of ecological statistics. Sunderland, Sinauer Associates
- Gray JS (1997) Marine biodiversity: patterns, threats and conservation needs. *Biodivers. Conserv.* 6:153-175
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25(15):1965-1978
- Hirsch BT (2009) Seasonal Variation in the Diet of Ring-Tailed Coatis (*Nasua nasua*) in Iguazu, Argentina. *J. Mammal.* 90(1):136-143
- Hobbs RJ, Atkins L (1988) Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australian wheatbelt. *Australian J. Ecol.* 13:171-179

I3N-Brasil (2012) Base de dados I3N de espécies exóticas invasoras do Brasil. <http://i3n.institutohorus.org.br>. Accessed 10 January 2012

IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística] (2003). Folha SH 22 XC (Gravataí): Geomorfologia. ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/geomorfologia. Accessed 10 November 2011

IBGE [Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística] (2004). Folha SH 22 XC (Gravataí): Vegetação. ftp://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos/vegetação. Accessed 10 November 2011

Kim S-H, Han J, Chung D-J, Song Y-H (2008) Vegetation structure of natural populations of a honey plant, *Hovenia dulcis* var. *koreana* Nakai in Korea. Korean J. Apiculture 23(3):207-214

Leal CG, Câmara IG (2003) The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook. Island Press, Washington

Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. Ecol. Monographs 75: 435–450

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters 7:975-989

Lorenzi H (2003) Árvores exóticas no Brasil: madeireiras, ornamentais e aromáticas. Instituto Plantarum, Nova Odessa

Ludwig G, Aguiar LM, Rocha VJ (2005) Uma Avaliação da Dieta, da Área de Vida e das Estimativas Populacionais de *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) em um Fragmento Florestal no Norte do Estado do Paraná Neotrop. Primates 13(3):12-18

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M (2011) Cluster Analysis Extended Rousseeuw et al. R package version 1.14.1. <http://cran.r-project.org/package=cluster>. Accessed 02 January 2012

Mittermeier RA, Robles Gil P, Hoffmann M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, Da Fonseca GAB (2004) Hotspots Revisited. CEMEX, Mexico

Moles AT, Flores-Moreno H, Bonser SP, Warton DI, Helm A, Warman L, Eldridge DJ, Jurado E, Hemmings FA, Reich PB, Cavender-Bares J, Seabloom EW, Mayfield MM, Sheil D, Djietror JC, Peri PL, Enrico L, Cabido MR, Setterfield SA, Lehmann CER,

Thomson FJ (2012) Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *J. Ecol.* 100:116-127

Morales CL, Traveset A (2009) A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol. Letters* 12:716–728

Moser JM (1990) Solos. In: *Geografia do Brasil 2*. IBGE, Rio de Janeiro, pp 85-111

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonesca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2011) vegan: Community ecology package. R package version 2.0-2. <http://cran.r-project.org/package=vegan>. Accessed 02 January 2012

Olden JD, Poff N (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162:442–460

Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, Underwood EC, D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux J, Wettengel FWW, Hedao P, Kassem KR (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience* 51(11):933-938

Poulsen AD (1996) Species richness and density of ground herbs within a plot of lowland rain forest in north-west Borneo. *J. Trop. Ecol.* 12:177-190

Prata EMB, Assis MA, Joly CA (2011) Composição florística e estrutura da comunidade arbórea na transição da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas-Floresta Ombrófila Densa Submontana do Núcleo Picinguaba/PESM, Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotrop.* 11(2):285-299

Prober SM, Lunt ID (2009) Restoration of *Themeda australis* swards suppresses soil nitrate and enhances ecological resistance to invasion by exotic annuals. *Biol. Invasions* 11:171-181

R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org>. Accessed 10 November 2011

Ramakrishnan PS (1991) Ecology of biological invasion in the tropics. International Scientific Publications, New Delhi

Rejmanek M (1996) Species richness and resistance to invasions. In: Orians G, Drizo R, Cushman JH (eds) Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Springer Verlag, New York, pp 153-172

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142:1141-1153

Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Divers. Distrib.* 17(5):788-809

Rocha VJ, Aguiar LM, Silva-Pereira JE, Moro-Rios RF, Passos FC (2008) Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 25(4):594-600

