

PATRÍCIA BARBOSA LIMA

HERBÁCEAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA:

REGENERAÇÃO NATURAL
EM UMA
CRONOSSEQUÊNCIA DE
ABANDONO AGRÍCOLA E
POTENCIAL INVASOR



RECIFE,
2016

PATRICIA BARBOSA LIMA

**HERBÁCEAS DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA:
REGENERAÇÃO NATURAL EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE
ABANDONO AGRÍCOLA E POTENCIAL INVASOR**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco – PPGB/UFRPE, como requisito para a obtenção do título de Doutora em Botânica.

ORIENTADORA: Prof^a. Dr^a. Carmen Silvia Zickel.

COORIENTADOR: Prof. Dr. Marcelo Tabarelli.

RECIFE, 2016

Ficha catalográfica

L732h Lima, Patrícia Barbosa.
Herbáceas da floresta Atlântica nordestina: regeneração natural em uma cronossequência de abandono agrícola e potencial invasor / Patrícia Barbosa Lima. -- Recife, 2016.
167f. : il.

Orientadora: Carmen Silvia Zickel.
Tese (Doutorado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Biologia, Recife, 2016.
Inclui referências, anexo(s) e apêndice(s).

1. Ambientes antrópicos. 2. Diversidade. 3. Ervas nativas. 4. Herbáceas invasoras. I. Zickel, Carmen Silvia, orientadora. II. Título

CDD 581

**HERBÁCEAS DA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA:
REGENERAÇÃO NATURAL EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA DE
ABANDONO AGRÍCOLA E POTENCIAL INVASOR**

PATRICIA BARBOSA LIMA

Tese defendida e _____ pela banca examinadora em 29 de Fevereiro de 2016

Presidente da Banca/Orientadora:

Profª Drª Carmen Silvia Zickel

Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

Examinadores:

Drª. Ana Carolina Borges Lins e Silva

Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE

Prof. Dr. Eduardo Bezerra de Almeida Júnior

Universidade Federal do Maranhão – UFMA – Titular

Prof. Dr. Kleber Andrade da Silva

Universidade Federal de Pernambuco – UFPE – Titular

Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal

Universidade Federal de Pernambuco – UFRPE – Titular

Profª Drª Elba Maria Nogueira Ferraz Ramos

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Pernambuco – IFPE – 1ª Suplente

Drª. Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos

Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFRPE – 2ª Suplente

Recife, 2016

“A vida é bela e breve como as gotas do orvalho, que por instantes aparecem e logo depois se dissipam aos primeiros raios solares do tempo...”

Augusto Cury

DEDICO

*Assim como na graduação e no mestrado, dedico minha tese e toda minha vida acadêmica,
primeiramente, a Deus...*

E, em segundo lugar, à minha família...

Sem essa “equipe” maravilhosa eu jamais teria chegado até aqui...

Mais uma vez meus pais foram um porto seguro... Os eternamente amados:

Maria Cleonice Barbosa Lima (D. Cléa) e Ivan Oliveira Lima (S. Ivan)...

Meu amado irmão, Thiago Barbosa Lima (Thi/Bolt), sempre comigo em tudo...

E uma pessoinha, a mais importante da minha vida...

Aquele que, aonde quer que eu vá, vai comigo em meus pensamentos e em meu coração...

Aquele que foi e é o maior estímulo para tudo o que eu faço e busco em minha vida...

Aquele que mudou completamente meu modo de enxergar o mundo e de viver...

Aquele que eu amo infinitamente...

O meu filhote:

Matheus Barbosa Lima de Albuquerque,

o meu eterno bebê.

AGRADECIMENTOS

Sempre é tempo para agradecer... por todos e por tudo!!!

E, primeiramente, agradeço a Deus por tudo o que Ele me proporcionou ao longo desses quatro anos de doutorado... Todas as experiências positivas e negativas, todas me ajudaram a me tornar essa profissional, essa estudante, essa amiga, essa filha, essa mãe... Enfim, essa pessoa que sou hoje... Até parece que foi ontem que pedi a Ele para me abençoar com a dádiva da aprovação na seleção do doutorado, e Ele foi fiel e até hoje é me permitindo a vitória de ser uma doutora, uma doutora de plantas... Termino aqui meu doutorado graças a Ele: Obrigada, muito obrigada meu Deus, nosso Deus!!!

À minha orientadora (comadre e amiga), Prof^a. Dr^a. Carmen Silvia Zickel, que desde quando entrei para a “Família LAFLEC” há alguns anos (não muitos, só quase 11 anos) vem me auxiliando a crescer profissionalmente e como ser humano também... Sempre me apoiando e me incentivando com muita paciência (muita paciência mesmo... rrsrrs), dedicação e respeito... Por todos os diálogos que me ajudaram a compreender um pouco mais do meu trabalho, quando tudo parecia perdido para mim... Muito obrigada pela amizade e por acreditar em mim sempre!

Ao meu co-orientador, Prof. Dr. Marcelo Tabarelli, pela co-orientação, por mediar o apoio logístico e financeiro para a realização das coletas de meus dados, pela paciência, pelos ensinamentos ecológicos e importantes sugestões para a construção deste estudo, pelas conversas ultrarrápidas, mas que são sempre densas e cheias de ideias e informações interessantes... enfim, obrigada por me aceitar como sua aluna...

Ao meu orientador no México, Prof. Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez, que com muita paciência, dedicação, carinho e felicidade me acolheu de braços abertos em um país novo, com língua diferente, com cultura diferente... seus ensinamentos repercutem até hoje em minha vida profissional e pessoal também, porque sei que, mais que um professor, eu tenho um amigo que sempre me receberá de braços abertos para desenvolver pesquisas ecológicas e crescer como cientista...

Aos membros da banca Prof^a. Dr^a. Ana Carolina Borges Lins e Silva, Prof. Dr. Eduardo Bezerra de Almeida Júnior, Prof^a. Dr^a. Elba Maria Nogueira Ferraz Ramos, Dr^a. Josiene Maria Falcão Fraga dos Santos, Prof. Dr. Kleber Andrade da Silva e Profa. Dra. Maria Jesus Nogueira Rodal, pelas importantes sugestões e contribuições – essenciais ao enriquecimento desta tese.

À Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de estudos do doutorado, imprescindível para a dedicação exclusiva e execução deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos do doutorado sanduíche no México, muito importante para meu crescimento como profissional e para o conhecimento de novas técnicas estatísticas usadas para analisar os meus dados.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGB) da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo apoio institucional para o desenvolvimento deste estudo, pela contribuição para o meu conhecimento científico e pela oportunidade de obtenção do título de Doutora.

Aos coordenadores e vice-coordenadoras do Programa de Pós-Graduação em Botânica Prof^a. Dr^a. Carmen Silvia Zickel, Prof. Dr. Reginaldo de Carvalho e a Prof^a. Dr^a. Ariadne do Nascimento Moura por todo apoio que nós estudantes necessitamos no decorrer de nossa vida acadêmica.

Ao corpo docente do PPGB (UFRPE) pela contribuição significativa na minha formação acadêmica.

Aos funcionários do PPGB (UFRPE) Kênia Freire (eterna Kênia Maria, é secretária, psicóloga, amiga, gente como a gente... srsrsr), Manasés Araújo (Seu Mano), Michelle, Karla por toda a ajuda, aconselhamento, conversas, risadas... enfim, tudo de bom ao longo desses quatro anos.

Aos responsáveis pela Usina Miriri Alimentos e Bioenergia por ceder a área para a realização deste estudo, refeição durante o período de coleta e, uma das principais peças para a execução deste estudo: o mateiro Val.

Ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) por disponibilizar o valioso carro, que nos conduzia por aquelas estradas inseridas no meio do canavial de Serra Grande... e também por me auxiliar com os dados do mapeamento da área de estudos.

À curadora do herbário visitado para a identificação das espécies, Dr^a. Rita Pereira... Também aos pesquisadores que conviveram muitos dias comigo naquele lugar congelante, mas cheio de conhecimento (o herbário Dárdano de Andrade Lima do Instituto Agrônomo de Pernambuco – IPA) me apoiando na identificação das plantas da Paraíba: Ana du Bocage, Alcina Viana, Fernando Galindo, Geiza e Olívia Cano. Jamais esquecerei as pausas para o cafezinho “pra acordar e esquentar” e os cafés-da-manhã reforçados antes de começar o trabalho. Em especial, agradeço à Olívia Cano por ter me ajudado fortemente na identificação

das espécies, se debruçando comigo sobre minhas plantinhas de maneira árdua e incessante, até o ponto máximo de reconhecimento taxonômico.

Ao Dr. Marcos Gabriel Figueiredo Mendes pelas aulas de obtenção de fotografias hemisféricas, muito importante para minhas análises.

Ao Prof. Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez e Prof. Dr. Edgar Alberto do Espírito Santo Silva, pelo grande auxílio nas análises estatísticas, se não fossem vocês o que seria dos meus dados?

A eterna “Família LAFLEC” – Angélica Ferreira, Carmen Zickel, Cássia Zuckel, Clarisse Ramos, Daniel Medeiros, Eduardo Almeida, Fátima Melo, Francisco Soares, Henrique Morais, Liliane Lima, Luciana Maranhão, Marcelino Simplício, Maria Claudjane, Renata Lima, Simone Lira, Tássia Pinheiro e Valdira Santos – pela amizade, irmandade, cumplicidade, lealdade, apoio, compreensão, respeito... Enfim, por todos os momentos que vivenciamos, por todas as vezes que vocês enxugaram minhas lágrimas (de alegria ou de tristeza) e pelo sentimento de união que faz esta família ser o que ela é, mesmo com todas as diferenças... E me autocitando, quero dizer que “cada um tem um lugarzinho especial no meu coração... Espero que possamos compartilhar muitos outros momentos juntos... Sem todos vocês, LAFLEC’ANOS, nada disso seria possível e por mais que eu agradeça, ainda assim será pouco... Muito obrigada por tudo!” (Lima, 2012)... rrsrrsrs...

Em especial, quero agradecer àqueles que compartilharam a “sofrência” de coletar minhas ervas naqueles vastos campos com infinitas plantas e com um sol para cada um em cima de nossas cabeças: Ana Carolina, Angélica Ferreira, Fabíola Barros, Gabriela Cunto, Júlia Caram, Liliane Lima, Rafaela Moura, Raydrich Rocha e Tássia Pinheiro, Tatiane Menezes, Thiago Esposito e Val (o grande mateiro que foi meu braço direito em muitos momentos)... Acredito que até hoje estaria inventariando minhas plantas se não fosse a ajuda de todos vocês: Muito obrigada por tudo!!!

Aos amigos da Botânica – Ana Maria, Andrêsa Alves, André Dias, Cristiane Paulino, Danielle Melo, Diego Nathan, Elhane Gomes, Gemima Melo, Hermes Machado, Joana D’arc, Juliana Andrade, Josiene Falcão, Juliana Santos, Juliana Severiano, Leidiana Lima, Leonardo Xavier, Luciana Nascimento, Luciana Oliveira, Maiara Barbosa, Maria Angélica, Micheline Kézia, Natália Real, Nísia Karine, Pedro Oliveira, Priscila Santos, Sarah Athie, Talita Meireli, Vanessa Araújo... Enfim, todos os estudantes da Botânica – pelos inúmeros momentos de descontração, trocas de conhecimento científico e por toda a amizade durante essa trajetória.

Aos amigos não botânicos, que sempre me deram força quando eu precisava e me fizeram sorrir quando meu estresse atacava: Adenilton Silva e Arnaldo Jr.

À turma de doutorado 2012.1 pela amizade, convivência e por todos os momentos que passamos juntos.

Aos amigos de ontem, hoje e sempre – Aerton Nepomuceno, Anderson Everton, Anelise Mota, Cecília França, Claudena Alcântara, Karina Mazzarotto, Luanna Ribeiro, Lilian Andressa, Maria das Dores, Natália Leal e Priscila Rafaela – por estarem ao meu lado sempre (mesmo que distantes fisicamente) e pelos diversos momentos de felicidade que passei e passo ao lado de cada um de vocês.

A Elaine Ribeiro, por toda amizade e todo o incentivo e apoio pré, durante e pós México... Sua amizade foi e é muito importante em minha vida.

Aos amigos conquistados durante o doutorado sanduíche no México: Auxiliadora Ferreira, Alejandro Hernández, Aline Tangerine, Camila Lucena, Carmen Figueredo, Carmen Galán, Daniela Tovilla, Emilia Carrara, Esther Aguiar, Francisco Espinosa, Gabriela Barrera, Giovanni Russildi, Glória Ponce, Jaime Santiago, José Miguel, Kari Pérez, Miriam José, Pili Gómez-Ruiz, Rafael Romero, Randall Blade, Sérgio Nicássio, Sofia Monroy, Valeska Martins, Víctor Arroyo-Rodríguez, Yashua Medina... Todos ustedes se han convertido en mi familia en México... Hasta el gato Bóris rrsrrsr... Siempre todos ustedes vivirán en el mi corazón...

À Família Barbosa, à Família Lima e à Família Martins por estarem ao meu lado sempre... E é como nunca canso de repetir e faço outra autocitação: “se eu pudesse escolher em que família nascer escolheria exatamente esta!” (Lima 2012).

E, por fim, à minha amada família: Maria Cleonice “mainha” e Ivan Lima “painho”, muito obrigada por todo amor, carinho, compreensão, dedicação, apoio, incentivo, confiança e por terem me ensinado tudo o que sei e me ajudado a ser o que sou hoje; meu irmão, Personal Trainer Thiago Lima, por todo amor, carinho, companheirismo, força e também por todos os momentos que passamos juntos até hoje; minha cunhada, Beatriz Oliveira, que já virou parte da família, por todos os momentos juntas; e à melhor metade de mim, meu maior e melhor presente, a razão do meu viver, meu amado filho Matheus Lima... Meu amor, sem você nada em minha vida teria sentido... Amo infinitamente todos vocês!

Enfim, a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a elaboração deste trabalho e àqueles que por ventura eu não tenha citado: meus sinceros agradecimentos.

SUMÁRIO

Lista de Tabelas.....	xi
Lista de Figuras.....	xii
Resumo Geral.....	xiii
Abstract.....	xiv
1. Introdução Geral.....	15
2. Revisão Bibliográfica.....	20
2.1 Florestas Secundárias Tropicais Úmidas : origem, caracterização, importância e o destaque para a floresta Atlântica brasileira.....	20
2.2 A Sucessão secundária nas Florestas Tropicais úmidas.....	23
2.3 Interação entre o estrato herbáceo e os fatores biológicos e ambientais.....	26
2.4 Espécies exóticas invasoras, uma ameaça à biodiversidade.....	28
3. Referências Bibliográficas.....	32
4. Manuscrito I: Resposta das plantas herbáceas à sucessão florestal: riqueza, diversidade e composição florística em uma cronosequência na floresta Atlântica Nordestina.....	41
Resumo.....	44
Introdução.....	46
Material e Métodos.....	48
Resultados.....	57
Discussão.....	60
Agradecimentos.....	64
Referências.....	64
Informações de suporte.....	81
5. Manuscrito II: Riqueza e densidade de ervas nativas e exóticas em uma cronosequência canavieira inserida na floresta Atlântica nordestina.....	98
Resumo.....	101
Introdução.....	102
Material e Métodos.....	104
Resultados.....	108
Discussão.....	111
Agradecimentos.....	116
Referências.....	116
Material Suplementar.....	135
6. Considerações Finais.....	140
7. Anexo: Normas das Revistas.....	143
Normas para autores – Journal of Ecology.....	144
Normas para autores – Biological Invasions.....	157

LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I

Tabela 1. Estimativas do parâmetro do modelo médio (β) e variância incondicional (UV) de seleção de modelos baseados na teoria da informação e inferência de modelos múltiplos para a riqueza de espécies (0D), o inverso da concentração de Simpson (2D), fator de equitabilidade (EF) e densidade de plantas herbáceas em florestas secundárias da floresta Atlântica brasileira, Paraíba, Brasil.....	72
Tabela S1. Análise de Componentes Principais (PCA) para as propriedades física e química do solo e dos atributos de disponibilidade de luz no sub-bosque.....	87
Tabela S2. Lista das espécies de ervas amostradas nos 15 sítios de floresta secundária e (FS) e nos 15 sítios de floresta madura (FM) do corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.....	88
Tabela S3. Espécies indicadoras de áreas de floresta secundária (FS) e de floresta madura (FM) no corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.....	93
Tabela S4. Resultados da seleção dos modelos baseados em informação teórica e inferência de modelos múltiplos para a diversidade e densidade da assembleia de ervas em sítios de florestas secundárias no corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.....	95

MANUSCRITO II

Tabela 1. Listagem das famílias e espécies de plantas exóticas registradas em dois tipos de ambientes (FM = Floresta madura; FS = Floresta secundária) de uma paisagem da floresta Atlântica do Nordeste do Brasil, com seus respectivos nomes populares.....	124
Tabela 2: Resultados das análises não-paramétricas Mann-Whitney (U) para verificar a diferença na riqueza e densidade médias das ervas nativas (N) e exóticas (E) nos sítios de floresta secundária (FS) e madura (FM).....	125
Tabela 3. Resultados gerados pela análise de Modelos Lineares Generalizados (GLMs), com suas respectivas estimativas, erro padrão, χ^2 e significância.....	126
Tabela S1. Lista das espécies de ervas amostradas nos 15 sítios de floresta secundária e (FS) e nos 15 sítios de floresta madura (FM) do corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.....	136

LISTA DE FIGURAS

MANUSCRITO I

- Figura 1.** A área de estudo localizada no Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú, inserido entre os municípios de Santa Rita, Sapé, Cruz do Espírito Santo, Capim e Rio Tinto, no estado da Paraíba, Brasil..... 73
- Figura 2.** Ordenação NMDS de 30 sítios localizados na paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú do nordeste brasileiro..... 74
- Figura 3.** Densidade relativa de ervas ($\log_{10} pi$) amostradas nas 15 áreas de floresta secundária (A) e 15 sítios de florestas maduras (B) no Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil..... 75
- Figura 4.** Trajetórias da cronosequência para a diversidade e densidade de ervas durante os primeiros 30 anos de regeneração em campos de plantio de cana-de-açúcar abandonados na floresta Atlântica brasileira..... 76
- Figura 5.** Variáveis preditoras incluídas no conjunto de modelos $\Delta AICc < 2$ ($\sum W_i$) para a riqueza de espécies (Riqueza), o inverso da concentração de Simpson (Simpson), a equitabilidade da comunidade (Equitatividade) e a densidade da assembleia de ervas (Densidade) em áreas de floresta secundária da floresta Atlântica brasileira..... 78
- Figura 6.** Diagrama de ordenação de Análise de Correspondência Canônica (CCA) para as espécies herbáceas registradas em áreas de floresta secundária da floresta Atlântica brasileira e suas relações com as características edáficas (SOLO), disponibilidade de luz no sub-bosque (LUZ), cobertura florestal circundante (CFC) e idade da cronosequência (IDADE)..... 79

MANUSCRITO II

- Figura 1** Gráfico de barras evidenciando o número de indivíduos das espécies exóticas (barras coloridas) por idade da cronosequência de abandono canavieiro em uma paisagem da floresta Atlântica nordestina, Brasil..... 130
- Figura 2.** Gráficos de contorno evidenciando as interações exibidas nos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) dos efeitos das plantas herbáceas exóticas sobre as plantas herbáceas nativas ao longo de uma cronosequência de 30 anos de abandono agrícola..... 132
- Figura 3.** Ordenação das 34 espécies herbáceas nativas ocorrentes na cronosequência de abandono agrícola através de uma Análise de Correspondência Canônica considerando quatro variáveis ambientais (Paisagem Pacatuba-Gargaú, Nordeste do Brasil) 133

RESUMO GERAL

LIMA, Patrícia Barbosa. Dra. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Fevereiro de 2016. Herbáceas da Floresta Atlântica Nordestina: Regeneração Natural em uma Cronossequência de Abandono Agrícola e Potencial Invasor. Carmen Silvia Zickel.

Áreas de floresta secundária em diferentes estádios sucessionais predominam na região tropical úmida e podem auxiliar na manutenção da biodiversidade. Estas florestas apresentam uma gradativa mudança nos meios biótico e abiótico no decorrer da sucessão florestal. A trajetória sucessional está bem descrita para a flora lenhosa, todavia estudos sobre as plantas herbáceas continuam defasados. Este trabalho foi dividido em dois manuscritos, que tiveram os objetivos de: 1) analisar a assembleia de herbáceas em uma cronossequência de 30 anos de abandono canavieiro, e comparar essas assembleias com as de sítios de florestas maduras, considerando também fatores ambientais (idade da cronossequência, cobertura florestal circundante, luminosidade no sub-bosque e características edáficas) que direcionam as respostas das ervas; e 2) compreender como herbáceas exóticas afetam a riqueza e a densidade de ervas florestais nativas dessa cronossequência. Para isso, foram selecionadas uma cronossequência de canaviais abandonados contendo 15 sítios de florestas secundárias (FS) (com idades variando de 4 até 30 anos de abandono) e 15 áreas de floresta madura (FM) na paisagem do corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú localizada dentro da floresta Atlântica da Paraíba. Em cada sítio foram estabelecidas nove parcelas de 5x5m, totalizando 270 parcelas, nas quais todas as ervas foram registradas. As plantas foram identificadas e posteriormente classificadas quanto à origem geográfica. Um NMDS foi realizado para verificar a diferença na composição florística entre os sítios de FS e FM, bem como, foi realizada uma análise de espécies indicadoras destes ambientes. Modelos Lineares Generalizados (GLMs) foram usados para testar: 1) o impacto da idade das áreas, das características de solo, da disponibilidade de luz e da cobertura florestal circundante sobre as características estruturais das ervas em FS; e 2) o impacto das ervas exóticas mais representativas sobre a flora nativas de FS. Registraram-se 42.966 indivíduos no total (sendo 32.915 e 10.615 indivíduos nativos e exóticos, respectivamente), em 67 espécies (59 nativas; seis exóticas; duas morfoespécies; 66% e 18% de espécies exclusivas em FS e FM, respectivamente). A densidade e a diversidade de ervas foram significativamente maiores em FS do que em FM, enquanto que a riqueza foi menor em FM e a equitabilidade não exibiu diferença significativa. Houve maior proporção de ervas nativas do que ervas exóticas em ambos os habitats. A composição florística foi distinta entre FS e FM, e foram observados 21 e 11 espécies indicadoras de FS e FM, respectivamente. A idade dos sítios foi positivamente relacionada à riqueza e diversidade de espécies, mas negativamente relacionada com a densidade de ervas. O avanço na sucessão influenciou positivamente a riqueza de nativas ao longo da cronossequência e minimizou o impacto negativo das únicas espécies invasoras *Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximum* sobre as nativas. E a cobertura florestal circundante foi também uma das principais variáveis que influenciou negativamente a riqueza e densidade de ervas da paisagem estudada. Por fim, este estudo mostrou que apesar de possuir espécies invasoras na cronossequência de abandono canavieiro, a paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú exibe uma rica, densa e diversa flora de ervas (nativas e exóticas), que segue os pressupostos da Hipótese do Distúrbio Intermediário e que é favorecida pelo incremento da resistência biótica associada às mudanças ambientais ao longo do avanço sucessional.