Rodolfo AM, Cândido Jr JF, Temponi LV, Gregorini MZ (2008) *Citrus aurantium* L. (laranja-apepu) e *Hovenia dulcis* Thunb. (uva-do-japão): espécies exóticas invasoras da trilha do Poço Preto no Parque Nacional do Iguaçu, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Biocienc.* 6(supl. 1):16-18

Streck EV, Kampf N, Dalmolin RSD, Klamt E, Nascimento PC, Schneider P (2002) Solos do Rio Grande do Sul. UFRGS, Porto Alegre

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> Accessed 31 January 2012

Turner IM, Tan HTW, Chua KS (1996) Relationships between herb layer and canopy composition in a tropical rain forest successional mosaic in Singapore. *J. Trop. Ecol.* 12:843-851

Veblen TT, Veblen AT, Schlegel FM. (1979) Understorey patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forests in Chile. *J. Ecol.* 67:809-823

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro

- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, 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. Letters* 14:702-708
- Wandscheer A, Borella J, Bonatti LC, Pastorini LH (2011) Allelopathic activity of *Hovenia dulcis* Thunb. (Rhamnaceae) leaves and pseudofruits on the germination of *Lactuca sativa* L. (Asteraceae). *Acta Bot. Bras.* 25(1):25-30
- Whitmore TC (1991). Invasive woody plants in perhumid tropical climates. In: Ramakrishnan PS (ed) *Ecology of biological invasion in the tropics*. International Scientific Publications, New Delhi
- Whitmore TC (1996) A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In Swaine MD (ed) *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO, Paris, pp. 3-39
- Yun C, Lee B (2002) Vegetation structure of *Hovenia dulcis* community in South Korea. *Korean J. Ecol.* 25(1):33-39
- Zar JH (1996) *Biostatistical analysis*, 3rd edn. Prentice-Hall, New Jersey
- Zenni RD, Ziller SR (2011) An overview of invasive plants in Brazil. *Rev. Bras. Bot.* 34(3):431-446

Electronic Supplementary Materials

Online Resource 1 - Electronic Supplementary Material 1

Table 1 Families, species and abundance registered by treatment in an Atlantic Rain Forest area, southern Brazil.

Family	Species	Treatment	Control
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H. Rainer	1	0
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	2	5
Arecaceae	<i>Bactris setosa</i> Mart.	1	0
Arecaceae	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	151	100
Arecaceae	<i>Geonoma pohliana</i> Mart.	11	46
Arecaceae	<i>Geonoma schottiana</i> Mart.	0	2
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	1	0
Bignoniaceae	<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	2	0
Cardiopteridaceae	<i>Citronella paniculata</i> (Mart.) R.A. Howard	8	9
Celastraceae	<i>Maytenus cassineformis</i> Reissek	12	4
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	0	1
Clusiaceae	<i>Garcinia Gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	1	1
Euphorbiaceae	<i>Gymnanthes concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	2	11
Euphorbiaceae	<i>Pachystroma longifolium</i> (Nees) I.M. Johnst.	0	1
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania argutidens</i> Pax & K. Hoffm.	11	7
Euphorbiaceae	<i>Stillingia oppositifolia</i> Baill. ex Müll. Arg.	3	1
Fabaceae	<i>Abarema langsdorffii</i> Barneby & J.W. Grimes	0	1
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	49	75
Fabaceae	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	6	1
Lauraceae	<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	0	2
Lauraceae	<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) J.F. Macbr.	3	9
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	3	2
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	1	0
Lauraceae	<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.	42	33
Lauraceae	<i>Ocotea indecora</i> (Schott) Mez	0	4
Lauraceae	<i>Ocotea laxa</i> (Nees) Mez	7	7
Lauraceae	<i>Ocotea odorifera</i> Rohwer	1	0
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	7	4
Lauraceae	<i>Ocotea silvestris</i> Vattimo	3	3
Magnoliaceae	<i>Magnolia ovata</i> (A. St.-Hil.) Spreng.	16	18
Malvaceae	<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A. Robyns	1	1
Melastomataceae	<i>Leandra regnellii</i> (Triana) Cogn.	1	1
Melastomataceae	<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	0	1
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	6	3
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	22	14
Meliaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	12	6

Meliaceae	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	8	23
Meliaceae	<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	0	3
Meliaceae	<i>Trichilia pallens</i> C.DC.	17	35
Monimiaceae	<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	152	88
Moraceae	<i>Brosimum glaziovii</i> Taub.	1	17
Moraceae	<i>Ficus adhatodifolia</i> Schott ex Spreng.	1	0
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	0	2
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C. Burger et al.	15	40
Myristicaceae	<i>Virola bicuhyba</i> (Schott ex Spreng.) Warb.	5	5
Myrtaceae	<i>Calyptranthes grandifolia</i> O. Berg	2	3
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> Mart. ex O. Berg	3	1
Myrtaceae	<i>Eugenia ramboi</i> D. Legrand	0	2
Myrtaceae	<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	2	0
Myrtaceae	<i>Eugenia verticillata</i> (Velloso) Angely	1	2
Myrtaceae	<i>Marlierea eugenioioides</i> (D. Legrand & Kausel) D. Legrand	0	1
Myrtaceae	<i>Myrceugenia foveolata</i> (O. Berg) Sobral	1	1
Myrtaceae	<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O. Berg	0	26
Myrtaceae	<i>Myrcia aethusa</i> (Berg) N. Silveira	0	2
Myrtaceae	<i>Myrcia glabra</i> (O. Berg) D. Legrand	1	3
Myrtaceae	<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	6	5
Myrtaceae	<i>Myrciaria pliniodes</i> D. Legrand	2	9
Myrtaceae	<i>Neomitrantes cordifolia</i> (D. Legrand) D. Legrand	1	0
Myrtaceae	<i>Neomitrantes gemballae</i> (D. Legrand) D. Legrand	0	1
Nyctaginaceae	<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	39	44
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	1	1
Ochnaceae	<i>Ouratea parviflora</i> Engl.	1	2
Piperaceae	<i>Piper gaudichaudianum</i> Kunth	143	39
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	4	1
Primulaceae	<i>Myrsine hermogenesii</i> (Jung-Mend. & Bernacci) M.F.Freitas & Kin.-Gouv.	5	3
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	40	7
Rhamnaceae	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb. *	28	0
Rosaceae	<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	1	0
Rubiaceae	<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K. Schum.	0	4
Rubiaceae	<i>Faramea montevidensis</i> (Cham. & Schltld.) DC.	4	12
Rubiaceae	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	2	0
Rubiaceae	<i>Psychotria myriantha</i> Müll. Arg.	1	5
Rubiaceae	<i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg.	39	89
Rubiaceae	<i>Psychotria umbellata</i> Vell.	9	29
Rubiaceae	<i>Rudgea jasminoidea</i> (Cham.) Müll. Arg.	14	19
Rutaceae	<i>Citrus aurantium</i> L. *	0	8
Rutaceae	<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	20	112
Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	0	4

Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	1	2
Salicaceae	<i>Banara parviflora</i> (A. Gray) Benth.	0	5
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	20	8
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil. Eet al.) Hieron. ex Niederl.	4	2
Sapindaceae	<i>Matayba intermédia</i> Radlk.	29	26
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum inornatum</i> Mart.	13	15
Solanaceae	<i>Cestrum stipulatum</i> Vell.	2	1
Urticaceae	<i>Coussapoa microcarpa</i> (Schott) Rizzini	0	3

* Introduced species.