PALAVRAS-CHAVE: Ambientes antrópicos, Diversidade, Ervas nativas, Herbáceas invasoras.

ABSTRACT

LIMA, Patrícia Barbosa. Dra. Universidade Federal Rural de Pernambuco. February of 2016. Herbaceous Atlantic Forest Northeastern: Natural Regeneration in a Chronosequence Agricultural Abandonment and Potential Invasive. Carmen Silvia Zickel.

Secondary forest areas in different successional stages are predominantly found in tropical rainforest areas, and can help with biodiversity maintenance. These forests show gradual changes in biotic and abiotic environment throughout the forest succession. The successional trajectory is well described for woody flora. Nevertheless, studies on herbaceous plants are still lagging. This study was divided into two manuscripts, whose objectives were to: 1) analyze herbaceous assembly in a 30 years chronosequence of sugar cane abandonment, and compare these assemblage to mature forest sites, also considering environmental factors (chronosequence age, surrounding forest cover, understory light, and soil characteristics) that drive the herbs responses; and 2) understand how aliens herbaceous affect richness, and native forest herbs diversity of this chronosequence. In order to understand this, one sugar cane abandoned chronosequence was selected, containing 15 secondary forest sites (FS) (ages varying from 4 up to 30 years of abandonment), and 15 areas of mature forest (FM) in the Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú landscape, located inside of Paraíba Atlantic forest. In each site were established nine plots of 5x5m, in a total of 270 plots, which all herbs were registered. The plants were identified and posteriorly classified regarding their geographic origin. An NMDS was performed in order to verify difference in the floristic composition among FS and FM sites, as well as, an analysis of indicator species of those environments was performed. Generalized Linear Models (GLMs) were used to test: the impact of age areas, soil characteristics, availability of light, and surrounding forest cover on the structural characteristics of herbs in FS; and the impact of the more representative aliens herbs on native flora of FS. In a total, 42,966 individuals were registered (of this total 32,915 and 10,615 native and alien individuals, respectively), in 67 species (59 natives; 6 aliens herbs; 2 morphospecies; 66% and 18% of exclusive species in FS and FM, respectively). The density and the diversity of the herbs were significantly higher in FS than in FM, while the richness was lower in FM and the equability did not exhibit significant difference. There was more proportion of native herbs than aliens herbs in both habitats. The floristic composition was distinct between FS and FM, also were observed 21 and 11 indicative species of FS and FM, respectively. The sites age was positively related to richness and species diversity; however, negatively related to the herbs density. Successional progress influenced positively native richness throughout the chronosequence, and minimized negative impact of the only two invasive species *Digitaria insularis* and *Megathyrsus maximum* on native's species. Surrounding forest cover was also one of the mainly variants that negatively influenced richness and herbs density of the studied landscape. Finally, this study shows that despite the invasive species presence on the sugar cane abandoned chronosequence, the landscape Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú exhibits a dense, diverse, and rich flora of herbs (natives and alien), that are in agreement to the Intermediate Disturbance Hypothesis, and it is favored by the increment of biotic resistance associated to environmental changes along the successional progress.

Keywords: Antropic environments, Diversity, Invasive herbaceous, Native herbs.

INTRODUÇÃO GERAL

INFLORESCÊNCIA DE *EPIDENDRUM CINNABARIUM* SALZM. EX LINDL.

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

1. INTRODUÇÃO GERAL

As florestas secundárias estão se tornando cada vez mais predominantes na região tropical úmida (FAO, 2007; CHAZDON, 2014a), apresentando fortes tendências de crescimento e ocupação de muitos habitats em longo prazo (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; HANSEN et al. 2013), principalmente, por meio da conversão de áreas florestais em terras agrícolas posteriormente abandonadas (CHAZDON et al., 2007; 2009; WRIGHT, 2010; AIDE et al., 2013; HANSEN et al., 2013). No Brasil, pode-se destacar o intenso histórico de devastação da floresta Atlântica que culminou na atual quantidade de vegetação sob sucessão secundária (cerca de 40 %) (MORELLATO; HADDAD, 2000; RIBEIRO et al., 2009).

O incremento de áreas de florestas secundárias vem gerando uma discussão acerca da importância desses ambientes para a manutenção da biodiversidade (LAURANCE; PERES, 2006; MELO et al., 2013), sob três perspectivas distintas: 1) que estes novos sistemas podem servir de importantes refúgios para a recuperação da biodiversidade (GARDNER et al., 2009); 2) que florestas secundárias não são capazes de reter populações viáveis em longo prazo (GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007; GIBSON, L. et al. 2011); e 3) que a importância das florestas secundárias dependerá do contexto a ser analisado (VANDERMEER et al. 2010; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Mas, apesar disso, é consenso que é essencial o aprofundamento das pesquisas envolvendo as florestas secundárias, para que seja possível compreender o real funcionamento desses sistemas e propor medidas de recuperação e proteção destas áreas.

O estudo da vegetação secundária compreende a análise da regeneração florestal numa escala espacial/temporal, analisando-se uma sucessão de estádios distintos, nos quais ocorre uma recíproca mudança entre os fatores bióticos e abióticos ao longo do tempo (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2014a,b). Devido às divergências florísticas e estruturais encontradas ao longo das trajetórias sucessionais, concluiu-se que não existe um ponto clímax específico comum a todas as comunidades, como se acreditava (CHAZDON, 2008). Dessa forma, as teorias de não equilíbrio substituíram as teorias de equilíbrio (CHAZDON, 2013), fornecendo novos pontos de vista acerca da sucessão florestal como, por exemplo, a possibilidade de mais de uma trajetória sucessional para um mesmo tipo florestal ou região (WALKER et al., 2010; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

O entendimento atual da trajetória sucessional nas florestas secundárias tropicais úmidas é oriundo da grande contribuição dos estudos de cronossequência, provavelmente pela

maior facilidade de execução dessa abordagem em comparação com os recentes estudos dinâmicos, que demandam mais tempo para a sua concretização (CHAZDON et al., 2007; JOHNSON; MIYANISHI, 2008; WALKER et al., 2010; CHAZDON, 2013; 2014b).

As cronossequências constituem um grupo de sítios que possuem diferentes idades de abandono, semelhança no tipo de solo, no uso do solo, nas condições ambientais e também localizam-se na mesma zona climática (CHAZDON, 2013). Recentemente, tem sido sugerida a unificação das duas abordagens, que acredita-se ser complementar, como modo de se obter resultados mais completos sobre os padrões e processos envolvidos na sucessão, melhorando a diagnose das causas do atraso da sucessão e sugerindo tratamentos para superar as barreiras para a regeneração natural (CHAZDON et al., 2007; MAZA-VILLALOBOS; BAVANERA; MARTÍNEZ-RAMOS, 2011; CHAZDON, 2014b). Entretanto, a abordagem de cronossequência ainda é uma alternativa interessante e viável para a investigação das mudanças temporais na sucessão (CHAZDON, 2008; ZANINI et al., 2014), por apresentar vantagens como: a realização de levantamentos rápidos e menos dispendiosos; e a obtenção de dados em um número maior de sítios, dentro de um espectro maior de estágios sucessionais (JOHNSON; MIYANISHI, 2008; WALKER et al., 2010; CHAZDON, 2013; 2014b).

A literatura aponta que, ao longo da sucessão secundária, ocorre uma precoce recuperação da riqueza e densidade da vegetação, ao contrário do observado para a composição florística, que pode levar muitas décadas para se tornar semelhante àquela de floresta madura (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON et al., 2007; JOHNSON; MIYANISHI, 2008; RODRIGUES et al., 2009; CHAZDON, 2013, 2014a; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Tal mudança tem sido bem documentada na literatura para as arbóreas e pode ocorrer em virtude das características ambientais locais (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015), como por exemplo: a presença de vegetação florestal madura próxima (que serve como fonte de sementes para a recolonização de áreas perturbadas por espécies de áreas conservadas); a disponibilidade de luz no sub-bosque (que atua como um condicionante da presença de espécies tolerantes ou intolerantes à sombra); e o tipo de uso anterior do solo (que regula os níveis de fertilidade do solo, bem como de matéria orgânica e de outros atributos físicos do solo). Contudo, trabalhos avaliando o estrato herbáceo sob o aspecto sucessional ainda continuam defasados (COSTA; MAGNUSSON, 2002; BENÍTEZ-MALVIDO; MARTINEZ-RAMOS, 2003; MARASCHIN-SILVA; SCHERER; BAPTISTA, 2009; RIBEIRO et al., 2010).

As ervas constituem um grupo de espécies diversificado, abundante e ecologicamente importante nas florestas tropicais úmidas (RICHARDS, 1996). Usualmente, essas espécies

desenvolvem uma vasta variedade de estratégias de sobrevivência ou regeneração e são capazes de responder rapidamente às variações ambientais (ROBERTS; GILLIAN, 2003). Seus integrantes respondem de modo distinto aos fatores ambientais e biológicos (MARTIN, 1955; COSTA; MAGNUSSON, 2003; RIBEIRO et al., 2010), dessa forma é imprescindível a identificação e análise dos fatores que afetam esse estrato. Quando presentes em áreas recém-perturbadas, possuem elevada densidade de indivíduos. Com a reestruturação da vegetação lenhosa e conseqüente fechamento do dossel, tornam-se mais escassas na comunidade (RICHARDS, 1996; MOUNTFORD et al., 2006; MARASCHIN-SILVA; SCHERER; BAPTISTA, 2009; KELEMEN et al., 2012; LIMA, et al., 2015). Portanto, a distribuição das espécies de ervas é variável e dependente das características do habitat (KOZERA et al., 2009).

A mudança no uso do solo é um importante fator que pode promover a chegada e o estabelecimento de espécies exóticas em habitats perturbados (ROLIM et al., 2015), principalmente pelas atividades antrópicas (como por exemplo a agricultura e pecuária), que favorecem a migração de muitas espécies não nativas (ZALBA, 2005). Apesar da introdução de espécies exóticas ser responsável pelo incremento do número de espécies em uma comunidade ou até mesmo em uma região (DAVIS, 2009), é equivocado pensar que essa inserção possa contribuir para o aumento da biodiversidade, visto que a riqueza de espécies por si só não descreve a qualidade dos ecossistemas (ALYOKHIN, 2011). Em casos mais graves, estas espécies tornam-se invasoras, apresentando caráter agressivo e a formação de densa camada sobre o solo, que por sua vez inibem a regeneração das demais espécies (ROBERTS; GILLIAN, 2003) diminuindo a biodiversidade nativa (GILLIAN, 2007). Diante dessa problemática, as espécies invasoras são atualmente consideradas uma das mais graves ameaças mundiais à conservação da biodiversidade (ZENNI; ZILLER, 2011), perdendo apenas para a destruição de habitat causada pela exploração humana direta (ZILLER, 2001).

Portanto, compreender as respostas do estrato herbáceo às modificações físicas e biológicas desencadeadas pela secundarização florestal pode auxiliar a aprofundar o conhecimento desse grupo que contribui para a diversidade das florestas tropicais úmidas, bem como subsidiar o desenvolvimento de políticas públicas e ações conservacionistas eficientes para a floresta Atlântica brasileira ou mesmo para as demais florestas tropicais úmidas com histórico de perturbação semelhante. Diante disso, este estudo teve o objetivo de responder as seguintes questões: 1) Como a estrutura e a composição florística da assembleia herbácea respondem à trajetória sucessional de uma cronossequência de 30 anos de abandono canavieiro? 2) Como a atuação conjunta da idade da cronossequência, da cobertura florestal

circundante, da disponibilidade de luz no sub-bosque e das características edáficas interferem na estrutura das ervas? 3) como as plantas herbáceas exóticas afetam a riqueza e a densidade de ervas florestais nativas nas florestas secundárias e maduras? e 4) a ocorrência de espécies herbáceas invasoras pode estagnar a sucessão de herbáceas nativas da floresta atlântica nordestina?

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA



INFLORESCÊNCIA DE *RHYNCHOSPORA COMATA* (LINK) SCHULT.

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

➤ 2.1 *Florestas Secundárias Tropicais Úmidas: origem, caracterização, importância e o destaque para a floresta Atlântica brasileira*

A sucessão nas florestas secundárias tropicais úmidas se caracteriza por apresentar gradativa adição e substituição de espécies herbáceas, arbustivas e lenhosas no espaço e no tempo em associação às mudanças no meio físico (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Tais florestas são consideradas uma característica comum às paisagens tropicais (WRIGHT, 2005; FAO, 2007; CHAZDON, 2014a) e compreendem uma miríade de áreas regeneradas oriundas de terras agrícolas abandonadas, florestas desmatadas e habitats afetados por distúrbios naturais (CHAZDON et al., 2007, 2009; CHAZDON, 2013; BONGERS et al., 2015).

A susceptibilidade das áreas agrícolas ao abandono, muitas vezes, tem origem econômica, proveniente da improdutividade de solos para a agricultura e do êxodo da população humana das áreas rurais às urbanas em busca de melhores condições de vida (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006a; AIDE et al., 2013), resultando assim, em uma grande variedade de áreas florestais em regeneração natural sob distintas fases de sucessão florestal (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006a; AIDE et al., 2013; BONGERS et al., 2015). Como o desflorestamento continua aumentando e as áreas devastadas vêm sendo abandonadas, há uma tendência cada vez maior de crescimento na extensão das florestas secundárias em longo prazo (seja via regeneração natural, ou silvicultura) (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; HANSEN et al., 2013).

Em escala mundial, o Brasil tem apresentado menores taxas de perda de área florestal anual (HANSEN et al., 2013). Apesar da grande importância atribuída à floresta Atlântica como um dos principais *hotspots* tropicais para a conservação biológica (MYERS et al., 2000; MITTERMEIER et al., 2011), esse ecossistema continua sofrendo intensa devastação (RIBEIRO et al., 2009). Dentre os remanescentes que ainda persistem, Morellato e Haddad (2000) encontraram grande parte de sua vegetação organizada por formações secundárias em diferentes estágios sucessionais. Quase uma década após, um estudo realizado por Ribeiro et al. (2009) apontou que dentre 32 a 40% da vegetação da floresta Atlântica brasileira constitui-se de florestas secundárias ou de pequenos fragmentos perturbados. Quando se destaca a porção setentrional do Nordeste do Brasil (sub-região geográfica Pernambuco) pode-se

mensurar a presença de 12,1% da vegetação florestal original (RIBEIRO et al., 2009), nos quais grande parte encontra-se distribuída em remanescentes florestais circundados predominantemente por matrizes canavieiras (TABARELLI et al., 2010a), sendo esta região considerada o setor mais degradado de toda a floresta Atlântica (TABARELLI et al., 2010b).

Apesar dessa problemática ambiental, recentemente uma perspectiva mais amigável sobre a crescente ocupação de áreas secundárias nas paisagens tropicais úmidas vem ganhando força. Acredita-se que o gerenciamento adequado das florestas secundárias poderia servir como um reduto para a conservação da biodiversidade (MELO et al., 2013). Sendo assim, a recolonização e o crescimento de muitas plantas poderiam elevar as taxas de ganho das florestas e mitigar ou mesmo reverter a tendência atual da antropização e perda de hábitat (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006a). Entretanto, esta ideia continua controversa no meio científico, e vem gerando um forte debate acerca da valoração dessas áreas perturbadas (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006a,b; GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007; MARRIS, 2009; METZGER et al., 2009; NORDEN et al., 2009; VANDERMEER; PERFECTO; SCHELLHORN, 2010; GIBSON, et al., 2011; MELO et al., 2013; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Nesta discussão, alguns pesquisadores acreditam no potencial das florestas secundárias para auxiliar na manutenção da biodiversidade e no suprimento dos serviços ecossistêmicos (WRIGHT; MULLER-LANDAU, 2006a,b; MARRIS, 2009; NORDEN et al., 2009; MELO et al., 2013). Outros cientistas não acreditam nessa possibilidade (GARDNER et al., 2007; LAURANCE, 2007; GIBSON, et al., 2011), pois não há informações suficientes que comprovem que as áreas secundárias sejam capazes de manter populações viáveis em longo prazo, sendo os ambientes perturbados mais propensos à perda de espécies do que ambientes não perturbados (METZGER et al., 2009; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). E um terceiro grupo de estudiosos apoiam a ideia da persistência da biodiversidade ser variável e depender do contexto a ser avaliado, se a nível local ou regional, ou mesmo do grupo de espécies selecionadas para análise (VANDERMEER; PERFECTO; SCHELLHORN, 2010; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Entretanto, o ponto em comum nessa discussão é que se faz necessária a realização de uma quantidade maior de estudos abordando a temática das florestas secundárias, de forma que seja possível conhecer mais profundamente a composição de espécies e o funcionamento desses tipos florestais, para que então proposições sobre o papel das florestas secundárias de salvaguardar a biodiversidade possam ser construídas com maior robustez.

➤ 2.2 A Sucessão secundária nas Florestas Tropicais Úmidas

O termo regeneração é comumente utilizado para descrever o recrescimento pós-perturbação florestal em determinado espaço. Portanto, pode ser usado para referir-se ao recrescimento ou reestabelecimento de um indivíduo, de uma população, de um conjunto de espécies, de uma pequena mancha florestal, ou até mesmo de um estande, uma assembleia ou um ecossistema por inteiro (CHAZDON, 2014a). Assim, a regeneração é um processo que pode ser associado à assembleia de espécies que compõem um determinado ecossistema (CHAZDON, 2014a,b). Além disso, a regeneração ocorre por meio de diferentes estádios da sucessão, sendo a sucessão denominada como um processo de mudanças da comunidade ecológica em um hábitat recentemente formado (sucessão primária) ou seguido de uma perturbação que removeu a vegetação existente anteriormente (sucessão secundária

A sucessão envolve uma substituição gradual ou *turnover* de espécies e populações que se estabelecem durante estádios iniciais (por exemplo, espécies pioneiras) e, posteriormente, por aquelas que caracterizam estádios tardios (por exemplo, espécies de crescimento lento) (CHAZDON, 2013, 2014b). Sendo assim, dividir as trajetórias sucessionais em diferentes estádios ou fases é uma abordagem prática que permite a realização de estudos comparativos e a avaliação dos processos ecológicos que interferem na estrutura e composição de espécies da vegetação (CHAZDON, 2008, 2013, 2014b).

A sucessão de plantas lenhosas nas florestas secundárias tropicais é um exemplo de tema que ganhou grande repercussão e uma legião de pesquisadores no meio científico no último século (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON et al., 2007; CHAZDON, 2014b). Os primeiros estudiosos da sucessão acreditavam em uma sequência ordenada e progressiva de estágios que culminaria em um estágio clímax estável, sob um paradigma de equilíbrio da natureza, no qual os sistemas naturais sempre retornariam a um estado previsível e estável após a perturbação (CLEMETS, 1916; CHAZDON, 2014b). Com o decorrer do tempo, teorias de não-equilíbrio passaram a substituir a visão de equilíbrio, lançando novas perspectivas sobre o comportamento das mudanças sucessionais e das respostas às perturbações (CHAZDON, 2013). Nesse sentido, um mesmo tipo florestal ou região poderia apresentar variabilidade nos caminhos sucessionais após a perturbação (WAKER et al., 2010; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Essa variabilidade pode ser influenciada por diversos fatores, que regem a sequência e duração das fases sucessionais, tais como: o tipo, a duração e a frequência das perturbações; o uso anterior do solo; a disponibilidade de nutrientes no solo; a quantidade de luz que chega ao

sub-bosque; a proximidade de vegetação primária remanescente; o potencial de colonização das espécies; o desenvolvimento estrutural da floresta; além da história de vida e dos traços ecofisiológicos das espécies (CHAZDON, 2003, 2008, 2013, 2014b; CHAZDON et al., 2009; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Portanto, atualmente, está mais do que clara a existência de caminhos sucessionais divergentes, que podem promover ou retardar a sucessão secundária de várias comunidades. Entretanto, ainda se faz necessária a realização de mais estudos sob diferentes escalas (e.g. escalas regionais) e enfoques (e.g. funcionais e filogenéticos), que além do tempo, insiram também outros fatores ambientais e biológicos que auxiliem na explicação e/ou na previsão dessas divergências sucessionais (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

Grande parte das informações a respeito da sucessão florestal deriva de estudos de cronossequências, nas quais as mudanças temporais são inferidas através da investigação de um conjunto de sítios florestais localizados na mesma zona climática, possuindo distintas idades de perturbação ou abandono, todos sob a assunção de um uso histórico do solo comum e de interações ambientais similares nas áreas com idades semelhantes (CHAZDON et al., 2007; CHAZDON, 2013).

Este tipo de enfoque facilita a análise de um número maior de áreas em diversos estágios sucessionais em um curto intervalo de tempo (CHAZDON, 2013, 2014b). Entretanto, nas últimas décadas, tem-se observado a realização de estudos sobre a dinâmica em longo prazo, que realizam a mensuração direta das taxas de mudanças da comunidade para avaliar os fatores e mecanismos que direcionam a trajetória sucessional, partindo-se do pressuposto que este tipo de análise forneceria respostas mais plausíveis do que as apontadas pelas cronossequências (CHAZDON, et al., 2007; JOHNSON; MIYANISHI, 2008; WALKER et al., 2010). Sob esta perspectiva, poucos sítios podem ser avaliados, sendo necessário um maior investimento no intervalo de tempo para a obtenção e análise dos dados (podendo perdurar muitas décadas, atravessando gerações de pesquisadores), bem como, nos recursos logísticos e de mão-de-obra, o que muitas vezes dificulta ou inviabiliza este tipo de abordagem (JOHNSON; MIYANISHI, 2008; WALKER et al., 2010).

Diante desse conflito de abordagens e com o intuito de aprofundar e enriquecer o conhecimento dos padrões e processos envolvidos na mudança da vegetação, alguns pesquisadores vêm sugerindo a unificação das abordagens, de modo que seja possível a complementação de ambas tendências e que uma explicação mais robusta sobre a sucessão seja formulada (CHAZDON et al., 2007; MAZA-VILLALOBOS; BAVANERA; MARTÍNEZ-RAMOS, 2011).

De modo geral, na sucessão florestal observa-se um padrão de rápida recuperação da riqueza de espécies, da área basal e da densidade de indivíduos, mas de uma lenta resposta (que pode demorar desde muitas décadas até séculos) para a composição taxonômica de áreas secundárias tornar-se comparável a de sítios de florestas maduras (FINEGAN, 1996; GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; ROBERTS; GILLIAN, 2003; CHAZDON et al., 2007; JOHNSON; MIYANISHI, 2008; RODRIGUES et al., 2009; CHAZDON, 2013, 2014a; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

É reconhecido na literatura que as florestas secundárias em estágios iniciais de regeneração geralmente abrigam uma amostra da diversidade biológica existente nas florestas maduras (TABARELLI et al., 2009) e que muitas características do ambiente local podem atuar como agentes limitadores de dispersão e filtros ecológicos, afetando o perfil taxonômico e funcional de grupos vegetais, além de suas taxas de regeneração em consequência da alteração na dinâmica das espécies locais (ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Sob essa perspectiva, a regeneração natural irá acontecer mais rapidamente e terá uma composição maior de espécies maduras em áreas localizadas adjacentes a florestas maduras e em regiões onde a flora e a fauna estejam protegidas da colheita e da caça (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2002; CHAZDON et al., 2009), pois essa proximidade proporciona a entrada de propágulos (através da chuva de sementes) nas áreas alteradas (SEOANE et al., 2005).

No caso de ervas florestais, Kelemen et al. (2012) afirmam que a riqueza de espécies incrementa à medida que o tempo de regeneração de uma clareira aumenta, enquanto a densidade de indivíduos diminui ligeiramente, em virtude do contínuo fechamento do dossel, que passa a proporcionar um maior sombreamento local. Como a luz é considerada um fator limitante do sub-bosque da maioria das florestas tropicais úmidas (MONTGOMERY; CHAZDON, 2001), a composição de espécies também deve mudar de um conjunto de espécies intolerantes à sombra para um conjunto de espécies mais tolerantes à sombra ao longo da trajetória sucessional. Assim, o crescimento e mortalidade das espécies herbáceas são altamente sensíveis à variação da disponibilidade de luz abaixo das copas das árvores (CHAZDON 2014b).

Outra perspectiva sobre fatores que afetam à sucessão vegetal faz menção à influência do solo sobre a vegetação. A literatura aponta que a intensificação do uso do solo também pode reduzir a capacidade de resiliência das florestas tropicais úmidas secundárias, levando a uma potencial lentidão ou interrupção da sucessão, em virtude da degradação do solo superficial e da redução de sua fertilidade (CHAZDON et al., 2007; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Dependendo do uso anterior do solo, as florestas secundárias podem apresentar

restituição da estrutura física e dos níveis de fertilidade do solo, além do incremento na quantidade de matéria orgânica, todos de modo gradual no decorrer da sucessão (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2003, 2013; CHAZDON et al., 2009; DICKOW et al., 2009). Além disso, é reconhecido que espécies pioneiras podem melhorar as condições pedológicas, através da produção de grande quantidade de matéria orgânica, facilitando assim, o estabelecimento de espécies sucessionais tardias (DICKOW et al., 2009). Neste aspecto, a relação entre a distribuição das espécies e as condições edáficas indica a influência importante desse fator no componente herbáceo de áreas secundárias (MARASCHIN-SILVA; SCHERER; BAPTISTA, 2009).

Sendo assim, a composição, densidade e riqueza de espécies de uma comunidade sob diferentes estádios de sucessão está limitada a espécies que possuem as habilidades e as características necessárias para chegar a um local, se estabelecer e crescer sob determinadas condições ambientais (PETERSON; CARSON, 2008). Para compreender o processo de sucessão vegetal é preciso conhecer as características tanto fisiológicas (como a relação com nutrientes e a adaptação à perda da água,) quanto ecológicas (como habitats de ocorrência preferenciais, grupos ecológicos, formas de vida predominantes) das espécies presentes em cada estágio, assim como as condições abióticas do local (pretéritas e atuais) e as interações entre as distintas espécies (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001).

➤ *2.3 Interação entre o estrato herbáceo e os fatores biológicos e ambientais*

O estrato herbáceo das florestas tropicais é constituído por uma elevada riqueza e diversidade de espécies (RICHARDS, 1996; COSTA; MAGNUSSON, 2003; LIMA et al., 2015), sendo considerado um grupo importante por apresentar papel central para a manutenção da biodiversidade, bem como, para o funcionamento dos ecossistemas (ROBERTS, 2004). Embora, geralmente, em menor tamanho, esta assembleia contém o conjunto de plantas mais diverso, além de espacialmente e temporalmente dinâmico (CICUZZA et al., 2013), trazendo consigo um grande significado ecológico para a estrutura e função do ecossistema florestal que contradiz a sua pequena estatura física (ROBERTS; GILLIAM, 2003).

Apesar de ser extremamente diversificado, esse tipo de estrato abriga algumas das espécies mais sensíveis, ameaçadas e em perigo de extinção (ROBERTS; GILLIAM, 2003; PAIM et al., 2005). Segundo Roberts e Gilliam (2003), o estrato herbáceo compreende

espécies de plantas sensíveis, que respondem rapidamente aos fatores ambientais e biológicos, em comparação às lenhosas, apresentando grande variação na dinâmica de suas populações.

Os mecanismos de reprodução e sobrevivência exibidos por muitas herbáceas (como sobrevivência sob a forma vegetativa, rápido crescimento vegetativo, presença no banco de sementes do solo e dispersão via propágulos) podem auxiliar na sua habilidade de colonizar áreas afetadas por algum tipo de perturbação (ROBERTS; GILLIAN, 2003). Nos estádios pioneiros da sucessão secundária florestal, o componente herbáceo exerce importantes funções, entre as quais: promover a proteção do solo contra a erosão; manter as condições térmicas, luminosas e de umidade ao nível do solo; e atrair os animais (iniciando a retomada das interações planta-animal) (MARASCHIN-SILVA; SCHERER; BAPTISTA, 2009).

Em áreas abertas ou recentemente perturbadas, nota-se maior densidade de ervas, que tendem a desaparecer proporcionalmente com o fechamento do dossel, alcançando baixos níveis de densidade ou mesmo nenhum indivíduo herbáceo sob uma copa totalmente fechada (RICHARDS, 1996). A expansão do estrato herbáceo em virtude do incremento da luminosidade já tem sido relatada na literatura (MOUNTFORD et al., 2006; MARASCHIN-SILVA; SCHERER; BAPTISTA, 2009; KELEMEN et al., 2012; LIMA, et al., 2015). Isto porque já foi comprovado que muitas de suas espécies (espécies heliófitas) crescem melhor em áreas mais iluminadas do que em áreas mais sombreadas. Contudo, algumas espécies (espécies umbrófilas) podem ser prejudicadas com os elevados níveis de radiação solar devido à fotoinibição (FAHEY; PUETTMANN, 2008; KELEMEN et al., 2012). Áreas abertas são predominantemente caracterizadas por espécies herbáceas exigentes da luz e por um número limitado de espécies que podem ocorrer em ambientes alterados, ao passo que espécies que toleram a sombra e, conseqüentemente necessitam de uma umidade maior, ocorrem em locais onde os níveis de luminosidade estão em menor proporção (KELEMEN et al., 2012; LIMA et al., 2015). Além disso, segundo Smith (1987), as ervas dos sub-bosques tropicais úmidos dependem de aberturas na copa para crescerem e se reproduzirem.

Mesmo que a condição de luminosidade seja considerado o fator mais importante para a dinâmica da recolonização de ervas, segundo Kelemen et al. (2012), o papel das propriedades do solo não pode ser descartada. Pode-se observar que plantas herbáceas, assim como plântulas de lenhosas, são adaptadas à distribuição desigual de recursos do solo resultante de diversas perturbações (KELEMEN et al., 2012). Recentemente, o estudo de Lima et al. (2015) mostrou a importância das características edáficas (temperatura e umidade do solo) na composição florístico-estrutural das ervas de remanescentes de floresta Atlântica afetados pela fragmentação florestal. Neste estudo, pode-se observar a ocorrência de espécies

indicadoras de ambientes conservados (com solos mais úmidos e de temperaturas menores) e de ambientes perturbados (com solos mais secos e de temperaturas elevadas).

A distribuição de espécies de ervas também pode ser mediada pela probabilidade de sucesso de sua dispersão para habitats adequados, bem como, pelo sucesso na germinação das sementes alóctones e posterior estabelecimento e crescimento de suas plântulas (VERHEYEN e HERMY, 2001). O sucesso das ervas nessas etapas é diferenciada de acordo com as características do ambiente. Por exemplo, a ocorrência de algumas espécies herbáceas pode ser restrita a habitats queimados ou não queimados (ROBERTS; GILLIAN, 2003; RIBEIRO et al., 2010): 1) espécies encontradas em áreas que nunca foram queimadas são perenes, têm preferência por locais sombreados e reproduzem-se, principalmente, através de rizomas e bulbos superficiais; 2) espécies ocorrentes em ambientes queimados incluem grande parte das espécies que se reproduzem por sementes; e 3) as espécies comuns a ambos os sítios constituem tanto plantas que se reproduzem através de sementes quanto as que apresentam reprodução vegetativa (ROBERTS; GILLIAN, 2003).

Uma vez que as respostas das herbáceas às perturbações podem ser variáveis (MARTIN, 1955; COSTA e MAGNUSSON, 2003; RIBEIRO et al., 2010), torna-se essencial identificar quais os fatores influenciam as ervas em riqueza e densidade. Pois dessa forma, as mesmas podem ser consideradas indicadoras da qualidade ambiental (ZICKEL, 1995; LIMA, et al. 2015) e auxiliar na compreensão do funcionamento de uma porção importante da vegetação tropical úmida.

2.4. Espécies exóticas invasoras, uma ameaça à biodiversidade

A introdução de espécies exóticas em uma determinada região é atribuível às ações humanas deliberadas ou acidentais ocasionadas pela atividade da pecuária, da agricultura, da agrossilvicultura e de fins ornamentais (RICHARDSON et al., 2000; COSTA; MAGNUSSON, 2003; BEGGS et al., 2005; REASER et al., 2005; REJMANEK et al., 2005; ZILLER, 2006; ZISKA et al., 2011; PYSEK et al., 2012; ROJAS-SANDOVAL; ACEVEDO-RODRÍGUEZ, 2015). Essas espécies são também conhecidas como adventícias, alienígenas, introduzidas, não indígenas e não nativas, e, após a introdução, uma pequena porcentagem dessas espécies forma populações com autossustituição na nova região, que se sustentam ao longo de muitos ciclos de vida (sem a intervenção direta do homem), reproduzindo-se livremente próximo à planta mãe e passam a ser consideradas espécies naturalizadas (não-invasoras) (RICHARDSON et al., 2000; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011;

PYSEK et al., 2012; ROJAS-SANDOVAL; ACEVEDO-RODRÍGUEZ, 2015). A transformação de plantas exóticas para plantas estabelecidas envolve a interação de diferentes fatores bióticos e abióticos (superação de barreiras geográficas, ambientais e reprodutivas) e, enquanto permanecer como estabelecida, a espécie não necessariamente será uma ameaça aos ecossistemas naturais, seminaturais ou antrópicos (RICHARDSON et al., 2000; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011), pois uma espécie estabelecida pode sobreviver sem causar danos ao ecossistema por um período indeterminado (ZALBA 2005).

Dentro deste novo conjunto de plantas, outro subconjunto terá a capacidade de se espalhar ao longo de distâncias significativas dos locais de introdução, produzindo proles aptas à reprodução (em números relativamente grandes) e com capacidade de dispersão a distâncias consideráveis da planta mãe, evidenciando grande potencial de expansão em novas áreas e se transformando assim em espécies invasoras (RICHARDSON et al., 2000; CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011). Apenas a partir da etapa da mudança de naturalizada (não invasora) para invasora, as espécies exóticas podem começar a trazer consequências ecológicas ou econômicas detectáveis (RICHARDSON et al., 2000; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011). Nesse momento, pode-se afirmar que as espécies invasoras já superaram todas as barreiras fundamentais à dominação de um novo ambiente modificado pelo homem (inclui-se nesta etapa as barreiras para a dispersão e de cooperação com o ambiente biótico e abiótico) e logo dão início ao processo de substituição de populações nativas na nova região invadida (CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011).

Catford, Jansson e Nilsson (2009), em sua revisão sobre conceitos da Ecologia da Invasão, encontraram até seis fases diferentes do processo de invasão citados em literaturas especializadas: 1) transporte; 2) introdução; 3) colonização; 4) naturalização; 5) propagação; e 6) impacto. Segundo os autores, o número de estágios e suas definições variam nos estudos de invasão biológica e, portanto, isso impede muitas generalizações e comparações entre distintos estudos. O consenso para a maioria dos estudiosos é que apenas as espécies exóticas podem tornar-se invasoras (RICHARDSON et al., 2000; CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009; RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011). No entanto, algumas pesquisas apontam a presença de espécies nativas (indígenas) formando densos estandes monoespecíficos, muitas vezes, apresentando um comportamento de agressão semelhante às espécies invasoras ao diminuir a resistência do meio e elevar a capacidade de crescimento de sua própria população (VÁLERY; BOUCHARD; LEFEUVRE, 2004; PITELLI; PITELLI, 2009; VÁLERY et al., 2008, 2009;). Para estas espécies atribui-se o nome de ervas daninhas indígenas ou,

simplesmente, ervas daninhas (RICHARDSON et al., 2000; CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009). A diferenciação entre espécies nativas e exóticas, sob os mais distintos aspectos, e a consequente caracterização dos atributos fundamentais para se alcançar à invasão, carecem de mais informação e ainda permanece como um questionamento interessante, recorrente e urgente para a ecologia (VAN KLEUNEN et al., 2010).

A visão científica geral destaca que o estabelecimento de espécies não nativas inevitavelmente diminui a diversidade global (ALYOKHIN, 2011), em decorrência de seu caráter fortemente competidor, sobretudo em áreas perturbadas antropicamente (ROBERTS; GILLIAN, 2003; GILLIAN, 2007). Um claro exemplo disso seria o desempenho das espécies invasoras sobre a regeneração natural, que atuam escasseando a riqueza e a diversidade das espécies nativas (COSTA; MAGNUSSON, 2003; KELEMEN et al., 2012), modificando também a composição de espécies, a estrutura e a fisionomia das demais assembleias vegetais (ZILLER, 2006).

A forte concorrência exibida pelas plantas invasoras tem sido relatada na literatura, em virtude da sua agressividade e à formação de densa camada sobre o solo (ROBERTS; GILLIAN, 2003). Geralmente, essas plantas exibem características, tais como: elevada eficiência fotossintética e na obtenção dos nutrientes do solo; elevadas taxas de crescimento; tolerância ao desfolhamento e à herbivoria; alta capacidade de rebrota e regeneração; curto ciclo de vida; reprodução eficiente (sexuada e vegetativa); intensa produção de sementes; eficiente método de dispersão; e elevada habilidade germinativa (MATOS; PIVELLO, 2009).

De acordo com a hipótese da resistência biótica (ELTON, 1958), comunidades com maior riqueza de espécies são proporcionalmente mais resistentes às invasões. Tal concepção possui base no princípio de que, em comunidades ricas, os recursos e/ou nichos seriam amplamente usados, tornando-se indisponíveis para novas espécies colonizadoras (RICHARDSON; PYŠEK; CARLTON, 2011). Diferentemente dos ambientes antropizados, que apresentam maior quantidade de nichos vagos e, assim, podem ser colonizados rapidamente por espécies exóticas (REJMANEK et al., 2005). Além disso, o sucesso do táxon alienígena em um ambiente maduro requer que o mesmo vença a resistência imposta por uma categoria diferente de fatores (RICHARDSON et al., 2000). Por exemplo, o incremento na disponibilidade de recursos pode ocorrer sob uma variedade de escalas (espaciais e temporais, geralmente, associadas à perturbação antrópica ou natural), permitindo o crescimento da população de espécies invasoras e fornecendo as mesmas uma oportunidade de colonizar e, assim, poder redefinir a sucessão (CATFORD; JANSSON; NILSSON, 2009). Portanto, a manutenção de plantas nativas torna-se diretamente dependente da presença de grandes áreas

de florestas intactas, que conseguem manter a vegetação original e, assim, recolonizar as áreas degradadas (COSTA e MAGNUSSON, 2003).

Definir o limite que distingue espécies exóticas de naturalizadas e também de invasoras ainda é uma problemática (RICHARDSON et al., 2000; ROJAS-SANDOVAL; ACEVEDO-RODRÍGUEZ, 2015). Pode-se usar o critério (inevitavelmente arbitrário, mas prático) de distância da planta mãe: presença de prole reprodutiva a uma distância mínima de 100 m associada ao tempo de introdução de até 50 anos, para espécies dispersas independentemente do homem. No caso de espécies de plantas que exibem propagação vegetativa, exclusivamente, por rizomas, estolões ou caules rastejantes, pode-se incorporar uma taxa de crescimento de 2m/ano como forma consistente de se obter o poder de disseminação da espécie (RICHARDSON et al., 2000).

Portanto, é importante considerar que a avaliação da situação de uma espécie exótica invasora não pode ser feita tendo-se como base apenas o momento presente, pois há sempre uma tendência evolutiva de adaptação, estabelecimento e invasão, especialmente se a espécie em questão já tem um histórico de invasão em outro local (ZALBA; ZILLER, 2010).

Embora as espécies exóticas possam incrementar a diversidade de espécies em uma comunidade, de acordo com Alyokhin (2011), é uma simplificação equiparar isso com o aumento da biodiversidade, dos quais a riqueza de espécies é apenas um componente. Mesmo sendo fortemente reconhecida como uma das maiores ameaças à biodiversidade do planeta, a invasão biológica ainda constitui um fenômeno pouco compreendido (DISLICH; KISSER; PIVELLO, 2002; ZENNI e ZILLER, 2011), sobretudo as herbáceas invasoras. Então, além do reconhecimento sobre quais espécies são invasoras e onde elas estão invadindo, é necessária a proposição de medidas de mitigação dos impactos causados por estas espécies e da implementação de planos de manejo apropriados com o intuito de prevenir às invasões em outras áreas perturbadas e, principalmente, à chegada e estabelecimento dessas espécies invasoras em ambientes naturais conservados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS



FLOR DE *COMMELINA ERECTA* L.

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIDE, T.M.; CLARK, M.L.; GRAU, H.R.; LÓPEZ-CARR, D.; LEVY, M.A.; REDO, D.; BONILLA-MOHENO, M.; RINER, G.; ANDRADE-NÚÑEZ, M.J.; MUÑIZ, M. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). **Biotropica**. v. 45, p. 262–271. 2013.
- ALYOKHIN, A. Non-natives: put biodiversity at risk. **Nature**, n.475, p.36. 2011.
- ARROYO-RODRÍGUES, V.; MELO, F.P.L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; BONGERS, F.; CHAZDON, R.; L.; MEAVE, J.A.; NORDEN, N.; SANTOS, B.A.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M. Multiple successional pathways in humanmodified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. **Biological Reviews**. (No prelo). 2015.
- BEGGS, L.R.; PUETTMANN, K.J.; TUCKER, G.F. Vegetation response to alternative thinning treatments in young Douglas-fir stands. In: PETERSON, C.E.; MAGUIRE, D.A. (Eds.). **Balancing Ecosystem Values: Innovative Experiments for Sustainable Forestry** Proceedings of a Conference General Technical Report PNW-GTR-635, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 2005. p. 243–248.
- Benítez-Malvido, J.; Martínez-Ramos, M. Impact of Forest Fragmentation on Understory Plant Species Richness in Amazonia. **Conservation Biology**, v.17, n.2, p. 389-400. 2003.
- BONGERS, F.; CHAZDON, R.; POORTER, L.; PEÑA-CLAROS, M. The potential of secondary forests. **Science**. v. 348, n. 6235, p. 642. 2015.
- CATFORD, J.A.; JANSSON, R.; NILSSON, C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. **Diversity and Distributions**. v.15, p: 22–40. 2009.
- CHAZDON, R. L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**. v. 6, p. 51-71. 2003.
- CHAZDON, R. L. Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands. **Science**, v. 320, p. 1458-1460. 2008.
- CHAZDON, R.L. Tropical Forest Regeneration. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 7, p. 227-286. 2013.

- CHAZDON, R.L. Tropical forest dynamics and disturbance regimes. *Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation.* (ed R. L. Chazdon). **The University of Chicago Press**, Chicago. p. 73-93. 2014a.
- CHAZDON, R.L. Perceptions of tropical forests and natural regeneration. *Second Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation.* (ed R. L. Chazdon), **The University of Chicago Press**, Chicago. p. 1-11, 2014b.
- CHAZDON, R.L.; LETCHER S.G.; VAN BREUGEL, M.; MARTÍNEZ-RAMOS M.; BONGERS, F.; FINEGAN, B. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.* v. 362, p. 273–289. 2007.
- CHAZDON, R.L.; PERES, C.A.; DENT, D.; SHEIL, D.; LUGO, A.E.; LAMB, D.; STORK, N.E.; MILLER, S.E. The potential for species conservation in tropical secondary forests. **Conservation Biology**, v. 23, p. 1406–1417. 2009.
- CLEMENTS, F. E. **Plant Succession.** Carnegie Institution, Washington, D.C. 1916.
- CICUZZA, D.; KROMER, T.; POULSEN, A.D.; ABRAHAMCZYK, S.; DELHOTAL, T.; PIEDRA, H.M.; KESSLER, M. A transcontinental comparison of the diversity and composition of tropical forest understory herb assemblages. **Biodiversity and Conservation**, v.22, p.755–772, 2013.
- COSTA, F.; MAGNUSSON, W. Selective logging effects on abundance, diversity, and composition of tropical understory herbs. **Ecological Applications**, n.12, p.807–819. 2002.
- DAVIS, M. A. **Invasion biology.** Oxford: Oxford University Press. 2009.
- DICKOW, K.M.C.; MARQUES, R.; PINTO, C.B. Lixiviação de nutrientes da serapilheira recém depositada em sucessão ecológica na floresta Atlântica, litoral do Paraná. **Floresta**, v.39, n.1, p.145-156, 2009.
- DISLICH, R.; KISSER, N.; PIVELLO, V.R. A invasão de um fragmento florestal em São Paulo (SP) pela palmeira australiana *Archontophoenix cunninghamiana* H. Wendl. & Drude. **Revista Brasileira de Botânica**, v.25, n.1, p.55-64, 2002.
- ELTON, C.S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants.* Methuen, London. 1958.
- FAHEY, R.T.; PUETTMANN, K.J. Patterns in spatial extent of gap influence on understory plant communities. **Forest Ecology and Management**, v.255, p.2801- 2810, 2008.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). **State of the world's forests.** Rome, Italy. 2007.