Online Resource 2 - Electronic Supplementary Material 2

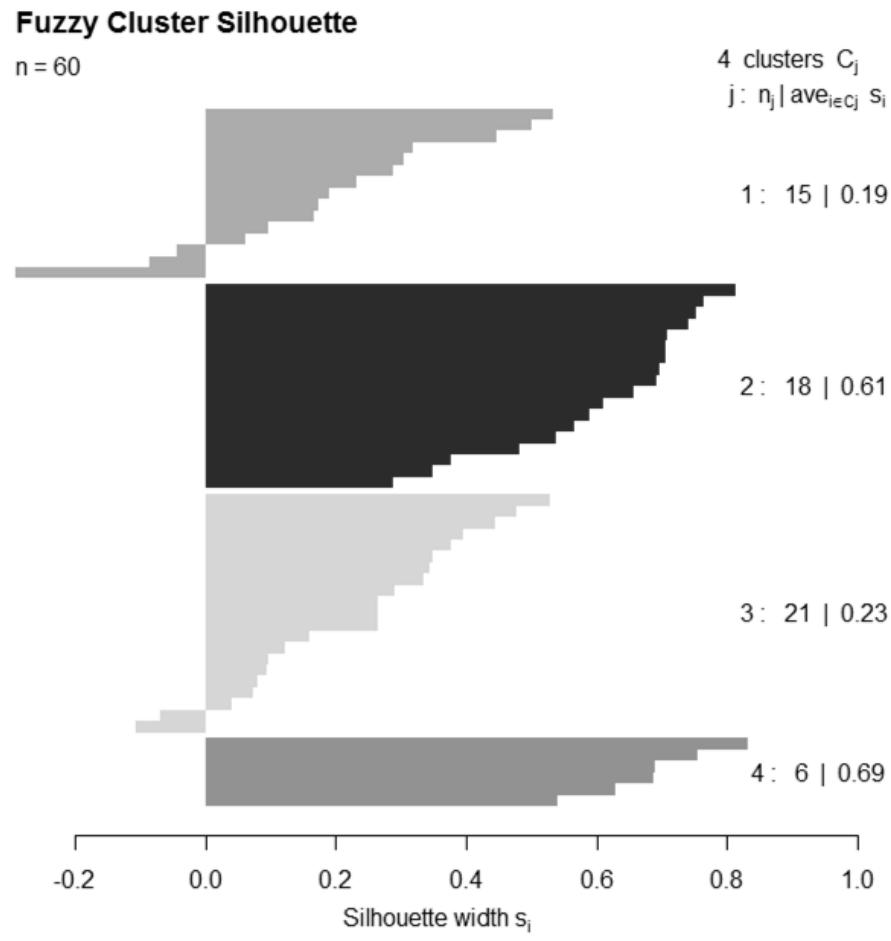


Fig. 1 Fuzzy cluster silhouette for four cluster partition.

Online Resource 3 - Electronic Supplementary Material 3

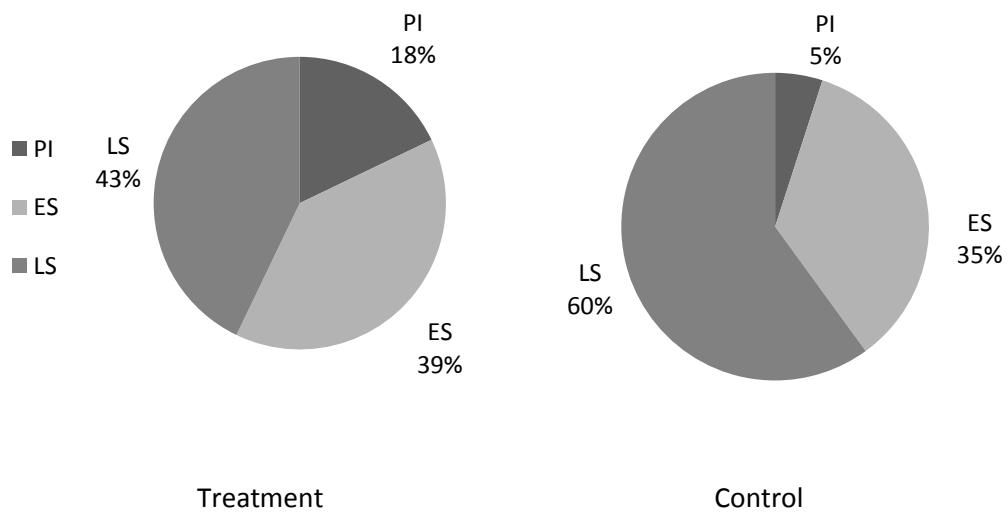


Fig. 2 Participation of individuals in ecological categories of succession by treatment.