- FINEGAN, B. Pattern and process in Neotropical secondary rain forest: The first 100 years of succession. **Trends in Ecology and Evolution**. v.11, p. 119-124. 1996.
- GARDNER, T.A.; BARLOW, J.; CHAZDON, R.; EWERS, R.M.; HARVEY, C.A.; PERES, C.A.; SODHI, N.S. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. **Ecology Letters**, v.12, p.561–582. 2009.
- GARDNER, T.A.; BARLOW, J.; PARRY, L.W.; PERES, C.A. Predicting the Uncertain Future of Tropical Forest Species in a Data Vacuum. **Biotropica**, n. 39, p. 25-30. 2007.
- GIBSON, L.; LEE, T.M.; KOH, L.P.; BROOK, B.W.; GARDNER, T.A.; BARLOW, J.; PERES, C.A.; BRADSHAW, C.J.A.; LAURANCE, W.F.; LOVEJOY, T.E.; SODHI, N.S. Corrigendum: Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. **Nature**, n. 478, p. 378-381. 2011.
- GILLIAN, F.S. The ecological significance of the herbaceous layer in Temperate Forest Ecosystems. **BioScience**, v.57, n.10, p.845-858, 2007.
- GUARIGUATA, M.R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: change in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**. n. 148, p. 185-206. 2001.
- HANSEN, M.C.; POTAPOV, P.V.; MOORE, R.; HANCHER, M.; TURUBANOVA, S.A.; TYUKAVINA, A.; THAU, D.; STEHMAN, S.V.; GOETZ, S.J.; LOVELAND, T.R.; KOMMAREDDY, A.; EGOROV, A.L.; CHINI, L.; JUSTICE, C.O.; TOWNSHEND, J.R.G. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. **Science**. n. 342, p. 850-853. 2013.
- JOHNSON, E.A.; MIYANISHI, K. Testing the assumptions of chronosequences in succession. **Ecology Letters**, v.11, n.5, p.419-431, 2008.
- KELEMEN, K.; MIHÓK, B.; GÁLHIDY, L.; STANDOVÁR, T. Dynamic response of herbaceous vegetation to gap opening in a Central European Beech Stand. **Silva Fennica**, v.46, n.1, p.53-65, 2012.
- KOZERA, C.; RODRIGUES, R.R.; DITTRICH, V.A.O. Composição florística do sub-bosque de uma Floresta Ombrófila Densa Montana, Morretes, Pr, Brasil. **Floresta**, v.39, n.2, p.323-334, 2009.
- LAURANCE, W.F. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? **Trends in Ecology and Evolution**. v. 22, p. 65-70, 2007.
- LAURANCE, W.F.; PERES, C.A. eds Emerging Threats to Tropical Forests. University of Chicago Press. 2006.

- LEVIN, P.S.; LEVIN, D.A. The real biodiversity crisis. **American Scientist**, v.90, p.6-8, 2001.
- LIMA, P.B.; LIMA, L.F.; SANTOS, B.A.; TABARELLI, M.; ZICKEL, C.S. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. **Biological Conservation**, v.191, p.588-595, 2015.
- MARASCHIN-SILVA, F.; SCHERER, A.; BAPTISTA, L.R.M. Diversidade e estrutura do componente herbáceo-subarbustivo em vegetação secundária de Floresta Atlântica no sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v.7, p. 53-65. 2009.
- MARRIS, E. Ecology: ragamuffin Earth. **Nature**, v.460, p.450-453, 2009.
- MARTIN, J.L. Observations on the origin and early development of a plant community following a forest fire. **The Forestry Chronicle**, v.31, n.2, p.154-161, 1955.
- MATOS, D.M.S.; PIVELLO, V.R. O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres - alguns casos brasileiros. **Ciência e Cultura**, v.61, n.1, p.27-30, 2009.
- MAZA-VILLALOBOS, S.; BALVANERA, P.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chrono sequence and Dynamic Approaches. **Biotropica**. v.43, p. 666–675. 2011.
- MELO, F.P.L.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; FAHRIG, L.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; TABARELLI, M. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. **Trends in Ecology & Evolution**. v.28, n.8, p.462-468, 2013.
- METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; DIXO, M.; BERNACCI, L.C.; RIBEIRO, M.C.; TEIXEIRA, A.M.G.; PARDINI, R. Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region. **Biological Conservation**. n. 142: p. 1166–1177. 2009.
- MITTERMEIER, R.A.; TURNER, W.R.; LARSEN, F.W.; BROOKS, T.M.; GASCON, C. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots. In: ZACHOS, F.E.; Habel, J.C. (Eds.). **Biodiversity Hotspots**, London: Springer Publishers. 2011. p. 3–22.
- MONTGOMERY, R.A.; CHAZDON, R. L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. **Ecology**. v.82, p. 2707-2718. 2001.
- MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**. v.32: p. 786-792, 2000.

- MOUNTFORD, E.P.; SAVILL, P.S.; BEBBER, D.P. Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. **Forestry**, v.79, p. 389–408. 2006.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**. n. 403, p. 853-845. 2000.
- NORDEN, N.; CHAZDON, R.L.; CHAO, A.; JIANG, Y.; VÍLCHEZ-ALVARADO, B. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. **Ecology Letters**. v. 12: p. 385–394. 2009.
- PAIM, G. F.; SANTIAGO, L.S.; FRANÇA-ROCHA, W. J. S.; VALE, R. M. C; OLIVEIRA, O. A.; RIBEIRO-JÚNIOR, E. Análise do meio biogeográfico de espécies ameaçadas de extinção (*Syngonanthus mucugensis* e *Laelia sincorana*) na Chapada Diamantina-BA. In: **Anais XII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Goiânia, Brasil**. 2005. p.3199-3206.
- PETERSON, C.J.; CARSON, W.P. Processes constraining woody species succession on abandoned pastures in the tropics: on the relevance of temperate models of succession. In: CARSON, W.P.; SCHNITZER, S.A. (Ed.). **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publishing. 2008. p.367-383.
- PITELLI, R.A.; PITELLI, R.L.C.M. Ecologia e manejo de invasões biológicas vegetais em ambientes naturais. In: BARBOSA, L.M. (Coord.). **Anais do III Simpósio sobre Recuperação de Áreas Degradadas**. São Paulo: Imprensa Oficial. 2009. p.199-204.
- PYSEK, P.; JAROSIK, V.; HULME, P.; PERGL, J.; HEJDA, M.; SCHAFFNER, U.; VILA, M. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. **Global Change Biology**. v. 18, p. 1725–1737. 2012.
- REASER, J.K.; GALINDO-LEAL, C.; ZILLER, S.R. Visitas indesejadas: a invasão de espécies exóticas. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I.G. (Eds.). **Mata Atlântica: biodiversidade, ameaças e perspectivas**. Belo Horizonte: Fundação SOS Mata Atlântica e Conservação Internacional. 2005. p.392-405.
- REJMANEK, M. Invasive plants: approaches and predictions. **Austral Ecology**, v. 25, p. 497–506. 2000.
- REJMANEK, M.; RICHARDSON, D.M.; HIGGINS, S.I.; PITCAIRN, M.J.; GROOTKOP, E. Ecology of invasive plants: state of the art. In: MOONEY, H.A.; MACK, R.N.M.C.; NEELY, J.A.; NEVILLE, L.E.; SCHEI, P.J.; WAAGE, J. (Eds.), **Invasive alien species: searching for solutions**. Washington: Island Press. 2005. p.104-161.

- RIBEIRO, M.C.; METZGER, J.P.; MARTENSEN, A.C.; PONZONI, F.J.; HIROTA, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**. n. 142, p. 1141–1153. 2009.
- RIBEIRO, M.B.; BRUNA, E.M.; MANTOVANI, W. Influence of post-clearing treatment on the recovery of herbaceous plant communities in Amazonian secondary forests. **Restor. Ecol.**, v.18, p.50-58, 2010.
- RICHARDS, P.W. **The tropical rain forest: an ecological study**. Cambridge: Cambridge University Press. 1996.
- RICHARDSON, D.M.; PYŠEK, P.; CARLTON, J.T. A Compendium of Essential Concepts and Terminology In Invasion Ecology. In: RICHARDSON, D.M. (Ed.). Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. 2011. p.409-420.
- RICHARDSON, D.M.; PYSEK, P.; REJMÁNEK, M.; BARBOUR, M.G.; PANETTA, F.D.; WEST, D.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions**. v.6, p. 93–107. 2000.
- ROBERTS, M.R. Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. **Canadian Journal of Botany**, v.82, p.1273-1283, 2004.
- ROBERTS, M.R.; GILLIAN, F.S. Response of the herbaceous layer to disturbance in eastern forests. In: GILLIAN, F.S.; ROBERTS, M.R. (Eds.). **The herbaceous layer in forests of Eastern North America**. Oxford, UK: University of Oxford Press. 2003. p. 302-322.
- RODRIGUES, R.R.; LIMA, R.A.F.; GANDOLFI, S.; NAVE, A.G. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. **Biological Conservation**, v.142, p.1242-1251, 2009.
- ROJAS-SANDOVAL, J.; ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P. Naturalization and invasion of alien plants in Puerto Rico and the Virgin Islands. **Biological Invasions**, v.17, p:149–163. 2015.
- ROLIM, R.G.; FERREIRA, P.M.A.; SCHNEIDER, A.A.; OVERBECK, G.E. How much do we know about distribution and ecology of naturalized and invasive alien plant species? A case study from subtropical southern Brazil. **Biological Invasions**, n.17, p.1497–1518. 2015.
- SEOANE, C.E.S.; KAGEYAMA, P.Y.; RIBEIRO, A.; MATIAS, R.; REIS, M.S.; BAWA, K.; SEBBENN, A.M. Efeitos da fragmentação florestal sobre a imigração de sementes e a estrutura genética temporal de populações de *Euterpe edulis* Mart. **Revista do Instituto Florestal**, v.17, n.1, p.25-43, 2005.

- SMITH, A.P. Respuestas de hierbas del sotobosque tropical a claros ocasionados por la caída de árboles. **Revista de Biología Tropical**, v.35, n.1, p.111-118, 1987.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A.V.; GIRÃO, L.C.; PERES, C.A.; LOPES, A.V. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in northeastern Brazil. **Conservation Biology**. n. 24, p. 1654–1663. 2010a.
- TABARELLI, M.; AGUIAR, A.V.; MILTON, R.; METZGER, J.P.; PERES, C. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic forest: lessons from aging human-modified landscapes. **Biological Conservation**. n. 143, p. 2328–2340. 2010b.
- TABARELLI, M.; PINTO, S.R.; LEAL, I.R. Floresta Atlântica nordestina: fragmentação, degeneração e conservação. **Ciência Hoje**, v.44, p.36-41, 2009.
- VALÉRY, L.; BOUCHARD, V.; LEFEUVRE, J.C. Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. **Wetlands**, v.24, n.2, p: 268-276. 2004.
- VALÉRY, L.; FRITZ, H.; LEFEUVRE, J.C.; SIMBERLOFF, D. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. **Biological Invasions**, v.10, p.1345–1351.2008.
- VALÉRY, L.; FRITZ, H.; LEFEUVRE, J.C.; SIMBERLOFF, D. Invasive species can also be native... **Trends in Ecology and Evolution**, v.24, n.11, p: 585. 2009.
- VANDERMEER, J.; PERFECTO I.; SCHELLHORN, N. Propagating sinks, ephemeral sources and percolating mosaics: conservation in landscapes. **Landscape Ecology**. n. 25, p. 509–518. 2010.
- VAN KLEUNEN, M.; DAWSON, W.; SCHLAEPFER, D.; JESCHKE, J.M.; FISCHER, M. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. **Ecology Letters**. v.13, p: 947–958. 2010.
- VERHEYEN, K.; HERMY, M. An integrated analysis of the spatio-temporal colonization patterns of forest plant species in a mixed deciduous forest. **Journal of Vegetation Science**, v.12, p.567–578, 2001.
- WALKER, L.R.; WARDLE, D.A.; BARDGETT, R.D.; CLARKSON, B.D. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**. n. 98, p. 725–736. 2010.
- WRIGHT, S.J. The future of tropical forests. **Annals of the New York Academy of Sciences**, n.1195, p.1-27. 2010
- WRIGHT, S.J. Tropical forests in a changing environment. **Trends in Ecology and Evolution**. n. 20, p. 553–560. 2005.

- WRIGHT, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C. The future of tropical forest species. **Biotropica**. n. 38, p. 287–301. 2006a.
- WRIGHT, S.J.; MULLER-LANDAU, H.C. The Uncertain Future of Tropical Forest Species. **Biotropica**. n. 38, p. 443-445. 2006b.
- ZALBA, S.M. El manejo científico. Um terreno común para La investigación de áreas protegidas y El conocimiento local. **Revista de La Administración de Parques Nacionales**, v.2, n.2, p.41-43, 2005.
- ZALBA, S.M.; ZILLER, S.R. Introdução às invasões biológicas: conceitos e definições. In: MATTEWS, S. GiSpAmerica (Programa Global de Espécies Invasoras). p. 4-11. 2010.
- ZANINI, K.J.; BERGAMIN, R.S.; MACHADO, R.E.; PILLAR, V.D.; MULLER, S.C. Atlantic rain forest recovery: successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. **Journal of Vegetation Science**, v.25, p.1056–1068. 2014.
- ZENNI, R.D.; ZILLER, S.R. An overview of invasive plants in Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.34, n.3, p.431-446, 2011.
- ZICKEL, C.S. **Fitossociologia e dinâmica do estrato herbáceo de dois fragmentos florestais do estado de São Paulo**. 125 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 1995.
- ZILLER, R.S. Espécies exóticas da flora invasoras em unidades de conservação. In: CAMPOS, J.B.; TOSSULINO, M.G.P.; MÜLLER, C.R.C. (Orgs). **Unidades de conservação: Ações para valorização da biodiversidade**. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná. 2006. p.34-52.
- ZILLER, S.R. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. Instituto para o Desenvolvimento de Energias Alternativas e da Auto-sustentabilidade (Ideas) PR. **Ciência Hoje**, v.30, n.178, p.77-79, 2001.
- ZISKA, L.H.; BLUMENTHAL, D.M.; RUNION, G.B.; HUNT, E.R.; DIAS-SOLTERO, H. Invasive species and climate change: an agronomic perspective. *Clim. Chang.*, 105: 13-42, 2011.

MANUSCRITO I



INFLORESCÊNCIA DE *RHYNCHOSPORA CEPHALOTES* (LINK) SCHULT

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

4. MANUSCRITO I

Patrícia Barbosa Lima, Víctor Arroyo-Rodríguez, Marcelo Tabarelli,
Carmen Silvia Zickel

**RESPOSTA DAS PLANTAS HERBÁCEAS À SUCESSÃO FLORESTAL: RIQUEZA,
DIVERSIDADE E COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA NA
FLORESTA ATLÂNTICA BRASILEIRA**

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO:

JOURNAL OF ECOLOGY



1 **Resposta das plantas herbáceas à sucessão florestal: riqueza, diversidade e composição**
2 **florística em uma cronossequência na floresta Atlântica brasileira**

3

4 Patrícia B. Lima^{1*}, Víctor Arroyo-Rodríguez², Marcelo Tabarelli³, Carmen S. Zickel⁴

5

6 ¹ Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal
7 Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900,
8 Pernambuco, Brasil.

9 ² Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México,
10 Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia
11 58190, Michoacán, México.

12 ³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor 17
13 Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil.

14 ⁴ Departamento de Biologia, Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco,
15 Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.

16 *Autor para correspondência: E-mail: patriciablina@gmail.com

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

1 **Resumo**

2

3 1. A expansão das florestas secundárias (FS) tropicais úmidas originou um forte debate sobre
4 o seu papel na manutenção da biodiversidade em paisagens antrópicas. Este tópico tem
5 principal enfoque nas árvores e limite na compreensão da dinâmica de um grupo também
6 importante em riqueza de espécies, como as herbáceas em FS.

7 2. Uma cronossequência foi usada para avaliar a estrutura e composição das ervas entre 15
8 áreas de FS (com idades de 4 a 30 anos de abandono) e 15 áreas de floresta madura (FM) em
9 uma paisagem da floresta Atlântica Nordeste. Em cada área foram estabelecidas nove
10 parcelas de 5x5m (270 parcelas em toda amostragem). Foram calculados e comparados
11 valores de riqueza, diversidade, densidade e equitabilidade. A composição florística foi
12 analisada com uma NMDS. Realizou-se uma análise de espécies indicadoras. E a relação
13 entre a idade dos sítios sobre a estrutura das ervas foi verificada separadamente e em conjunto
14 com características edáficas, luminosas e de cobertura florestal circundante (CFC).

15 3. Registraram-se 42.966 indivíduos, em 67 espécies (44 e 12 espécies exclusivas em FS e
16 FM, respectivamente). A densidade, a riqueza e a diversidade de ervas foram
17 significativamente maiores em FS do que em FM. A composição florística foi diferentes em
18 ambos ambientes e foram encontradas 21 e 11 espécies indicadoras em FS e FM,
19 respectivamente. O avanço da idade dos sítios de FS foi positivamente relacionado à riqueza e
20 diversidade de espécies, mas negativamente relacionada com a densidade de ervas. Enquanto
21 a CFC foi negativamente relacionada à riqueza e densidade de ervas. E a luz e o solo não se
22 mostraram como bons preditores das ervas na paisagem.

23 *Síntese.* Os resultados deste estudo indicam que a assembleia de ervas em FS pode contribuir
24 para a manutenção da biodiversidade, devido sua elevada riqueza. Além disso, as ervas
25 provavelmente respondem como na hipótese do Distúrbio Intermediário, visto a baixa
26 diversidade em sítios recém-perturbados e maduros, e a relação positiva da

1 riqueza/diversidade com o avanço sucessional. Apesar das herbáceas responderem
2 rapidamente às modificações ambientais, 30 anos de abandono não foram suficientes para que
3 a composição florística de ervas na FS e FM se tornassem semelhantes.

4

5 **Palavras-chave:** Canaviais abandonados, Crise da Biodiversidade, Ervas florestais, Floresta
6 Tropical secundária, Regeneração natural, Sucessão secundária.

7

8

9

10

11

12

13

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

1 **Introdução**

2

3 As florestas tropicais úmidas, apesar de abrigarem grande parte da biodiversidade
4 terrestre e promover importantes serviços ecossistêmicos (Gardner *et al.* 2009; Wright 2010),
5 continuam experimentando um cenário de perda de áreas maduras sob taxas alarmantes
6 (Laurance & Peres 2006; Hansen *et al.* 2013), grande parte em decorrência de atividades
7 antropogênicas associadas à agricultura e ao pastejo (Wright 2010; Aide *et al.* 2013).
8 Entretanto, destaca-se o incremento na extensão de áreas de florestas regenerantes, em virtude
9 do abandono de solos que se tornaram marginais à agricultura e da migração da população
10 humana da zona rural à urbana (Wright 2010; Aide *et al.* 2013; Hansen *et al.* 2013).

11 Atualmente, as florestas secundárias (FS) são consideradas uma característica
12 predominante da cobertura florestal dos trópicos (Chazdon 2014a) e tornaram-se uma
13 esperança para o futuro da biodiversidade (Wright & Muller-Landau 2006a). Essa visão mais
14 favorável tem sido alvo de um vigoroso debate no meio científico, no qual por um lado
15 acredita-se que as FS possam ser promissoras para o papel da manutenção da biodiversidade
16 (Wright & Muller-Landau 2006a, b; Chazdon *et al.* 2009; Melo *et al.* 2013); mas por outro
17 não existem evidências suficientes que apontem um substituto para as florestas primárias no
18 papel de salvaguardar a biodiversidade (Gardner *et al.* 2007; Laurance 2007; Gibson *et al.*
19 2011).

20 A necessidade de avaliar até que ponto os ecossistemas regenerantes sustentam a
21 biodiversidade e como ocorrem as mudanças nas comunidades ao longo da sucessão
22 tornaram-se estímulos para inúmeros pesquisadores, que em sua maioria analisam
23 cronossequências (Chazdon *et al.* 2007; Walker *et al.* 2010; Chazdon 2013, 2014b). Uma
24 cronossequência integra um conjunto de sítios com distintas idades de abandono, mas com
25 semelhança nas condições ambientais, no tipo de solo e no uso do mesmo, além da
26 localização em uma mesma zona climática (Chazdon 2013). Neste tipo de abordagem

1 metodológica se obtém dados de um número maior de sítios, sob uma ampla variação de
2 estágios sucessionais, de maneira rápida e menos dispendiosa do que os estudos de dinâmica
3 da vegetação em longo prazo (Johnson & Miyanishi 2008; Walker *et al.* 2010; Chazdon 2013,
4 2014b). Diante disso, a substituição do tempo pelo espaço torna-se uma alternativa viável para
5 a investigação das mudanças temporais na sucessão (Chazdon 2008; Zanini *et al.* 2014).

6 A trajetória sucessional envolve inúmeras alterações bióticas e abióticas ao longo do
7 espaço e do tempo (Guariguata e Ostertag 2001; Chazdon 2013, 2014b), sendo a sucessão de
8 plantas lenhosas já descrita na literatura (Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon *et al.* 2007,
9 Chazdon 2013, 2014a). Entretanto, o atual entendimento do comportamento das plantas
10 herbáceas em FS tropicais úmidas continua limitado (Vieira & Pessoa 2001; Costa &
11 Magnusson 2002; Cheung, Marques & Liebsch 2009; Maraschin-Silva, Scherer & Baptista
12 2009; Ribeiro, Bruna & Mantovani 2010), sobretudo a relação dessa assembleia com
13 variáveis ambientais (Maraschin-Silva, Scherer & Baptista 2009).

14 As ervas são responsáveis por 25% da diversidade de espécies das florestas tropicais e
15 variam consideravelmente de acordo com as condições ambientais e geográficas (Cicuzza *et*
16 *al.* 2013). Alguns estudos relatam que as herbáceas exibem elevada densidade de indivíduos
17 em áreas perturbadas recentemente abandonadas, mas que mudanças ambientais ao longo da
18 sucessão causam declínio na abundância de seus indivíduos (Finegan 1996; Guariguata &
19 Ostertag 2001, Chazdon 2013). Como algumas perturbações moderadas podem manter ou
20 aumentar a diversidade de espécies das florestas tropicais (Decocq *et al.* 2014), é possível que
21 a assembleia de herbáceas de FS seja um modelo que segue a predição da Hipótese do
22 Distúrbio Intermediário, no qual após um evento de perturbação a diversidade de espécies
23 tende a alcançar um nível máximo e, em seguida, retornar a um estágio semelhante àquele
24 anterior ao distúrbio (Connell 1978). Do mesmo modo que observado para as espécies
25 lenhosas, ervas típicas de áreas maduras podem não estar presentes em FS em início de
26 regeneração (dando lugar a espécies dependentes de perturbação), mas podem se estabelecer

1 posteriormente através do fechamento do dossel, da recuperação das propriedades do solo e
2 da chegada de propágulos de áreas adjacentes (Finegan 1996; Guariguata & Ostertag 2001;
3 Roberts & Gillian 2003, Chazdon *et al.* 2009, Chazdon 2013).

4 Entender as respostas das herbáceas às mudanças físicas e biológicas desencadeadas
5 pela criação de FS ajuda a aprofundar o conhecimento ecológico desse grupo nas florestas
6 tropicais. Portanto, o objetivo deste estudo foi analisar a assembleia herbácea ocorrente em
7 canaviais abandonados, usando a abordagem de cronossequência, e comparar essa assembleia
8 à das florestas maduras (intactas) a partir de dados bióticos e abióticos. Diante disso, foram
9 levantadas as seguintes hipóteses: 1) existe diferença na estrutura e composição florística da
10 assembleia de ervas de florestas secundárias e de florestas tropicais úmidas não perturbadas,
11 cada uma dominada por diferentes grupos de espécies, que exibem afinidade por ambientes
12 antropizados e não antropizados, respectivamente; 2) nas florestas secundárias o aumento do
13 tempo de abandono afeta negativamente os atributos riqueza, diversidade, equitabilidade e
14 densidade de ervas, que são elevados no início da sucessão florestal e declinam com o avanço
15 da sucessão, seguindo a proposta da Hipótese do Distúrbio Intermediário; 3) nestas florestas
16 secundárias estes atributos são afetados negativamente pela atuação conjunta do avanço da
17 sucessão, aumento na quantidade de cobertura florestal do entorno, diminuição da
18 disponibilidade de luz e mudanças nas características superficiais do solo, sendo a luz o
19 principal fator que governa a ocorrência das ervas.

20

21 **Material e Métodos**

22

23 **ÁREA DE ESTUDO**

24 O estudo foi conduzido em uma paisagem fragmentada do Corredor Ecológico
25 Pacatuba-Gargaú, situado entre os municípios de Santa Rita, Sapé, Cruz do Espírito Santo,
26 Capim e Rio Tinto, no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil (aproximadamente 230 m acima

1 do nível do mar; 6°58'19.32" e 7°04'7.44"S e 35°07'54.06" e 35°05'36.42"O; Fig. 1). Esta
2 paisagem localiza-se na bacia dos rios Miriri e Paraíba, e é dominada por um terreno plano a
3 suave ondulado, com predomínio de solos Argissolos e Latossolos, além de Neossolos e
4 Espodosolos em algumas áreas da paisagem. As médias anuais de precipitação são de 1.300
5 (na porção Oeste) a 1.700 mm/ano (na porção Leste) e a temperatura média anual é de 25°C
6 (IBGE 2008). A época mais seca do ano (< 60 mm por mês) ocorre entre os meses de outubro
7 e dezembro (IBGE 2008), contudo, houve uma estação seca prolongada no período de
8 realização das coletas com média de 32 mm precipitação mensal (INMET 2016). A paisagem
9 ainda mantém 19.142 ha (cerca de 20% da paisagem total, que é aproximadamente 957 km²)
10 de floresta estacional semidecidual de terras baixas (Veloso et al. 1991).

11

12 SELEÇÃO DOS SÍTIOS

13 Na paisagem estudada, foram contemplados dois tipos de habitats: ambientes em
14 regeneração natural, pós-plantio de cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L.) (leia-se a
15 partir de agora florestas secundárias ou FS); e sítios de referência (florestas maduras ou FM)
16 (Fig. 1). Os sítios foram selecionados com base em informações cedidas pelos responsáveis da
17 Usina Miriri Alimentos e Bioenergia e auxílio de um guia de campo.

18 As FS variaram entre: a) quatro sítios de fisionomias abertas com predomínio de
19 gramíneas recobrando o solo e poucos arbustos ou árvores localizados espaçadamente nas
20 áreas em estágio inicial de regeneração – quatro anos [número de sítios (n) = 1], cinco anos (n
21 = 2), seis anos (n = 1), caracterizando a primeira década de abandono; b) sete sítios com
22 fisionomias que evidenciaram incremento do estrato lenhoso em detrimento do herbáceo – 12
23 anos (n = 1), 14 anos (n = 1), 15 anos (n = 2), 16 anos (n = 3), caracterizando a segunda
24 década; e c) quatro sítios com fisionomias que contemplavam uma elevada quantidade de
25 árvores e arbustos, contrastando com um estrato herbáceo reduzido – 20 anos (n = 2), e 30
26 anos (n = 2), caracterizando a terceira década. Os 15 sítios de FM não possuem evidências de

1 perturbação antrópica recente, visto que as mesmas possuem predominância de um estrato
2 arbóreo rico em plantas típicas da floresta Atlântica de áreas intocadas e podem ser
3 considerados hábitats com um melhor estado de conservação da vegetação original. A
4 distância média entre todos os sítios de coleta foi 5,13 km, variando de 0,207 até 22,1 km. A
5 distância média dos sítios de FS entre si foi de $3,35 \pm 1,97$ km, e dos sítios de FM foi de
6 $6,59 \pm 5,04$ km.

7

8 PROTOCOLO DE AMOSTRAGEM

9 Assim como sugerido para estudos que envolvam cronosequência, cada sítio foi
10 inventariado uma única vez, produzindo assim uma captura instantânea de sítios dispostos ao
11 longo de um eixo de tempo desde a perturbação (Chazdon 2014c). Portanto, para contemplar
12 todos os 30 sítios, a amostragem da assembleia herbácea foi conduzida em dois períodos
13 secos dos anos de 2013 (janeiro a abril e novembro a dezembro) e 2014 (janeiro). Tal
14 metodologia teve o intuito de manter as características ambientais semelhantes a todos os
15 sítios, tanto referente ao período sazonal quanto aos fatores abióticos.

16 Em cada um dos 30 sítios selecionados (15 FS e 15 FM), foram estabelecidas nove
17 parcelas de 5×5 m (6750m^2 de área total amostrada, sendo 225m^2 de área amostrada por
18 sítio), de modo que três parcelas ocupassem os pontos iniciais, medianos e finais de três
19 transectos paralelos com 50 m de comprimento e distantes 10 m entre si (Lima et al. 2015).

20 Foram consideradas ervas todas as plantas não lenhosas terrestres (Gonçalves &
21 Lorenzi 2011), mecanicamente independentes (Richards 1996), incluindo saprófitas,
22 Samambaias e Lycophytas (Inácio & Jarenkow 2008), mas excluindo plântulas de outras
23 assembleias (Richards 1996). Foi considerado como um indivíduo toda planta que não
24 evidenciava conexão com outras plantas coespecíficas acima do solo (Cheung, Marques &
25 Liebsch 2009; Lima et al., 2015). Portanto, para obter a densidade de ervas em cada sítio,

1 foram contabilizados todos os indivíduos enraizados dentro de cada parcela (Lima et al.,
2 2015).

3 Todos os indivíduos não identificados foram coletados total ou parcialmente para
4 posterior identificação no Herbário Dárdano de Andrade Lima (da Empresa Pernambucana de
5 Pesquisa Agropecuária – IPA). Também foram enviadas amostras (ou fotografias) para
6 especialistas. Para a classificação das famílias foi adotado o sistema *Angiosperm Phylogeny*
7 *Group III* (APG III, 2009) e a base de dados do projeto Flora do Brasil
8 (<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/>) para a nomenclatura dos *taxa*.

9

10 VARIÁVEIS AMBIENTAIS

11 Informações sobre a idade do sítio em regeneração natural, a cobertura de floresta
12 estacional semidecidual madura do entorno, a disponibilidade de luz no sub-bosque e as
13 características físicas e químicas do solo superficial foram obtidas para calcular os seus
14 efeitos sobre a assembleia de herbáceas em FS. Seguindo as sugestões de Maza-Villalobos,
15 Balvanera & Martínez-Ramos (2011), foram estimadas as porcentagens de cobertura florestal
16 (vegetação de Floresta Estacional Semidecidual madura) em um raio de 500 m do centro de
17 cada sítio de FS inventariado. Para isso, foram inseridos *buffers* sobre o mapa da paisagem,
18 usando o programa ArcGIS 10.1 (ESRI, 2013), licenciado para o Centro de Pesquisas
19 Ambientais do Nordeste (CEPAN). A imagem usada para gerar o mapa foi proveniente do
20 Satélite RapidEye, com uma resolução espacial de cinco metros e radiométrica de 16 bits. O
21 mapeamento dessas áreas foi originado a partir de um mosaico de imagens captadas entre
22 abril e setembro de 2010, seguida de verificações em campo para corrigir possíveis erros de
23 interpretação de imagens (CEPAN 2012).

24 A disponibilidade de luz foi estimada a partir de fotografias hemisféricas tomadas ao
25 longo dos meses de fevereiro e março de 2014 (estação seca) (ver Apêndice S1 em
26 Informações de Suporte). Quatro imagens foram tomadas no centro de cada parcela usando

1 uma lente conversora do tipo olho-de-peixe (Sigma EX, circular *fisheye*, 4.5 mm, 1:2:8, DC
2 HSM) acoplada a uma câmera digital (Canon EOS REBEL XS, DS126191). As fotografias
3 foram registradas a altura de 1m acima do nível do solo, com o auxílio de um tripé e com o
4 topo da câmera voltado para a face norte magnética (Suganuma *et al.* 2008). Para evitar
5 distorções relacionadas à luz solar direta, as fotos foram tomadas durante o amanhecer (5-6 h)
6 e ao entardecer (17-18h) (Lima & Gandolfi 2009). Em seguida, foram selecionadas as fotos
7 que apresentavam melhor contraste entre a copa da vegetação e o céu (Suganuma *et al.* 2008;
8 Lima & Gandolfi 2009) para serem analisadas no programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer,
9 Canham & Lertzman 1999).

10 Além disso, ao longo do inventário biótico, em cada sítio de FM e FS foi coletada uma
11 amostra composta (cerca de 500g) de solo superficial (0-20 cm de profundidade) (Souza *et al.*
12 2003), totalizando 30 amostras (para mais detalhes, ver Apêndice S2). Posteriormente, cada
13 amostra foi analisada na Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) e no
14 Laboratório AGROLAB – Análises Ambientais, obtendo-se a quantidade de matéria orgânica
15 (MO) e de propriedade físicas e químicas do solo (ver Apêndice S2).

16

17 ANÁLISE DE DADOS

18 Para evitar qualquer viés de suficiência amostral nas estimativas de riqueza (Chao e
19 Jost 2012), visto que a riqueza de espécies é sensível às variações no número de *singletons*
20 (espécies representadas por um indivíduo) e *doubletons* (espécies representadas por dois
21 indivíduos) (Jost 2006), e para assegurar que o presente inventário amostrou adequadamente a
22 assembleia herbácea, primeiramente usou-se o estimador de cobertura amostral proposto por
23 Chao & Shen (2010):

$$24 \hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

1 onde f_1 e f_2 são os números de *singletons* e *doubletons*, respectivamente, e n é o número total
2 de indivíduos em cada sítio. Com esta análise pode-se observar uma cobertura amostral
3 elevada em todos os 30 sítios inventariados (variando de 98% a 100% de cobertura). Assim,
4 as subseqüentes estimativas de diversidade de espécies utilizadas foram consideradas
5 confiáveis, evidenciando resultados sem distorções associadas às diferenças na suficiência
6 amostral (Chao & Jost 2012).

7 Para verificar se existiu correlação entre as distâncias geográficas dos sítios e a
8 similaridade de ervas ao longo dos sítios aplicou-se o teste de Mantel (empregando o Índice
9 Bray-Curtis) com o auxílio do *software* XLSTAT versão 11.3 (Addinsoft 2009). Como este
10 teste detectou uma fraca correlação espacial ($r = 0,01$; $p = 0,04$, indicando que a localização
11 espacial dos sítios explicou apenas 1% da variação na composição de espécies), foi possível
12 considerar os dados dos sítios como amostras independentes e utilizar as posteriores análises.

13 Para analisar as diferenças na diversidade de espécies ao longo dos sítios, foram usados
14 os números equivalentes da série de Hill (isto é, qD). Foi considerado números de Hill 0D (a
15 riqueza de espécies) e 2D (o inverso da concentração de Simpson). Ambos possuem a mesma
16 unidade (espécie) e satisfazem o Princípio da Replicação (Jost 2006), que é requerido para
17 avaliações da biodiversidade que consideram a singularidade de cada uma das espécies que
18 compõe uma assembleia (Gotelli & Chao 2013). As fórmulas são detalhadas nos trabalhos de
19 Jost (2006) e Chao, Chun-huo & Hsieh (2012). 0D e 2D foram calculados com o pacote
20 Entropart (Marcon & Herault 2014) para R (v. 3.1.1) (R Core Team Development 2014).

21 Para avaliar as mudanças na estrutura da assembleia de herbáceas também foi calculado
22 o fator de equitabilidade (*Evenness Factor* – EF) proposto por Jost (2010). EF representa a
23 proporção de espécies dominantes na comunidade e isto é derivado de mensurações do
24 número efetivo de espécies ($EF = {}^2D/{}^0D$) (Jost 2010). EF varia entre 1 (quando a comunidade
25 é perfeitamente equilibrada) e próximo a $1/{}^0D$ (quando a comunidade é dominada por uma
26 espécie; Jost 2010).

1 Modelos Lineares Generalizados (GLMs) foram realizados para analisar a diferença
2 estrutural entre os sítios de FS e FM. Como recomendado para os dados de contagem, para a
3 densidade de herbáceas foi construído um GLM fixando o erro de Poisson e uma função *log-*
4 *link* (Crawley 2007). Para os dados normais (0D , 2D e *EF*), outros três GLMs empregaram o
5 erro de Gaussian e a função *identity* (Crawley 2007). Todas essas análises foram elaboradas
6 com o auxílio do programa Statistica (versão 7.0) (StatSoft 2004) e visualizadas com o auxílio
7 do programa Sigma Plot (versão 10.0) (Systat 2014).

8 Para testar a hipótese de que a composição florística e a densidade de ervas de FM e
9 FS são distintas, foi realizada uma Análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico
10 (NMDS) ordenando-se 30 sítios, a partir de uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis,
11 construída com dados de densidade das espécies por sítio (Krebs 1989). Para evitar qualquer
12 tipo de viés resultante da elevada densidade de indivíduos (densidade de ervas por sítio)
13 (Lima et al. 2015), os dados de densidade de indivíduos foram transformados em raiz
14 quadrada e estandardizados (sensu Clarke e Gorley, 2005). Para examinar o efeito do tipo de
15 ambiente sobre a similaridade entre os sítios, posteriormente foi realizada a Análise de
16 Similaridade (ANOSIM) com o tipo de ambiente (FM e FS) como fator (Clarke e Gorley
17 2005). Tanto a NMDS quanto a ANOSIM foram realizadas no *software* Primer 6.0 (Clarke e
18 Gorley 2005).

19 Para identificar as espécies típicas de FS e FM foi usada a análise de espécies
20 indicadoras proposta por Dufrêne & Legendre (1997), com o pacote *labdsv* para o R versão
21 3.3.1 (Roberts 2013). Esta análise estima a fidelidade e exclusividade de cada espécie em um
22 dado ambiente, combinando a densidade relativa de uma espécie com a frequência de
23 ocorrência relativa no grupo de sítios. Com este método foi possível calcular o valor de
24 indicação (*Indicator value* – IV) de cada espécie, além da significância estatística para cada
25 um desses IV usando o processo de randomização descrito por Dufrêne & Legendre (1997).

1 Análises de Componentes Principais (PCAs) foram realizadas com o propósito de
2 selecionar as variáveis ambientais concernentes à disponibilidade de luz no sub-bosque e
3 características edáficas que melhor sumarizassem as relações entre as amostras (Prado *et al.*
4 2002) e obter os valores de variância explicada e os escores para cada eixo. Ao final das
5 análises, 16 atributos foram selecionados: três de luminosidade – porcentagem de abertura do
6 dossel considerando a topografia da área, quantidade de radiação incidente direta e difusa sob
7 a superfície horizontal ou inclinada com o efeito da topografia e da copa; e treze de solo –
8 matéria orgânica (MO), densidade aparente do solo (DAP), densidade real do solo (DR),
9 argila, porcentagem de argila natural, classe textural, umidade residual, umidade a 0.33 ATM,
10 pH em água (pH), Magnésio, Alumínio (Al), Hidrogênio (H) e capacidade de troca catiônica
11 (CTC) (ver Apêndice S3, Tabela S1). Os escores obtidos pela ordenação dos atributos do solo
12 da paisagem da Paraíba envolveram o aumento dos níveis de pH, além da diminuição da DAP
13 e DR, e da diminuição nas concentrações de MO, Al, H e da CTC.

14 GLMs também foram usados para verificar a relação do tempo de abandono da
15 cronossequência (15 idades) com a riqueza (0D), o inverso da concentração de Simpson (2D),
16 a equitabilidade (EF) e a densidade de ervas, sendo os ajustes (Exponencial, Linear,
17 Logarítmica, Polinomial, Potência e Média Móvel) testados com o intuito de se obter os
18 melhores ajustes para esses grupos de dados. Essas análises foram realizadas no programa
19 Statistica (versão 7.0) (StatSoft 2004) e visualizados no programa Sigma Plot (versão 10.0)
20 (Systat 2014).

21 GLMs adicionais foram usados para testar a influência conjunta das variáveis idade da
22 FS, cobertura florestal circundante, disponibilidade de luz no sub-bosque e características
23 edáficas sobre 0D , 2D , EF e a densidade de ervas. Para evitar problemas de multicolinearidade
24 entre as variáveis preditoras, foi estimado o fator de inflação da variância (*Variance Inflation*
25 *Factor* – VIF) para cada preditor usando o pacote *car* para o R versão 3.1.1 (R Core Team
26 2014). Todos os valores de VIF foram menores do que 3.3, indicando que nenhum dos

1 preditores foram colineares (Neter, Wasserman & Kutner 1990), permitindo a inclusão de
2 todos eles nos GLMs. Usando uma abordagem de inferência multimodelo (*Multi-Model*
3 *Inference*; Burnham & Anderson 2002) foi identificado o conjunto de modelos com maior
4 suporte empírico. Os modelos foram ranqueados dos melhores para os piores com base no
5 critério de informação Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc). O conjunto dos
6 modelos com uma diferença AICc < 2 foram considerados dotados de forte suporte empírico e
7 similar plausibilidade, explicando mais da variação nas variáveis resposta (Burnham &
8 Anderson 2002). Para calcular a importância de cada preditor e a estimativa do parâmetro do
9 modelo médio (β) foi usado o peso Akaike (w_i), que representa a probabilidade de um modelo
10 particular ser o melhor modelo para os dados observados. A importância relativa de cada
11 preditor foi analisada com base na soma dos pesos de Akaike $\sum(w_i)$ para cada modelo
12 candidato em que o preditor aparecia (Burnham & Anderson 2002). Para corrigir a
13 sobredispersão associada aos modelos com erro de Poisson (Crawley 2007), em tais modelos
14 foram usados os valores QAICc no lugar de AICc (Calcagno & Mazancourt 2010). Após o
15 teste mostrar uma distribuição de Gauss (Shapiro-Wilk test), os modelos para 2D e EF foram
16 testados usando a estrutura do erro Gaussiano. Todos os modelos foram construídos com o
17 pacote *glmulti* para R versão 3.1.1 (Calcagno & Mazancourt 2010). Também foi estimado o
18 *goodness-of-fit* dos modelos por estimativa da porcentagem de desvio explicado na
19 comparação do modelo completo com o modelo nulo (Crawley 2007).

20 Associações entre a composição das espécies herbáceas com as variáveis explicativas
21 (idade das FS, características edáficas, disponibilidade de luz no sub-bosque e a cobertura
22 florestal circundante) foram examinadas usando Análises de Correspondência Canônica
23 (CCA) com o programa MVSP versão demo 3.1 (KOVAC 2007) (ver Apêndice S4).

24

25

26

1 **Resultados**

2

3 DIFERENÇAS ENTRE FLORESTAS SECUNDÁRIAS E FLORESTAS MADURAS

4 A amostragem dos 30 sítios revelou um total de 42.966 indivíduos/6750m² (1.432,2 ±
5 1.896,8 ervas/225m²; média ± SD) distribuídos em 67 espécies (7,8 ± 4,4 espécies por sítio),
6 20 famílias e duas morfoespécies. As monocotiledôneas foram dominantes em toda
7 amostragem representando 68,7% das espécies inventariadas. Poaceae ocorreu com o maior
8 número de espécies (22 espécies; 33% do total), seguida por Cyperaceae (12; 18%),
9 Asteraceae (5; 7,5%), Rubiaceae (4; 6%) e Orchidaceae (3; 5%). As demais famílias foram
10 representadas por uma ou duas espécies (ver Tabela S2).

11 Os sítios de FM e de FS diferiram em relação à composição de espécies e densidade de
12 determinados taxa, visto que a ordenação NMDS evidenciou dois claros e consistentes grupos
13 segregados com um valor de *stress* de 0,2: um formado pelos sítios de FM e outro formado
14 pelos sítios de FS (Fig. 2). Adicionalmente, a ANOSIM evidenciou uma correlação
15 significativa entre o tipo de habitat e grau de similaridade taxonômica entre os sítios (R =
16 0,734; P = 0,001). Um ponto importante nessa diferenciação entre os tipos de ambientes é a
17 quantidade de espécies exclusivas registradas nesses ambientes. A maioria das espécies (55
18 espécies contidas em 19 famílias e duas morfoespécies) foi inventariada nos sítios de FS,
19 sendo 44 espécies (65,7% do total de espécies) exclusivas dessas florestas. Em contraste, 23
20 espécies (em apenas sete famílias) foram registradas em FM, sendo 12 espécies (17,9%)
21 exclusivas desse ambiente (Tabela S3).