Online Resource 4 - Electronic Supplementary Material 4

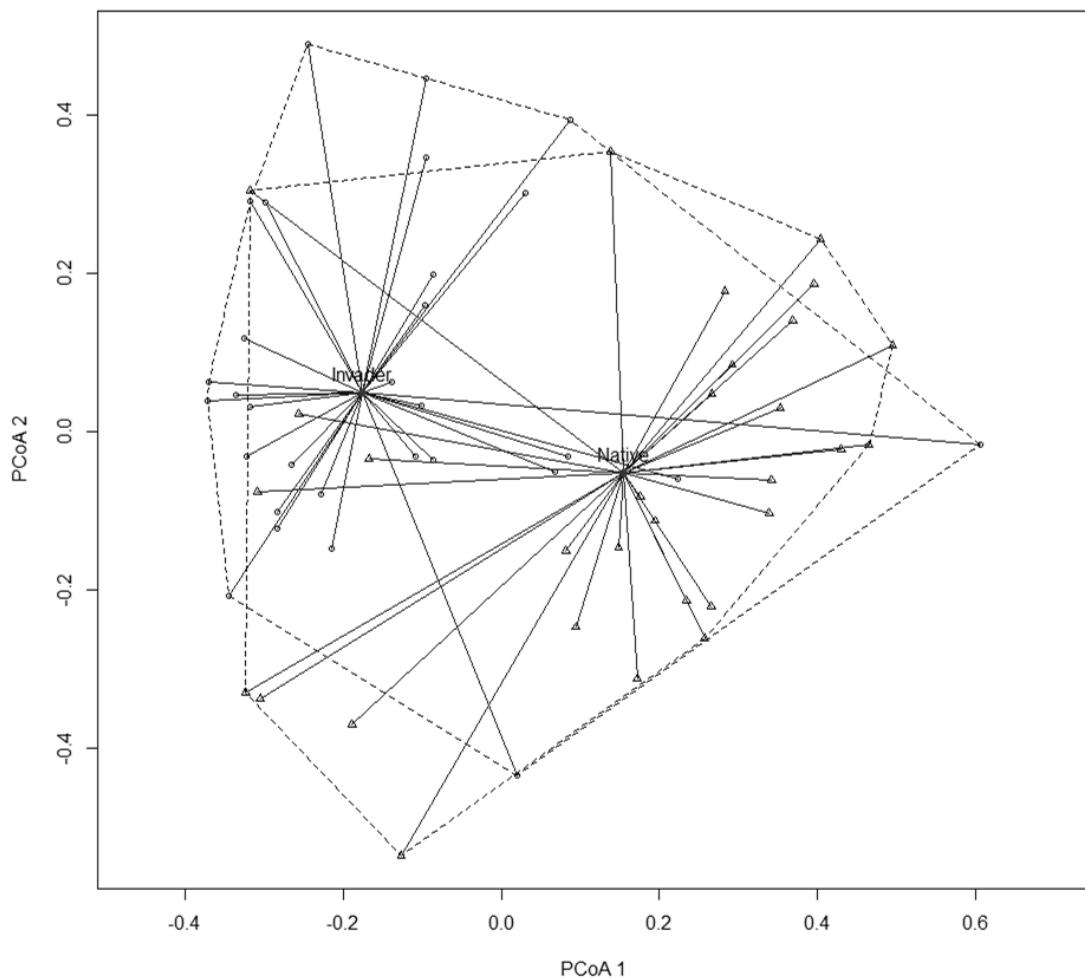


Fig. 3 Ordination by principal coordinates (PCoA) of distance to centroid for each treatment. These two axes explain 18.64% of variability.