22 A análise de espécies indicadoras destacou a ocorrência de 21 espécies que podem ser
23 consideradas típicas de FS, enquanto 11 espécies foram indicadoras de FM (Fig. 3; Tabela
24 S3). Mais de 80% de todos os indivíduos registrados em cada tipo de ambiente pertencem às
25 sete primeiras espécies indicadoras em FS (*Paspalum arundinaceum*, *Setaria setosa*,
26 *Digitaria insularis*, *Megathyrsus maximus*, *Melinis repens*, *Loudetia flammida* e

1 *Cyperus aggregatus*), e às cinco primeiras espécies indicadoras em FM (*Ichnanthus*
 2 *leiocarpus*, *Monotagma plurispicatum*, *Rynchospora cephalotes*, *Streptogyna americana* e
 3 *Scleria secans*).

4 A densidade de ervas (35.999 indivíduos em FS; 6.967 indivíduos em FM; GLM,
 5 Poisson, $\chi^2 = 14,76$; $df = 1$; $P = 0,0001$), a riqueza de espécies (0D) (55 espécies em FS; 23
 6 espécies em FM; GLM, Gaussian, $\chi^2 = 8,93$; $df = 1$; $P = 0,006$) e a diversidade (2D) (GLM,
 7 Gaussian, $\chi^2 = 11,08$; $df = 1$; $P = 0,0009$) foram significativamente diferentes entre os sítios
 8 de FS e FM, sendo encontrado maiores valores nos sítios de FS (Fig. 4). No entanto, a
 9 equitabilidade da assembleia não diferiu entre os tipos florestais (GLM, Gaussian, $\chi^2 = 0,03$;
 10 $df = 1$; $P = 0,86$).

11

12 VARIÁVEIS AMBIENTAIS QUE DIRECIONAM A ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA DE 13 ERVAS EM SÍTIOS DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS

14 Analisando-se apenas a interferência da idade de abandono sobre os sítios de FS,
 15 observou-se uma explicação de 9% a 68% da idade sobre a variação nos atributos da
 16 assembleia de ervas ao longo dos 30 anos da cronossequência: um efeito significativamente
 17 positivo sobre a riqueza de espécies (0D) e a diversidade (2D), e um efeito negativo sobre a
 18 densidade de ervas (Fig. 4). Não houve relação significativa entre a idade e o fator de
 19 equitabilidade (EF).

20 Quando se testou a influência conjunta da idade da floresta na assembleia de ervas,
 21 com o efeito da cobertura florestal circundante, a disponibilidade de luz no sub-bosque e as
 22 características de solo, a análise *Multi-Model Average* indicou que a idade das áreas
 23 regenerantes foi incluída no conjunto dos melhores modelos que explicam a variação nos
 24 atributos da comunidade, afetando positivamente a riqueza (0D) e a diversidade (2D), mas
 25 influenciando negativamente a densidade de ervas (Tabela 1; Fig. 5). A cobertura florestal
 26 circundante também apareceu como um dos fatores mais importantes que afeta a assembleia

1 de herbáceas, com uma influência negativa sobre oD e a densidade de ervas, e positiva sobre a
2 equitabilidade. Já os atributos do solo (níveis de pH, densidades real e aparente do solo,
3 concentrações de matéria orgânica, alumínio e hidrogênio, e a capacidade de troca catiônica)
4 pouco influenciaram as ervas de FS, estando presente apenas no conjunto dos melhores
5 modelos de explicação para a densidade de ervas, atuando negativamente sobre a mesma.
6 Embora a disponibilidade de luz no sub-bosque tenha aparecido dentro do conjunto de
7 melhores modelos de explicação das ervas, sua variância incondicional foi maior do que a
8 estimativa *Multi-Model Average* (Tabela 1), não permitindo a inferência real da influência da
9 luz sobre as ervas destes sítios secundários. Mesmo assim, de modo geral, o poder preditivo
10 dessas variáveis explicativas foi considerado elevado, com 43-74% do desvio explicado pelos
11 modelos (Fig. 5).

12 Os primeiros dois eixos da CCA das plantas herbáceas em FS explicaram 36,2% e
13 29% da variação na composição de herbáceas, respectivamente e exibindo autovalores de 0,52
14 para o primeiro eixo e 0,41 para o segundo eixo. Esta elevada porcentagem de explicação
15 indica que a composição da assembleia de herbáceas foi fortemente relacionada com os
16 fatores ambientais, com algumas tendências a serem destacadas. Primeiramente, espécies
17 como *Priva lappulacea* (abreviada para Prla), *Aspilia martii* (Asma), *Ichnanthus calvescens*
18 (Icca), *Megathyrsus maximus* (Mema) e *Ichnanthus dasycoleus* (Icda) foram positivamente
19 associadas com o aumento da idade da cronossequência e negativamente com as
20 características de solo, disponibilidade de luz no sub-bosque e cobertura vegetal circundante
21 (Fig. 6). Espécies como *Praxelis pauciflora* (Prpa), *Melinis repens* (Mere) e *Euphorbia*
22 *hyssopifolia* (Euhy) foram positivamente relacionadas ao incremento da disponibilidade de
23 luz no sub-bosque e com as características do solo (Fig. 6). Já as espécies *Schizachyrium*
24 *sanguineum* (Scsa), *Cyperus articulatus* (Cyar), *Cyperus ligularis* (Cyli), *Richardia*
25 *grandiflora* (Rigr), *Commelina erecta* (Coer), *Tridax procumbens* (Trpr), *Loudetia flammida*
26 (Lofl), *Oeceoclades maculata* (Oema), *Scleria bracteata* (Scbr), *Rhynchospora cephalotes*

1 (Rhce) e *Scleria secans* (Scse) foram positivamente relacionadas ao aumento da cobertura
2 florestal do entorno; enquanto as espécies *Sporobolus indicus* (Spin), *Scleria reticularis*
3 (Scre), *Hyptis atrorubens* (Hyat), *Scleria gaertneri* (Scga), *Setaria setosa* (Sese), *Euphorbia*
4 *capitellata* (Euca), *Rhynchospora nervosa* (Rhne), *Scleria* sp. (Scsp) e *Panicum millegrana*
5 (Pami) foram influenciadas pelo decréscimo de cobertura florestal circundante (Fig. 6).

6

7 **Discussão**

8

9 Assim como em outras florestas secundárias tropicais úmidas (Cheung, Marques &
10 Liebsch 2009; Maraschin-Silva, Scherer & Baptista 2009), as florestas secundárias (FS) da
11 paisagem estudada têm a assembleia de ervas estruturalmente distinta daquela de florestas
12 maduras (FM): com elevada riqueza, diversidade e densidade em sítios de FS. Além disso, a
13 relação positiva da idade dos sítios de FS sobre a riqueza e a diversidade demonstrou que a
14 perturbação antropogênica (transformação das antigas áreas florestais em canaviais) foi capaz
15 de desencadear o incremento nesses atributos ao longo dos 30 anos da cronossequência. Esse
16 acúmulo progressivo no número de espécies é esperado ocorrer nas FS tropicais (Cheung,
17 Marques & Liebsch 2009; Chazdon 2013, 2014). Entretanto, não foi possível observar um
18 pico de diversidade da flora herbácea dentro da cronossequência, sendo este valor máximo
19 possivelmente encontrado em uma escala de tempo que ultrapassa os 30 anos de abandono.
20 Em adição a essas evidências, a menor diversidade exibida nos sítios de FM permite sugerir
21 que as ervas sigam os pressupostos da Hipótese do Distúrbio Intermediário, de modo que a
22 riqueza e diversidade de espécies é relativamente baixa em comunidades jovens e em
23 comunidades não perturbadas, ocorrendo maior destaque em estádios intermediários após a
24 perturbação (Connell 1978).

25 Nossos resultados também apontam que FS e FM diferem quanto à composição
26 florística. Essa diferença é destacada na literatura (Finegan 1996; Guariguata & Ostertag

1 2001; Chazdon *et al.* 2007; Johnson & Miyanishi 2008; Chazdon 2013, 2014), no qual se
2 observa um padrão de que a composição taxonômica pode demorar muitas décadas para se
3 tornar semelhante aos sítios de FM, enquanto a riqueza de espécies é recuperada rapidamente
4 na sucessão. O baixo compartilhamento de espécies entre os 30 sítios revelou uma grande
5 quantidade de espécies exclusivas, o que pode explicar a diferença entre FS e FM. Já a
6 composição florística dos 15 sítios de FS se apresentaram mais similares entre si, não
7 importando o tempo de abandono, sendo esta uma consequência do grande compartilhamento
8 de espécies entre os sítios secundários. Tais achados em sítios de FS nos 30 anos de abandono
9 não estão de acordo com o observado em alguns estudos sobre a vegetação secundária
10 (Guariguata & Ostertag 2001; Maraschin-Silva, Scherer & Baptista 2009; Chazdon 2013,
11 2014), que relatam uma mudança gradual na composição de suas espécies, que formam
12 grupos mais definidos nas diferentes fases da sucessionais.

13 Diante dessas particularidades da composição florística, houve a predominância de
14 espécies herbáceas indicadoras de FS em relação à FM. Esta análise evidenciou que as
15 espécies indicadoras também integram o conjunto das espécies mais representativas de cada
16 tipo de ambiente. Isto ressalta a forte diferença encontrada na análise de similaridade e o
17 padrão geral de distribuição da densidade das espécies, nos quais poucas espécies são
18 dominantes e muitas espécies são raras (McGill *et al.* 2007). Além disso, esse resultado
19 fornece implicações ecológicas importantes: 1) que as espécies características de sítios
20 secundários apresentam maior habilidade de colonização de habitats, maior eficiência em sua
21 reprodução, defesa contra ataques de pragas e maior tolerância à concorrência por água,
22 nutrientes minerais e luz (Wright 2002); e 2) que, contrariamente, as espécies típicas de FM
23 apresentariam maior habilidade em obter recurso luminoso difuso próximo ao solo e maior
24 afinidade por habitats sombreados, úmidos e com temperaturas amenas (Lima *et al.* 2015).

25 Tanto a idade da cronossequência quanto a cobertura florestal do entorno foram os
26 fatores considerados mais importantes na explicação dos dados encontrados nos sítios de FS.

1 Ambas variáveis fornecem influências contrárias para a riqueza e diversidade de ervas,
2 sugerindo que sítios de FS mais próximos dos 30 anos de abandono e que apresentem menor
3 percentual de cobertura florestal circundante, possuem maior riqueza de ervas. Entretanto, a
4 variação na densidade de ervas permanece como um padrão de diminuição no decorrer da
5 trajetória sucessional e com o incremento da cobertura florestal do entorno. Essa diminuição
6 na densidade herbácea é comum com o incremento da cobertura arbórea (Roberts & Gillian
7 2003). Diante disso, é possível observar que a recuperação da assembleia herbácea da
8 paisagem estudada também vai de encontro com o padrão observado para as plantas lenhosas,
9 que necessitam da presença de manchas florestais maduras, sem indícios de perturbações
10 adicionais e com disponibilidade de fauna para prover a chegada de propágulos às áreas
11 secundárias adjacentes (Guariguata & Ostertag 2001; Roberts & Gillian 2003; Chazdon *et al.*
12 2009; Maza-Villalobos, Bavanera & Martínez-Ramos 2011; Chazdon 2013).

13 A partir disso, duas suposições podem ser propostas: 1) como os sítios de FM
14 naturalmente apresentam uma baixa riqueza, diversidade e densidade de herbáceas, essas
15 florestas não conseguiriam disponibilizar uma grande quantidade de propágulos de ervas, mas
16 sim de espécies de outros estratos; e 2) que as ervas dessa paisagem, sobretudo as
17 colonizadoras, necessitam de ambientes mais abertos para auxiliar na dispersão de seus
18 propágulos, que em sua maioria são anemocóricos (Maraschin-Silva, Scherer & Baptista
19 2009).

20 O conjunto de parâmetros do solo afetou negativamente a densidade de indivíduos
21 deste estudo, apesar de apresentar pouca influência sobre a assembleia de ervas quando
22 comparado com as demais variáveis analisadas. A variação nas características do solo entre os
23 sítios não foi grande o suficiente para afetar os demais atributos de comunidade das ervas.
24 Provavelmente, esta baixa influência pode ter relação com o uso anterior do solo à exclusiva
25 plantação da cana-de-açúcar nesses sítios secundários, deixando o solo mais uniforme entre os
26 distintos sítios.

1 Ao contrário do esperado, a luminosidade não se destacou como a variável ambiental
2 mais importante para as ervas ao longo dos primeiros 30 anos da trajetória sucessional,
3 mesmo estando presente nos conjuntos de melhores modelos preditivos para a riqueza,
4 diversidade e densidade. Isto é explicado pelo elevado valor da variância incondicional sobre
5 o valor do estimador exibido pelas análises, que destaca a grande variação da média dos
6 valores de quantidade de luz que chega ao sub-bosque dessas FS, ora afetando positivamente
7 ora afetando negativamente. Portanto, a interpretação dos efeitos dos atributos de
8 luminosidade sobre os atributos de comunidade requer cautela (Burnham & Anderson 2002).

9 Apesar disso, a análise de CCA demonstrou que existe uma relação inversamente
10 proporcional entre a idade de abandono e os atributos de luminosidade, confirmando a
11 influência do dossel na quantidade de luz que chega ao sub-bosque no decorrer da trajetória
12 sucessional. Uma maior abertura de copa favorece a chegada de radiação direta próximo ao
13 solo, desencadeando o desenvolvimento de espécies dependentes de luz (Chazdon 2013), que
14 possuem melhores estratégias de captação de luz e que podem resistir às mudanças
15 microclimáticas associadas (Lima *et al.* 2015).

16 Em suma, sendo as FS da floresta Atlântica nordestina capazes de suportar uma rica e
17 representativa flora de herbáceas nativas do Brasil, é possível que ela contribua fortemente
18 para a manutenção da diversidade local de ervas, assim como proposto Wright & Muller-
19 Landau (2006a,b), Chazdon *et al.* (2009) e Melo *et al.* (2013). Essa elevada riqueza e
20 diversidade em sítios de FS sugerem que as espécies herbáceas respondam à perturbação
21 assim como descrito pela Hipótese do Distúrbio Intermediário, ressaltando assim a
22 importância de FS para a diversidade da flora herbácea. Todavia, os 30 anos da
23 cronossequência não foram suficientes para que fosse registrada a semelhança na composição
24 de ervas entre FS e FM, ressaltando um subconjunto de ervas indicadoras em cada ambiente.
25 Além disso, constatou-se que a idade de abandono e a cobertura florestal do entorno são os
26 fatores mais importantes na estruturação das ervas. Portanto, esses achados ressaltam a

1 importância dos estudos com cronossequências também para a avaliação das plantas
2 herbáceas e sugere que futuros estudos contemplem um maior tempo de abandono dos sítios
3 secundários.

4

5 **Agradecimentos**

6

7 Agradecemos à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco
8 (FACEPE) pela concessão da bolsa de estudos do doutorado de P.B.L. À Coordenação de
9 Aperfeiçoamento de Pessoas de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos
10 do doutorado sanduíche de P.B.L. À Miriri Alimentos pelo apoio logístico e acesso as áreas
11 de estudo. Ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) por colaborar com as
12 informações técnicas sobre a área de estudo. Aos gestores e funcionários da Reserva
13 Biológica Guaribas pelo alojamento da equipe de coleta. Aos pesquisadores da Empresa
14 Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) pelo auxílio nas identificações das herbáceas:
15 A.L.B.N (especialista na família Fabaceae); A.M.B.V (Commelinaceae), F.A.T.G.
16 (Cyperaceae e Poaceae), M.O.O.C. (florística do Nordeste do Brasil) e R.C.A.P. (Asteraceae).

17

18 **Referências**

19

20 Addinsoft SARL. (2009) XLStat software, version 11.3. Addinsoft Sarl, França.
21 Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carr, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno,
22 M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J. & Muñiz, M. (2013) Deforestation and
23 Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica*, **45**, 262–
24 271.

- 1 APGIII. (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
2 and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**,105-
3 202.
- 4 Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and Multi model inference: A*
5 *Practical Information-Theoretic Approach*. 2° edition. Springer, New York, NY, USA.
- 6 Calcagno, V. & Mazancourt, C. (2010) Glmulti: An R package for easy automated model
7 selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software*, **34**, 1–29.
- 8 CEPAN – Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (2012).
- 9 Chao, A. & Jost, L. (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing
10 samples by completeness rather than size. *Ecology*, **93**, 2533–2547.
- 11 Chao, A. & Shen, T.J. (2010) Program Spade: Species prediction and diversity estimation.
12 *Program and user's guide*. Care, Hsin-Chu, Taiwan.
- 13 Chao, A., Chun-huo, C. & Hsieh, T.C. (2012) Proposing a resolution to debates on diversity
14 partitioning. *Ecology*, **93**, 2037–2051.
- 15 Chazdon, R. L. (2008) Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on
16 Degraded Lands. *Science*, **320**, 1458-1460.
- 17 Chazdon, R.L. (2013) Tropical Forest Regeneration. *Encyclopedia of Biodiversity*, **7**, 227-
18 286.
- 19 Chazdon, R.L. (2014a) Perceptions of tropical forests and natural regeneration. *Second*
20 *Growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. (ed R.
21 L. Chazdon), pp. 1-11. The University of Chicago Press, Chicago.
- 22 Chazdon, R.L. (2014b) Tropical forest dynamics and disturbance regimes. *Second Growth:*
23 *the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. (ed R. L.
24 Chazdon). pp. 73-93. The University of Chicago Press, Chicago.

- 1 Chazdon, R.L. (2014c) Successional pathways and forest transformations. *Second Growth: the*
2 *promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. (ed R. L. Chazdon).
3 pp. 73-96. The University of Chicago Press, Chicago.
- 4 Chazdon, R.L., Letcher S.G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos M. Bongers, F. & Finegan,
5 B. (2007) Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests
6 following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B:*
7 *Biological Sciences*, **362**, 273–289.
- 8 Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A.E. ,Lamb, D., Stork, N.E. & Miller,
9 S.E. (2009) The potential for species conservation in tropical secondary forests.
10 *Conservation Biology*, **23**, 1406–1417.
- 11 Cheung, K.C., Marques, M.C.M. & Liebsch, D. (2009) Relação entre a presença de vegetação
12 herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na
13 Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **23**, 1048-1056.
- 14 Cicuzza, D., Krömer, T., Poulsen, A.D., Abrahamczyk, S., Delhotal, T., Piedra, H.M. &
15 Kessler, M. (2013) A transcontinental comparison of the diversity and composition of
16 tropical forest understory herb assemblages. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 755–
17 772.
- 18 Clarke, K.R. & Gorley, R.N (2005) *PRIMER V.6: User manual/Tutorial*. Primer-E Ltda.,
19 Plymouth, United Kingdom. 190 pp.
- 20 Connell, J.H. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*. **199**, 1302–
21 1310.
- 22 Costa, F. & Magnusson, W. (2002) Selective logging effects on abundance, diversity, and
23 composition of tropical understory herbs. *Ecological Applications*, **12**, 807–819.
- 24 Crawley, M.J. (2007) *The R book*. Wiley, England.
- 25 Decocq, G., Beina, D., Jamoneau, A., Gourlet-Fleury, S. & Closset-Kopp, D. (2014) Don't
26 miss the forest for the trees! Evidence for vertical differences in the response of plant

- 1 diversity to disturbance in a tropical rain forest. *Perspectives in Plant Ecology,*
2 *Evolution and Systematics*, **16**, 279–287.
- 3 Dufrière, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a
4 flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**, 345–366.
- 5 ESRI – Environmental Systems Research Institute. (2013) ArcGIS® Desktop Professional,
6 version 10.1. Software.
- 7 Finegan, B. (1996) Pattern and process in neotropics secondary rain forests: the first 100
8 years of succession. *Tree*, **3**, 119-124.
- 9 Frazer, G. W., Canham, C. D. & Lertzman, K. P. (1999) Gap Light Analyzer (GLA). Version
10 2.0. New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute
11 of Ecosystem Studies, Millbrook.
- 12 Gardner, T.A., Barlow, J., Parry, L.W. & Peres, C.A. (2007) Predicting the Uncertain Future
13 of Tropical Forest Species in a Data Vacuum. *Biotropica*, **39**, 25-30.
- 14 Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A. & Sodhi,
15 N.S. (2009) Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world.
16 *Ecology Letters*, **12**, 561–582.
- 17 Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A, Barlow, J., Peres, C.A.,
18 Bradshaw, C.J.A, Laurance, W.F., Lovejoy, T.E. & Sodhi, N.S. (2011) Corrigendum:
19 Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature*, **478**, 378-
20 381.
- 21 Gonçalves, E.G. & Lorenzi, H. (2011) *Organografia e dicionário ilustrado de morfologia das*
22 *plantas vasculares. Morfologia Vegetal* (2ed) pp.544. Instituto Plantar um de Estudos
23 da Flora, São Paulo.
- 24 Gotelli, N.J. & Chao, A. (2013) Measuring and estimating species richness, species diversity,
25 and biotic similarity from sampling data (in S.A. Levin), editors. *Encyclopedia of*
26 *biodiversity*, pp.195–2112, second edition. Academic Press, Waltham.

- 1 Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: change in
2 structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**, 185-
3 206.
- 4 Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A.,
5 Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A.L.,
6 Chini, L., Justice, C.O. & Townshend, J.R.G. (2013) High-Resolution Global Maps of
7 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, **342**, 850-853.
- 8 IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2008) *Mapa da área de aplicação da*
9 *Lei nº 11.428 de 2006*. Rio de Janeiro.
- 10 Inácio, C.D. & Jarenkow, J.A. (2008) Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola
11 e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de*
12 *Botânica*, **31**, 41-51.
- 13 INMET – Instituto Nacional de Meteorologia (2016) Dados meteorológicos, disponível na
14 internet: <http://www.inmet.gov.br/> acesso dia 1 de Fevereiro de 2016.
- 15 Johnson, E.A. & Miyanishi, K. (2008) Testing the assumptions of chronosequence in
16 succession. *Ecology Letters*, **11**, 419–431.
- 17 Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, **113**, 363–365.
- 18 Jost, L. (2010) The Relation between evenness and diversity. *Diversity*, **2**, 207–232.
- 19 Kovach, W.L. (2007). MVSP - A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.1.
20 Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- 21 Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. New York: Harper-Collins Publ. 370p.
- 22 Laurance, W.F. & Peres, C.A. eds (2006) *Emerging Threats to Tropical Forests*. University
23 of Chicago Press.
- 24 Laurance, W.F. (2007) Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology*
25 *and Evolution*, **22**, 65-70.

- 1 Lima, R. A. F. & Gandolfi, S. (2009) Structure of the herb stratum under different light
2 regimes in the Submontane Atlantic Rain Forest. *Brazilian Journal of Biology*, **69**,
3 289-296.
- 4 Lima, P.B.; Lima, L.F.; Santos, B.A.; Tabarelli, M.; Zickel, C.S. (2015) Altered herb
5 assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*
6 **191**, 588–595.
- 7 Maraschin-Silva, F., Scherer, A. & Baptista, L.R.M. (2009) Diversidade e estrutura do
8 componente herbáceo-subarbustivo em vegetação secundária de Floresta Atlântica no
9 sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, **7**, 53-65.
- 10 Marcon, E. & Héroult, B. (2014) *Package entropart – Entropy Partitioning to Measure*
11 *Diversity*.
- 12 Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. & Martínez-Ramos, M. (2011) Early Regeneration of
13 Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and
14 Dynamic Approaches. *Biotropica*, **43**, 666–675.
- 15 McGill, B.J., Etienne, R., Gray, J., Alonso, D., Anderson, M.H., Benecha, H.h, Dornelas, M.,
16 Enquist B.J., Green, J.L., He, F., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P., Maurer,
17 B., Ostling, A. Soykan, C., Ugland, K. & White., E.P. (2007) Species abundance
18 distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an
19 ecological framework. *Ecology Letters*, **10**, 995-1015.
- 20 Meira Neto, J.A., Souza, A.L., Lana, J.M. & Valente, G.E. (2005) Composição florística,
21 espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de muçununga nos Municípios de
22 Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore*, **29**, 139-150.
- 23 Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Lenore, F., Martínez-Ramos, M. & Tabarelli, M. (2013).
24 On the hope for biodiversity-friendly Tropical landscapes. *Trends in Ecology &*
25 *Evolution*, **8**, 462-468.

- 1 Neter, J.W., Wasserman, M.H. & Kutner. (1990) *Applied linear statistical models*. Irwin,
2 Chicago.
- 3 Prado, P. I., Lewinsohn, T.M., Carmo, R. L. & Hogan, D. J. (2002) Ordenação Multivariada
4 na Ecologia e seu Uso em Ciências Ambientais. *Ambiente e Sociedade*, **10**, p. 1-15.
- 5 R Core Team Development (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*
6 *version 3.1.1*. Foundation for Statistical Computing. Viena.
- 7 Ribeiro, M.B.N., Bruna, E.M. & Mantovani, W. (2010) Influence of post-clearing treatment
8 on the recovery of herbaceous plant communities in Amazonian secondary forests.
9 *Restoration Ecology*, **18**, 50–58.
- 10 Richards, P.W. (1996) *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge University
11 Press, Cambridge.
- 12 Roberts, D.W. (2013) *Package Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R
13 package version.
- 14 Roberts, M.R. & Gillian, F.S. (2003) Response of the herbaceous layer to disturbance in
15 eastern forests. *The herbaceous layer in forests of Eastern North America* (eds. F.S.
16 Gillian), pp. 302–322. University of Oxford Press, Oxford.
- 17 Systat. (2014) Manual de uso do Sigmaplot 10, Windows. Disponível em
18 <<http://www.systat.com/products/sigmaplot>>. Acessado em 18 de ago. de 2014.
- 19 Souza, J.S., Espírito-Santo, F.D.B., Fontes, M.A.L., Oliveira-Filho, A.T. & Botezelli, L.
20 (2003) Análise das variações florísticas e estruturais da comunidade arbórea de um
21 fragmento de floresta semidecídua às margens do rio Capivari, Lavras, Viçosa, MG.
22 *Revista Árvore*, **27**, 185-206.
- 23 StatSoft, Inc (2004) *Statistica* (data analysis software system), versão 7.0. www.statsoft.com.
- 24 Suganuma, M.S., Torezan, J.M.D., Cavalheiro, A.L., Vanzela, A.L.L. & Benato, T. (2008)
25 Comparando metodologias para avaliar a cobertura do dossel e a luminosidade no sub-
26 bosque de um reflorestamento e uma floresta madura. *Revista Árvore*. **32**, 377-385.

- 1 Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. & Lima, J. C. A. (1991) Classificação da vegetação
2 brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- 3 Vieira, C.M. & Pessoa, S.V.A. (2001) Estrutura e composição florística do estrato herbáceo-
4 subarbustivo de um pasto abandonado na Reserva Biológica de Poço das Antas,
5 município de Silva Jardim, Rio de Janeiro. *Rodriguésia*, **52**, 17-30.
- 6 Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. & Clarkson, B.D. (2010) The use of
7 chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of*
8 *Ecology*, **98**, 725–736.
- 9 Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species
10 coexistence. *Oecologia*, **130**, 1–14.
- 11 Wright, S.J. & Muller-Landau, H.C. (2006a) The future of tropical forest species. *Biotropica*,
12 **38**, 287–301.
- 13 Wright, S.J. & Muller-Landau, H.C. (2006b) The Uncertain Future of Tropical Forest Species.
14 *Biotropica*, **38**, 443-445.
- 15 Wright, S.J. (2010) The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of*
16 *Sciences*, **1195**, 1-27.
- 17 Zanini, K.J., Bergamin, R.S., Machado, R.E., Pillar, V.D. & Muller, S.C. (2014) Atlantic rain
18 forest recovery: successional drivers of floristic and structural patterns of secondary
19 forest in Southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 1056–1068.
- 20
21
22
23
24
25

1 **Tabela 1.** Estimativas do parâmetro do modelo médio (β) e variância incondicional (UV) de
 2 seleção de modelos baseados na teoria da informação e inferência de modelos múltiplos para
 3 a riqueza de espécies (0D), o inverso da concentração de Simpson (2D), fator de equitabilidade
 4 (EF) e densidade de plantas herbáceas em florestas secundárias da floresta Atlântica
 5 brasileira, Paraíba, Brasil.

Preditores	0D		2D		EF		Densidade	
	β	UV	B	UV	B	UV	β	UV
CFC	-0.023	0.002*	0.001	0.000*	0.002	0.000*	-0.036	0.000*
Solo	-0.045	1.749	-0.010	0.131	0.004	0.002*	0.401	0.280*
Luz	-26.390	77.680	-2.032	3.717	0.067	0.033*	0.220	0.240
Idade	0.195	0.053*	0.034	0.002*	0.002	0.000*	-0.009	0.000*

6 *Valores com asterisco indicam que a variância incondicional foi menor do que as estimativas
 7 do parâmetro do modelo médio, sugerindo seguramente a interpretação de β (Burnham &
 8 Anderson 2002). Preditores: CFC = Cobertura florestal circundante; Solo = Características
 9 edáficas; Luz = disponibilidade de luz no sub-bosque; Idade = idade da cronossequência.

10

11

12

13

14

15

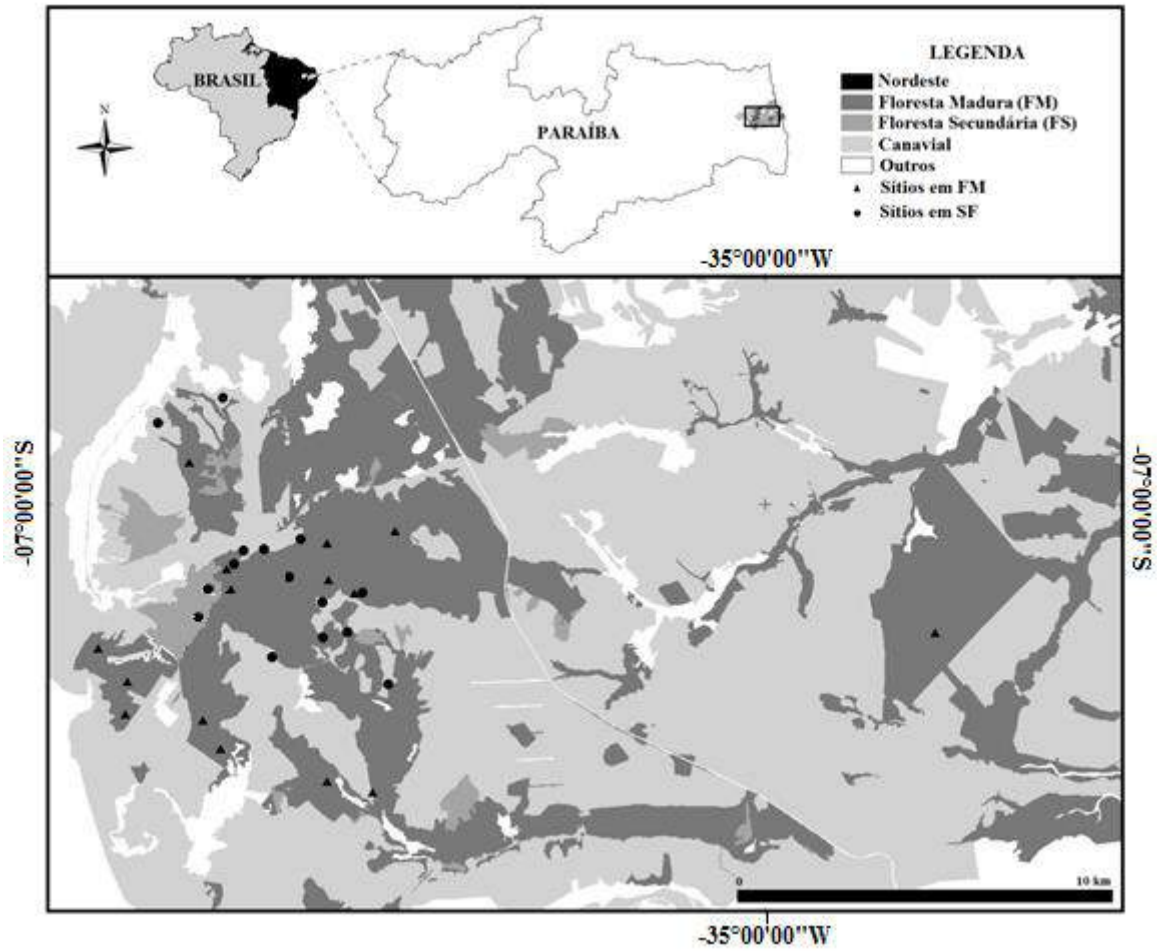
16

17

18

19

20



1
2 **Fig. 1.** A área de estudo localizada no Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú, inserido entre os
3 municípios de Santa Rita, Sapé, Cruz do Espírito Santo, Capim e Rio Tinto, no estado da
4 Paraíba, Brasil.

5

6

7

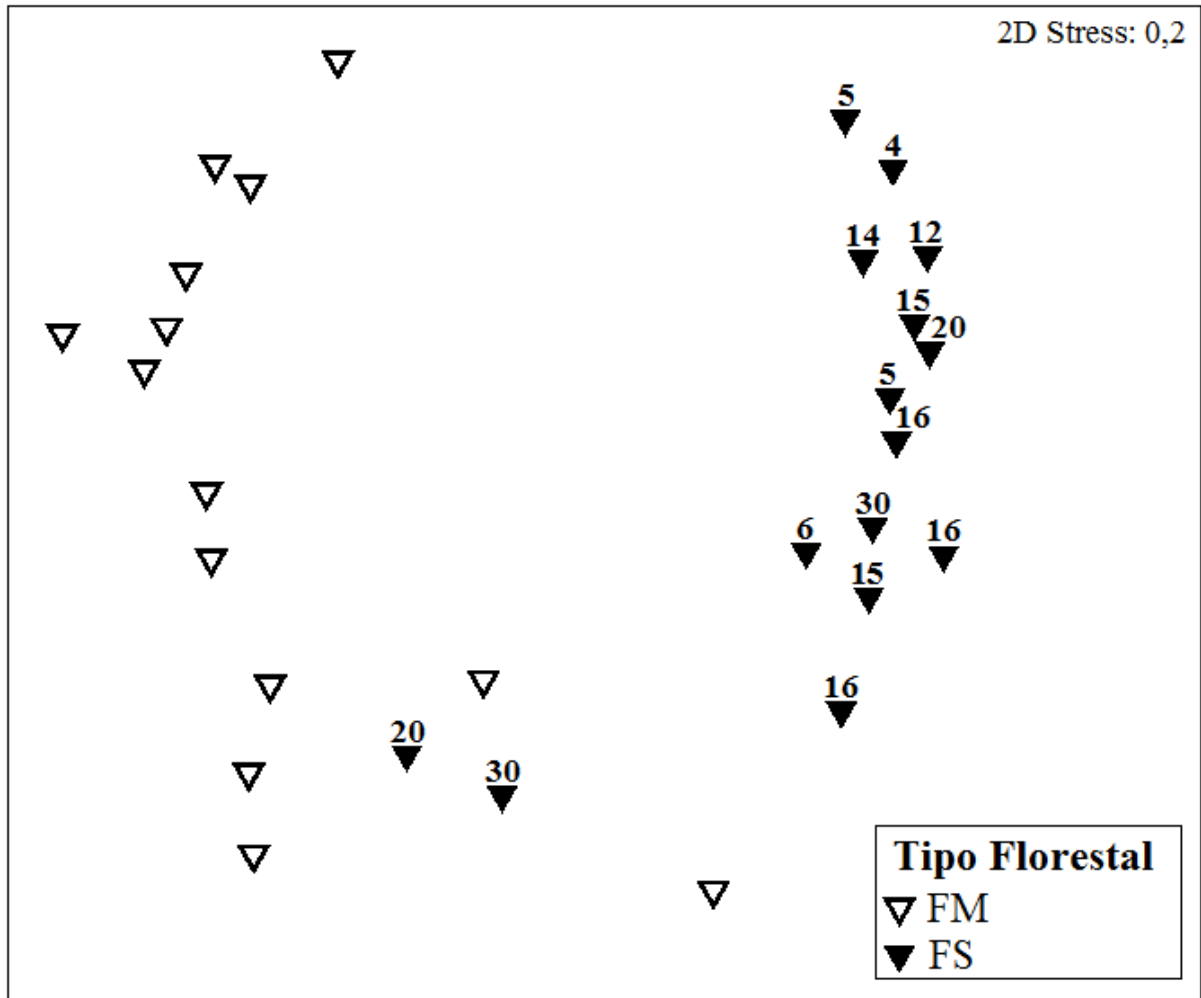
8

9

10

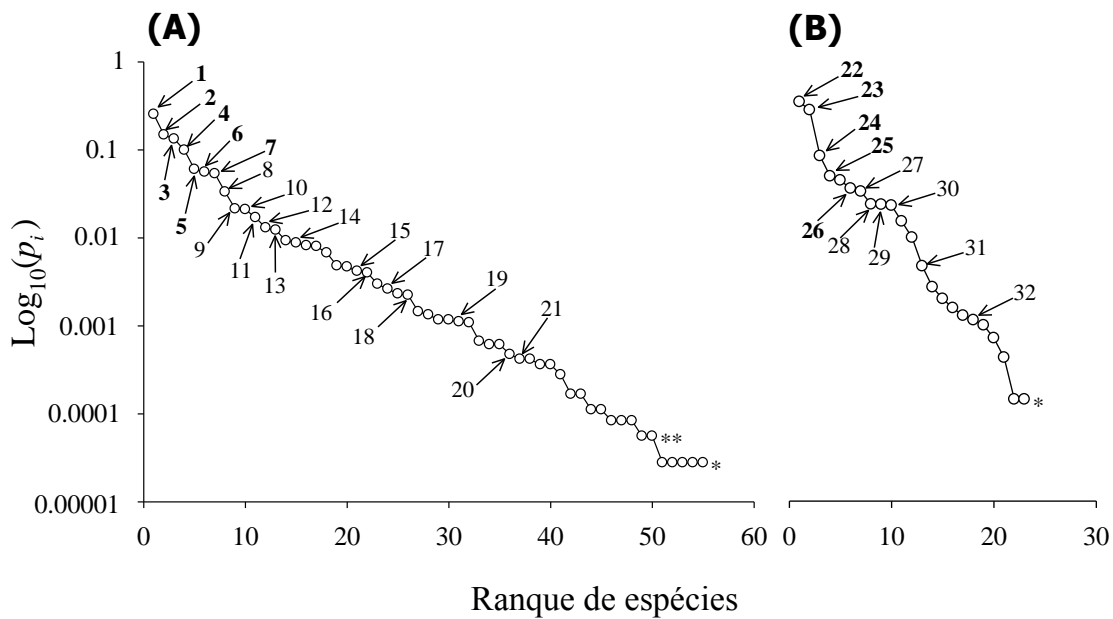
11

12

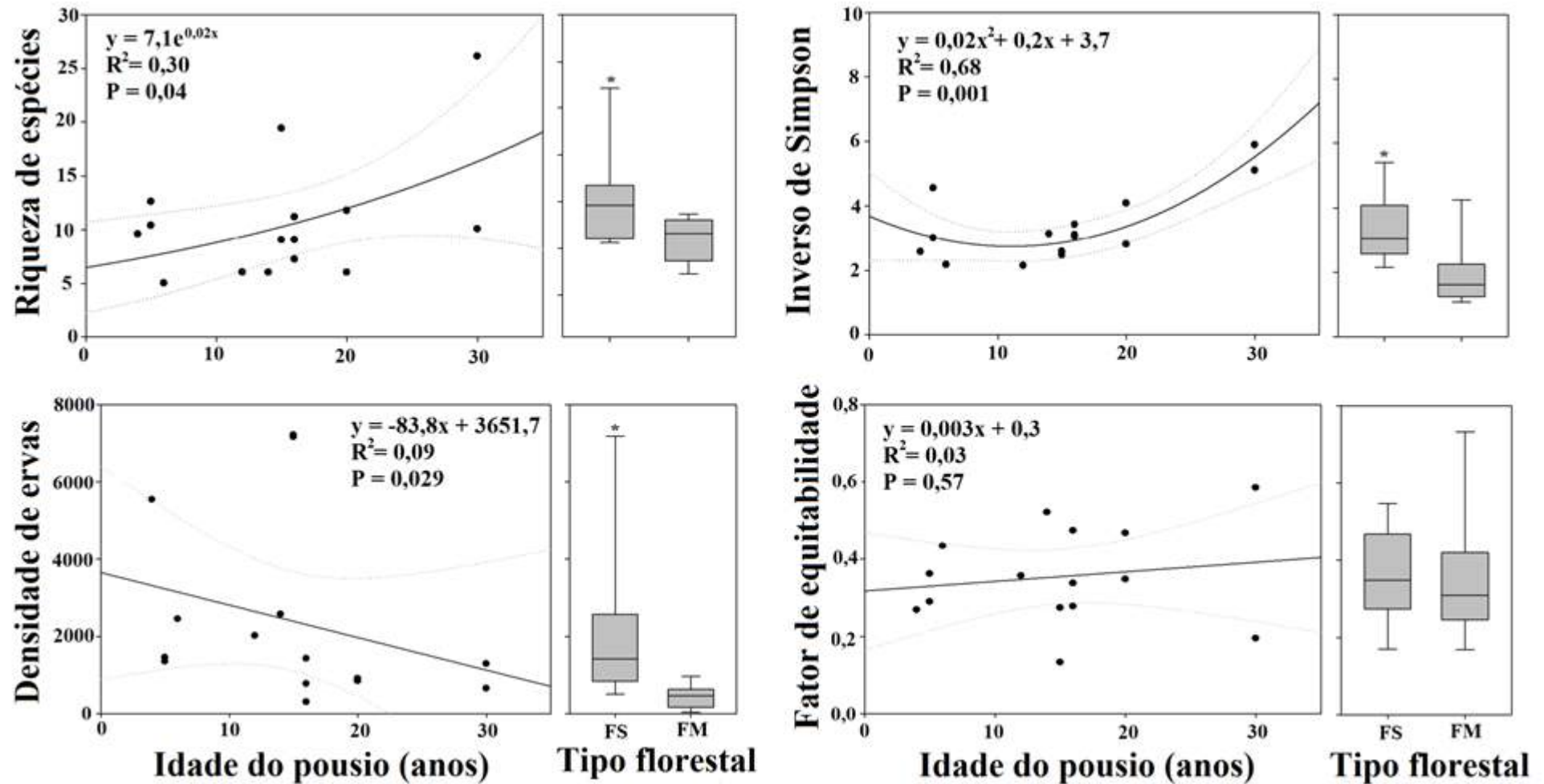


1

2 **Fig. 2:** Ordenação NMDS de 30 sítios localizados na paisagem do Corredor Ecológico
 3 Pacatuba-Gargaú do nordeste brasileiro. Triângulos preenchidos = sítios de floresta madura
 4 (FM); Triângulos vazados = sítio de floresta secundária (FS). Os números acima dos
 5 triângulos preenchidos significam a idade de abandono dos sítios de FS: 4 = 4 anos; 5 = 5
 6 anos; 6 = 6 anos; 12 = 12 anos; 14 = 14 anos; 15 = 15 anos; 16 = 16 anos; 20 = 20 anos; 30 =
 7 30 anos.