Online Resource 5 - Electronic Supplementary Material 5

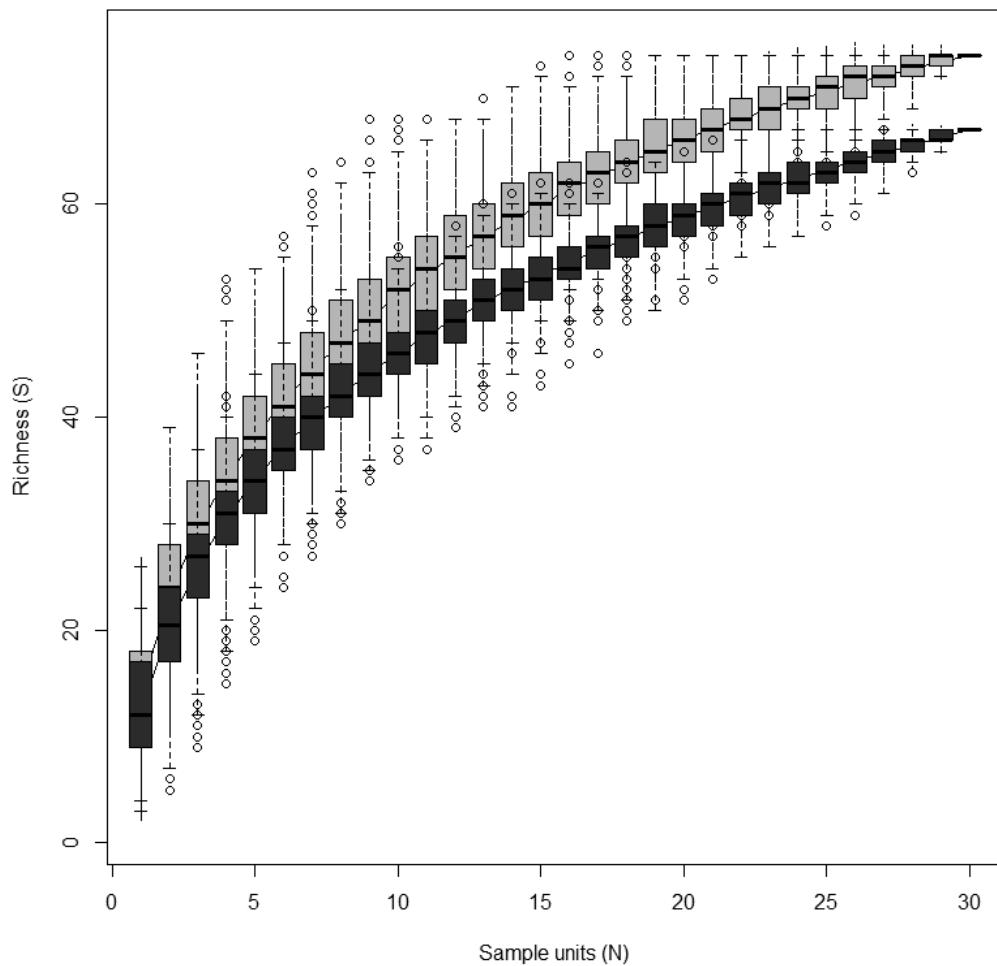


Fig. 4 Rarefaction curve for Control (light gray) and Treatment (dark gray).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados evidenciaram que *Hovenia dulcis* causa efeitos sobre a regeneração natural de espécies arbóreo-arbustivas na Floresta Atlântica submontana, na região considerada. A presença de indivíduos de *H. dulcis* alterou a composição de espécies e a diversidade beta. O microhabitat do sub-dossel de *H. dulcis* é menos favorável a algumas espécies esciófilas, alterando qualitativamente o processo de regeneração natural.

Embora evidenciem o efeito de *H. dulcis* na regeneração natural, nossos resultados não necessariamente se aplicam a outras formações florestais onde *H. dulcis* é reconhecida como invasora, sendo necessárias pesquisas para esta comprovação. Estudos em diferentes locais muitas vezes apresentam resultados contraditórios sobre os efeitos de espécies introduzidas sobre as espécies nativas (Levine et al. 2003, Ehrenfeld 2010, Vilà et al. 2011). Porém, como não temos como examinar cada situação separadamente, temos que continuar as pesquisas em busca de generalizações (Moles et al. 2012).

Considerando que erradicar as espécies introduzidas é um meta inatingível ou impraticável em muitos ecossistemas (Simberloff 1997, Hobbs et al. 2006, Davis et al. 2011), e possivelmente seja este o caso de *H. dulcis*, é preciso planejar as ações para lidar com os efeitos em longo prazo que esta espécie está incorporando ao ecossistema da Floresta Atlântica, em escala regional. Entre estes efeitos estão potenciais invasões por outras espécies introduzidas. Hábitats que já estão invadidos são suscetíveis à invasão ainda mais acentuada, e a presença de espécies introduzidas pode facilitar futuros invasores, por exemplo, alterando o regime de perturbação (Mack & D'Antonio 1998, Simberloff & Von Holle 1999, Brooks et al. 2004). Alterações no regime de

perturbação são apontadas por Moles et al. (2012) como um fator facilitador de invasão biológica mais importante do que as perturbações em si.

Pyšek et al. (2011) comentam que depois de algumas centenas de anos em um ecossistema, ambas as espécies - introduzidas e nativas residentes - terão tido tempo para se adaptarem às novas condições. Herbívoros locais, polinizadores, dispersores de sementes, predadores de sementes e patógenos possivelmente estarão interagindo com as espécies introduzidas, tornando-as parte de teias alimentares e outras redes ecológicas (Pyšek et al. 2011). Neste cenário, será possível a manutenção da estrutura e função dos ecossistemas recipientes? Será que *H. dulcis* promoverá no ecossistema recipiente serviços ambientais que compensem as modificações que promove? Neste sentido, é pertinente a discussão dos serviços ambientais oferecidos por *H. dulcis* à Floresta Atlântica. Durante o inverno, quando a maioria das espécies frutíferas não estão produzindo frutos, a fauna aumenta consideravelmente seu consumo de partes comestíveis dos eixos da infrutescência de *H. dulcis*. A incorporação da espécie invasora à dieta da mastofauna da Floresta Atlântica é relatada em estudos com as espécies: *Nasua nasua*, o coati (Hirsch 2009, Santos & Beisiegel 2006), *Cerdocyon thous*, o graxaim-do-mato (Facure et al. 2003, Rocha et al. 2008), *Allouatta guariba*, o bugio (Aguiar et al. 2003), *Cebus nigritus*, o mico-prego (Ludwig et al. 2005) e *Didelphis albiventris*, o gambá (Caceres & Monteiro-Filho 2001). Santos & Beisiegel (2006) e Rocha et al. (2008), que avaliaram também se os animais estavam atuando como dispersores, verificaram que as sementes são defecadas íntegras, reconhecendo *Nasua nasua* e *Cerdocyon thous* como dispersores legítimos de *H. dulcis*. Também, estudos com aves mostraram comportamento semelhante para as espécies: *Amazona aestiva*, o papagaio e *Myiopsitta monachus*, a caturrita (Fontanella 2009).

A arbórea invasora *H. dulcis* se dispersa através da maquinária florestal na comunidade residente, enquanto seus frutos são consumidos pela fauna. O que não se sabe é se em um ecossistema com inter-relações tão difusas, os efeitos da invasão biológica por *H. dulcis* não recairão, direta ou indiretamente, sobre outros elementos bióticos do ecossistema, além dos presentes no componente arbóreo-arbustivo regenerante.

Perspectivas nesta temática de pesquisa

Este estudo foi conduzido em uma área inserida em uma unidade de conservação, com pouca ou nenhuma perturbação antrópica recente. Sugere-se que estudo similar seja conduzido em áreas sob maior efeito de perturbações com objetivo de determinar se ocorre efeito sinérgico para o ecossistema decorrente da perturbação e estabelecimento de *H. dulcis* simultaneamente, alterando a dinâmica das comunidades vegetais da Floresta Atlântica ou, se mesmo nesta situação, a resistência biótica do ambiente é suficiente para controlar a invasão.

Concordamos com uma abordagem mais holística, como sugerido por Moles et al. (2012), avaliando várias informações de uma só vez. A coleta destas informações depende de trabalho integrando os campos da ecologia, através de uma abordagem evolutiva, taxonômica e funcional de populações e de comunidades.

Concordamos também com Speziale et al. (2012) no que tange a importância de, na América do Sul, promover-se a valoração das espécies nativas e divulgar os efeitos negativos das espécies introduzidas e invasoras, no âmbito educacional, cultural e político.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar L.M.; Reis N.R.; Ludwig G.; Rocha V.J. 2003. Dieta, área de vida, vocalizações e estimativas populacionais de *Alouatta guariba* em um remanescente florestal no norte do estado do Paraná. *Neotropical Primates* 11(2): 78-86.
- Brooks, M.L.; D'Antonio, C.M.; Richardson, D.M.; Grace, J.B.; Keeley, J.E.; DiTomaso, J.M.; Hobbs, R.J.; Pellatt, M.; Pyke, D. 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience* 54:677–688.
- Davis, M.; Chew, M.K.; Hobbs, R.J.; Lugo, A.E.; Ewel, J.J.; Vermeij, G.J.; Brown, J.H.; Rosenzweig, M.L.; Gardener, M.R.; Carroll, S.P.; Thompson, K.; Pickett, S.T.A.; Stromberg, J.C.; Del Tredici, P.; Suding, K.N.; Ehrenfeld, J.G.; Grime, J. P.; Mascaro, J.; Briggs, J.C. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474:153–154.
- Ehrenfeld J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41:59-80.
- Facure, K.G.; Giaretta, A.A.E.; Monteiro-Filho, E.L.A. 2003. Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67(4):503-511.
- Fontanella, A.; Coutinho, A.; Perry, C.; Rheinheimer, C.; Schneck, F.; Iob, G.; Mattei, G.; Silva, J.; Mahfus, J.; Tallini, K.; Amaral, K.F.; Vasconcelos, M.; Bergmann, M.; Langone, P.; Pereira, R.; Da Silva, R.R.V.; Ávila, T.; Soldatelli, V.F. G; Rodrigues, G.G.; Guerra, T.; Hartz, S.M. 2009. Diagnóstico ambiental da bacia

hidrográfica do rio da Ilha, Taquara, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira Biociências* 7(1):23-41.

Hirsch, B.T. 2009. Seasonal Variation in the Diet of Ring-Tailed Coatis (*Nasua nasua*) in Iguazu, Argentina. *Journal of Mammalogy* 90(1):136-143.

Hobbs, R.J.; Arico, S.; Aronson, J.; Baron, J.S.; Bridgewater, P.; Cramer, V.A.; Epstein, P.R.; Ewel, J.J.; Klink, C.A.; Lugo, A.E.; Norton, D.; Ojima, D.; Richardson, D.M.; Sanderson, E.W.; Valladares, F.; Vilà, M.; Zamora, R.; Zobel, M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15(1):1-7.

Levine, J.M.; Adler, P.B.; Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975–989.

Ludwig, G.; Aguiar, L.M.; Rocha, V.J. 2005. Uma Avaliação da Dieta, da Área de Vida e das Estimativas Populacionais de *Cebus nigritus* (Goldfuss, 1809) em um Fragmento Florestal no Norte do Estado do Paraná. *Neotropical Primates* 13(3):12-18.

Mack, M.C.; D'Antonio, C.M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends on Ecology and Evolution* 13(5):195-197.

Moles, A.T.; Flores-Moreno, H.; Bonser, S.P.; Warton, D.I.; Helm, A.; Warman, L.; Eldridge, D.J.; Jurado, E.; Hemmings, F.A.; Reich, P.B.; Cavender-Bares, J.; Seabloom, E.W.; Mayfield, M.M.; Sheil, D.; Djietror, J.C.; Peri, P.L.; Enrico, L.; Cabido, M.R.; Setterfield, S.A.; Lehmann, C.E.R.; Thomson, F.J. 2012. Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology* 100:116-127.

- Pyšek, P.; Jarosik, V.; Chytry, M.; Danihelka, J.; Kuhn, I.; Jergl, J.; Tichy, L.; Biesmeijer, J.C.; Ellis, W.N.; Kunin, W.E.; Settele, J. 2011. Successful invaders co-opt pollinators of native flora and accumulate insect pollinators with increasing residence time. *Ecological Monographs* 81:277–293.
- Rocha, V.J.; Aguiar, L.M.; Silva-Pereira, J.E.; Moro-Rios, R.F.; Passos, F.C. 2008. Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. *Revista Brasileira Zoologia* 25(4):594-600.
- Santos, V.A.S.; Beisiegel, B.M. 2006. A dieta de *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) no Parque Ecológico do Tietê, SP. *Revista Brasileira de Zoociências* 8(2):199-203.
- Simberloff, D. 1997. Eradication. In: D. Simberloff, D. C. Schmitz, and T. C. Brown (eds.) *Strangers in paradise*. Washington: Island, p. 221–228.
- Simberloff, D.; Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1:21-32.
- Speziale, K.; Lambertucci, S.; Carrete, M.; Tella, J. 2012. Dealing with non-native species: what makes the difference in South America? *Biological Invasions* 14(2):1-13.
- Vilà, M.; Espinar, J.L.; Hejda, M.; Hulme, P.E.; Jarošík, V.; Maron, J.L.; Schaffner, U.; Sun, Y.; Pyšek, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14:702-708.