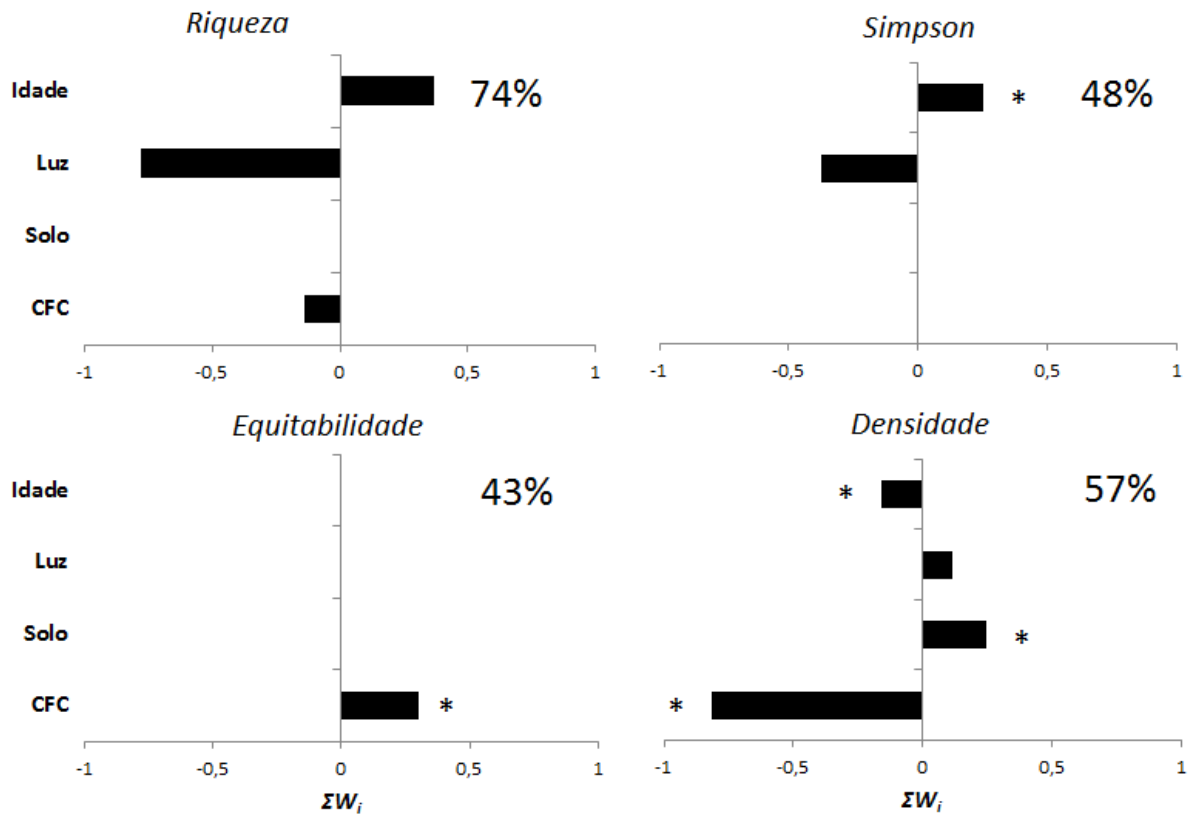
- 1
- 2 **Fig. 3.** Densidade relativa de ervas ($\log_{10} p_i$) amostradas nas 15 áreas de florestas secundárias
- 3 (A) e 15 sítios de florestas maduras (B) no Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba,
- 4 Brasil. O eixo x é ordenado de acordo com o *ranking* das espécies posicionadas da maior para
- 5 a menor densidade relativa. As espécies indicadoras de florestas secundárias e maduras são
- 6 indicadas com diferentes números. As espécies que representam mais do que 80% de todos os
- 7 indivíduos coletados nas florestas secundárias e maduras são indicadas em negrito, bem
- 8 como, as espécies com um (*) e dois (**) indivíduos (*singletons* e *doubletons*,
- 9 respectivamente). Espécies: 1. *Paspalum arundinaceum*; 2. *Setaria setosa*; 3. *Digitaria*
- 10 *insularis*; 4. *Megathyrsus maximus*; 5. *Melinis repens*; 6. *Loudetia flammida*; 7.
- 11 *Cyperus aggregates*; 8. *Commelina erecta*; 9. *Scleria gaertneri*; 10. *Tridax procumbens*; 11.
- 12 *Streptostachys asperifolia*; 12. *Imperata brasiliensis*; 13. *Panicum millegrana*; 14. *Cyperus*
- 13 *cf. laxus*; 15. *Oxalis divaricata*; 16. *Scleria bracteata*; 17. *Schizachyrium sanguineum*; 18.
- 14 *Priva aff. lappulacea*; 19. *Euphorbia hyssopifolia*; 20. *Praxelis pauciflora*; 21. morfoespécie
- 15 2. 22. *Ichnanthus leiocarpus*; 23. *Monotagma plurispicatum*; 24. *Hynchospora cephalotes*;
- 16 25. *Streptogyna Americana*; 26. *Scleria secans*; 27. *Spermacoce scabiosoides*; 28. *Piresia*
- 17 *sympodica*; 29. *Ischnosiphon gracilis*; 30. *Olyra latifolia*; 31. *Hohenbergia ridleyi*; 32.
- 18 *Prescottia cf. stachyodes*.



1
2 **Fig. 4.** Trajetórias da cronossequência para a diversidade e densidade de ervas durante os primeiros 30 anos de regeneração em campos de plantio de
3 cana-de-açúcar abandonados na floresta Atlântica brasileira. Indica-se o melhor modelo de regressão que descreve os dados, como a proporção de

1 variância explicada pelo modelo ajustado (R^2) e seu correspondente valor de significância P. Linhas pontilhadas são bandas de 95% de confiança de
2 ajuste dos modelos. Para cada variável resposta, a diferença ao longo dos 15 sítios de floresta secundária (FS) e os 15 de floresta madura (FM) é
3 especificada. *Box plots* indicam a média (linha fina), 25° e 75° percentil (limites das caixas) e 5° e 95° percentil (*whiskers* acima e abaixo dos *box*
4 *plots*). Asteriscos indicam diferença significativa entre os habitats.

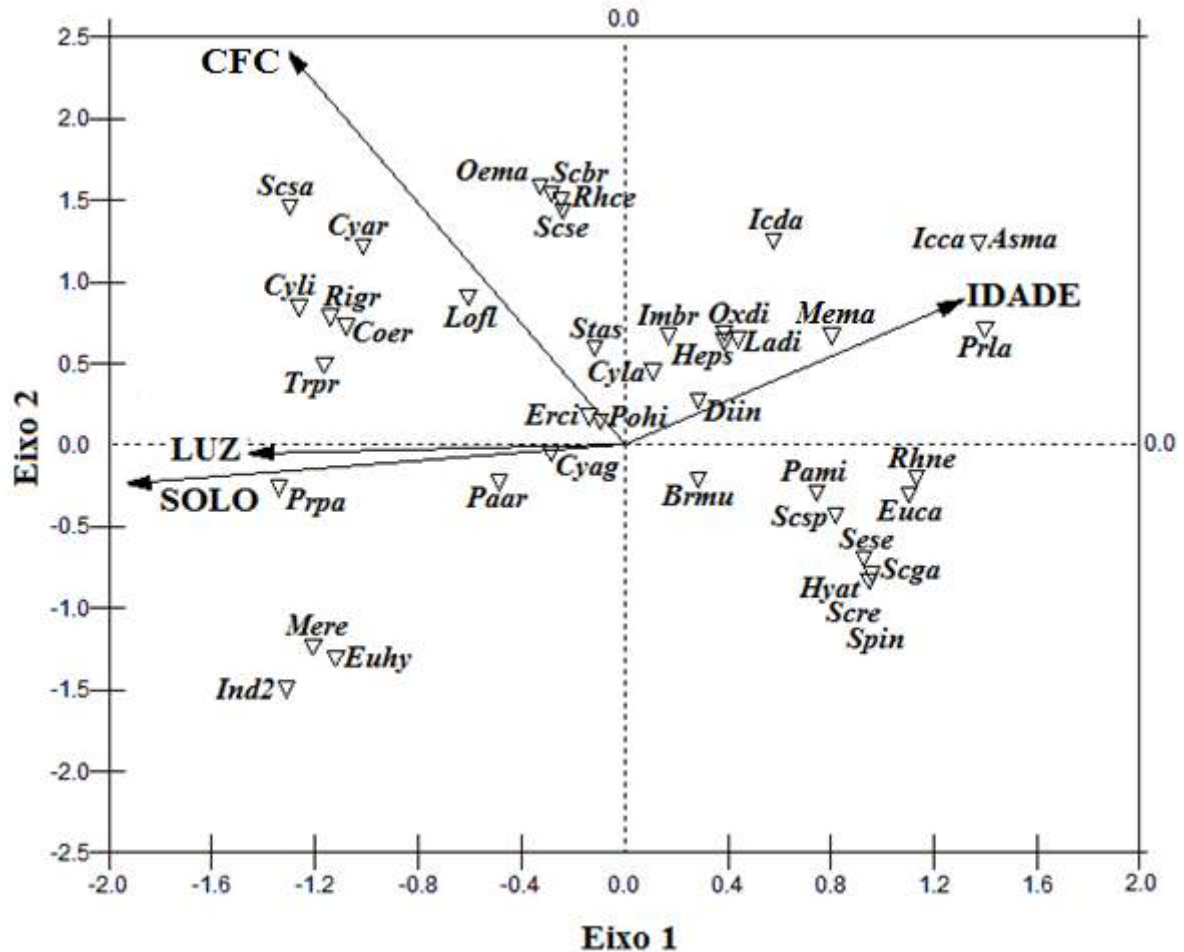
5



1
2 **Fig. 5.** Variáveis predictoras incluídas no conjunto de modelos $\Delta AICc < 2$ (ΣW_i) para a
3 riqueza de espécies (Riqueza), o inverso da concentração de Simpson (Simpson), a
4 equitabilidade da comunidade (Equitabilidade) e a densidade da assembleia de ervas
5 (Densidade) em sítios de floresta secundária da floresta Atlântica brasileira. A importância de
6 cada variável é mostrada pela soma dos pesos de Akaike (eixo x). O sinal (+/-) dos pesos de
7 Akaike representa o efeito (positivo ou negativo) de cada preditor sobre cada variável resposta
8 com base nos parâmetros do modelo médio mostrados na tabela 1. Asteriscos indicam os
9 casos nos quais a variância incondicional foi menor do que as estimativas do parâmetro do
10 modelo médio, sugerindo seguramente a interpretação de β (Tabela 1). Também é indicada a
11 porcentagem de desvio explicado dentro de cada painel. Preditores: Idade = idade das
12 cronossequências; Luz = disponibilidade de luz no sub-bosque; Solo = características
13 edáficas; CFC = cobertura florestal circundante.

14

15



- 1
2 **Fig. 6.** Diagrama de ordenação de Análise de Correspondência Canônica (CCA) para as
3 espécies herbáceas registradas em sítios de floresta secundária da floresta Atlântica brasileira
4 e suas relações com as características edáficas (SOLO), disponibilidade de luz no sub-bosque
5 (LUZ), cobertura florestal circundante (CFC) e idade da cronossequência (IDADE). Cada seta
6 aponta na direção de máxima mudança dessas variáveis ambientais ao longo do diagrama e o
7 seu comprimento é proporcional a taxa de mudança nesta direção. Espécies: *Paspalum*
8 *arundinaceum* (Paar), *Setaria setosa* (Sese), *Digitaria insularis* (Diin), *Megathyrsus maximus*
9 (Mema), *Ichnanthus leiocarpus* (Icle), *Melinis repens* (Mere), *Loudetia flammida* (Lofl),
10 *Monotagma plurispicatum* (Mopl), *Cyperus aggregatus* (Cyag), *Commelina erecta* (Coer),
11 *Rhynchospora cephalotes* (Rhce), *Scleria gaertneri* (Scga), *Tridax procumbens* (Trpr),
12 *Streptostachys asperifolia* (Stas), *Imperata brasiliensis* (Imbr), *Panicum millegrana* (Pami),
13 *Ichnanthus dasycoleus* (Icda), *Streptogyna americana* (Stam), *Cyperus laxus* (Cyla),

- 1 *Sporobolus indicus* (Spin), *Scleria secans* (Scse), *Ichnanthus calvescens* (Icca), *Spermacoce*
- 2 *scabiosoides* (Spse), *Heliconia psittacorum* (Heps), *Cyperus articulatus* (Cyar), *Piresia*
- 3 *sympodica* (Pisy), *Ischnosiphon gracilis* (Isgr), *Olyra latifolia* (Olla), *Oxalis divaricata*
- 4 (Oxdi), *Scleria bracteata* (Scbr), *Brachiaria mutica* (Brmu), *Schizachyrium sanguineum*
- 5 (Scsa), *Lasiacis divaricata* (Ladi), *Priva lappulacea* (Prta), *Hohenbergia ridleyi* (Hori),
- 6 *Scleria reticularis* (Scre), *Aspilia martii* (Asma), *Hyptis atrorubens* (Hyat), *Rhynchospora*
- 7 *nervosa* (Rhne), *Euphorbia hyssopifolia* (Euhy), *Cyperus ligularis* (Cyli), *Richardia*
- 8 *grandiflora* (Rigr), *Pharus latifolius* (Phla), *Eragrostis ciliaris* (Erci), *Oeceoclades maculata*
- 9 (Oema), *Portulaca hirsutissima* (Pohi), *Praxelis pauciflora* (Prpa), Morfoespécie 2 (Ind2),
- 10 *Scleria* sp. (Scsp) e *Euphorbia capitellata* (Euca).

Informações de Suporte

Resposta das plantas herbáceas à sucessão florestal: riqueza, diversidade e composição florística em uma cronossequência na floresta Atlântica Nordeste

Patrícia Barbosa Lima^a, Víctor Arroyo-Rodríguez^b, Marcelo Tabarelli^c, Carmen Silvia Zickel^{d1}

^aPrograma de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil. E-mail: patriciablina@gmail.com

^bCentro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia 58190, Michoacán, México. Email: victorarroyo_rodriguez@hotmail.com

^cDepartamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor 17 Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil. E-mail: mtrelli@ufpe.br

^dDepartamento de Biologia, Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil. E-mail: zickelbr@yahoo.com

¹Autor para correspondência: +558191727286, zickelbr@yao.com, Departamento de Biologia, Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.

Palavras-chave: Canaviais abandonados, Crise da Biodiversidade, Cronossequência, estrato herbáceo, Regeneração natural, Sucessão secundária.

Apêndice S1. Métodos para analisar fotografias hemisféricas.

As melhores fotos de cada ponto foram tratadas no programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer, Canham & Lertzman 1999), sendo selecionadas as coordenadas geográficas e a latitude de cada foto de cada parcela, além da declinação magnética da localidade (Lima & Gandolfi 2009). O limite para a classificação das áreas de céu e dossel variou de acordo com a imagem analisada. Cada uma das fotografias foi avaliada duas vezes, com o intuito de reduzir possíveis efeitos de erros operacionais e permitir a obtenção de um valor médio dos 22 atributos de estrutura da copa gerados pelo programa ao final das análises (para mais detalhes, ver Frazer, Canham & Lertzman 1999; Lima & Gandolfi 2009).

Apêndice S2. Métodos para coletar e analisar as características físicas e químicas do solo superficial.

Com o auxílio de uma pá foram coletadas amostras compostas de solo (Meira-Neto *et al.* 2005) em cada um dos 30 sítios inventariados floristicamente. Essas amostras foram provenientes da mistura do solo superficial contido no ponto central de cada uma das nove parcelas de cada sítio. Ao final da coleta, cada subamostra era misturada, armazenada em sacos plásticos e identificada adequadamente para posteriormente ser enviada aos laboratórios: 1) da empresa AGROLAB – Análises Ambientais, para obter a quantidade de matéria orgânica (MO) contida no solo; e 2) Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), para as análises física – densidade (densidade real e aparente do solo), composição granulométrica (% areia grossa, % areia fina, % silte, % argila e % argila natural) e umidade (residual, a 0.33 Atm e a 15 Atm) – e química do solo [Fósforo (P), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Sódio (Na), Potássio (K), Alumínio (Al), Hidrogênio (H), Enxofre (S), capacidade de troca catiônica (CTC), porcentagem da saturação por bases (V) e porcentagem de saturação por Al (M)].

Apêndice S3. Métodos para selecionar as variáveis ambientais mais importantes na amostragem.

Com o objetivo de determinar quais variáveis ambientais foram correlacionadas, primeiro foram elaboradas duas matrizes de correlação de Pearson ($\alpha= 0.05$) (Neter, Wasserman & Kutner 1990; Zar 1999): uma com as propriedades químicas e físicas do solo e outra com os atributos de disponibilidade de luz no sub-bosque. O cálculo empregou o inverso do coeficiente de não determinação [$1/(1-R^2)$] para a regressão do preditor sobre o outro. As variáveis complementares ou redundantes excluídas foram aquelas que mostraram valores de inflação (VIF) maiores que 0.4 (Neter, Wasserman & Kutner 1990). A exclusão ocorreu de modo que em um grupo de duas ou mais variáveis correlacionadas apenas uma mantinha-se para as análises posteriores. Assim, ao final das análises foram pré-selecionadas: 19 propriedades químicas e físicas do solo – matéria orgânica (MO), densidade aparente do solo (DAP), densidade real do solo (DR), areia grossa (AG), areia fina (AF), argila (ARG), porcentagem de argila natural (ARGN), classe textural (CTEX), umidade residual (URE), umidade a 0.33 ATM (U3AT), pH da água (APH), Fósforo (P), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Sódio (Na), Potássio (K), Alumínio (Al), Hidrogênio (H) e capacidade de troca catiônica (CTC); e três atributos de disponibilidade de luz no sub-bosque – porcentagem de abertura do dossel considerando a topografia da área (OPEN), quantidade de radiação incidente direta (ABVDIR) e difusa (ABVDIF) sob a superfície horizontal ou inclinada com o efeito da topografia e da copa.

Posteriormente, duas Análises de Componentes Principais (PCAs) foram realizadas para os atributos de solo e de disponibilidade de luz no sub-bosque. A primeira PCA de

dados de solo excluiu seis variáveis (AG, AF, P, Ca, Na e K) e selecionou outras 13 variáveis (MO, DAP, DR, ARG, ARGN, CTEX, URE, U3AT, APH, Mg, Al, H e CTC). Estas também foram consideradas as mais importantes na segunda e final análise de PCA, exibindo 44,36% da variância explicada pelo primeiro eixo. Para os dados de luminosidade, todas as variáveis foram importantes para a PCA, com uma variância explicada de 58,65% (eixo 1). Os autovalores para o primeiro eixo mostraram valores positivos de 5,77 e 1,76 para o solo e luminosidade, respectivamente. As análises de correlação de Pearson foram calculadas com o software STATISTICA version 7.0 (STATSOFT 2007) e as PCAs foram realizadas com o programa Statistical Package Multi variate (MVSP) versão demo 3.1 (KOVAC 2007).

Apêndice S4. Análise de Correspondência Canônica (CCA) para investigar as correlações entre a composição de espécies de herbáceas e os fatores ambientais.

Para conduzir as Análises de Correspondência Canônica (CCAs) foram elaboradas duas matrizes: uma com dados das espécies e outra com dados ambientais.

A matriz de espécies foi composta pelos dados de densidade absoluta das espécies em cada uma das cronossequências. Foram usadas apenas as espécies que apresentaram dez ou mais indivíduos na amostragem (41 espécies no total). Este procedimento é considerado apropriado nas técnicas de ordenação em geral, porque espécies raras ou com baixas densidades incrementam o volume dos cálculos e erros de interpretação, sem interferência relevante nos resultados (Gauch 1982). A matriz ambiental foi feita com os escores obtidos nas PCAs das características edáficas e de disponibilidade de luz no sub-bosque, além dos valores de cobertura florestal circundante e da idade de cada um dos sítios secundários amostrados. A CCA foi elaborada com o programa MVSP versão demo 3.1 (KOVAC 2007).

Tabela S1. Análise de Componentes Principais (PCA) para as propriedades física e química do solo e dos atributos de disponibilidade de luz no sub-bosque. Os autovalores, a proporção de variância explicada e os escores das variáveis (PCA loadings) são apresentados para os primeiro eixo de ordenação: CP1 = Componente Principal 1; CP2 = Componente Principal 2. Variáveis: MO = Matéria orgânica; DAP = densidade aparente do solo; DR = densidade real do solo; ARG = argila; ARGN = porcentagem de argila natural; CTEX = classe textural; URE = umidade residual; U3AT = umidade a 0.33 ATM; APH = pH da água; Mg = Magnésio; Al = Alumínio; H = Hidrogênio; CTC = capacidade de troca catiônica; OPEN = porcentagem de abertura do dossel considerando a topografia da área; ABVDIR = quantidade de radiação incidente direta sob a superfície horizontal ou inclinada com o efeito da topografia e da copa; ABVDIF = quantidade de radiação incidente difusa sob a superfície horizontal ou inclinada com o efeito da topografia e da copa.

PCA	Autovalores		Proporção de Variância		Variáveis	PCA Loadings		
	CP1	CP2	CP1	CP2		CP1	CP2	
Solo					MO	-0.343	-0.097	
					DAP	0.350	-0.083	
					DR	0.247	-0.175	
					ARG	-0.154	0.513	
					ARGN	-0.108	0.421	
					CTEX	-0.155	0.354	
		5.768	2.433	0.444	0.187	URE	-0.212	0.079
						U3AT	-0.320	0.124
						APH	0.261	0.340
						Mg	-0.135	0.329
						Al	-0.335	-0.273
						H	-0.379	-0.207
						CTC	-0.387	-0.156
Luz					OPEN	0.333	0.933	
	1.76	0.917	0.587	0.306	ABV DIR	0.653	-0.330	
					ABV DIF	0.680	-0.141	

Tabela S2. Lista das espécies de ervas amostradas nos 15 sítios de floresta secundária e (FS) e nos 15 sítios de floresta madura (FM) do corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.

Família / Espécie	Tipo Florestal
Acanthaceae	
1. <i>Ruellia ochroleuca</i> Mart. ex Nees	FS
Asteraceae	
2. <i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	FS
3. <i>Aspilia martii</i> Baker	FS
4. <i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex Wight	FS
5. <i>Praxelis pauciflora</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob	FS
6. <i>Tridax procumbens</i> (L.) L.	FS
Bromeliaceae	
7. <i>Bromelia laciniosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f	FS
8. <i>Hohenbergia ridleyi</i> (Baker) Mez	FS/FM
Commelinaceae	
9. <i>Commelina erecta</i> L.	FS
Cyperaceae	
10. <i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	FS
11. <i>Cyperus articulatus</i> L.	FS
12. <i>Cyperus laxus</i> Lam.	FS
13. <i>Cyperus ligularis</i> L.	FS

14. <i>Rhynchospora cephalotes</i> (Link) Schult.	FS/FM
15. <i>Rhynchospora comata</i> (Link) Schult.	FM
16. <i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckeler	FS
17. <i>Scleria bracteata</i> Cav	FS
18. <i>Scleria gaertneri</i> Raddi	FS
19. <i>Scleria reticularis</i> Michx. ex Willd.	FS
20. <i>Scleria secans</i> (L.) Urb.	FS/FM
21. <i>Scleria</i> sp.	FS
Euphorbiaceae	
22. <i>Euphorbia capitellata</i> Engelm.	FS
23. <i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	FS
Fabaceae	
24. <i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers.	FS
Heliconiaceae	
25. <i>Heliconia psittacorum</i> L.f.	FS/FM
Lamiaceae	
26. <i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	FS
Malvaceae	
27. <i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	FS
Maranthaceae	
28. <i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Körn.	FM
29. <i>Monotagma plurispicatum</i> (Körn.) K.Schum.	FM
Orchidaceae	

- | | |
|---|-------|
| 30. <i>Epidendrum cinnabarinum</i> Salzm. ex Lindl. | FM |
| 31. <i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl. | FS/FM |
| 32. <i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl. | FM |

Oxalidaceae

- | | |
|---|----|
| 33. <i>Oxalis divaricata</i> Mart. ex Zucc. | FS |
|---|----|

Poaceae

- | | |
|--|-------|
| 34. <i>Brachiaria mutica</i> (Forssk.) Stapf | FS |
| 35. <i>Digitaria insularis</i> (L.) Mez ex Ekman | FS |
| 36. <i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br. | FS |
| 37. <i>Ichnanthus calvescens</i> (Trin.) Döll | FS |
| 38. <i>Ichnanthus dasycoleus</i> Tutin | FS/FM |
| 39. <i>Ichnanthus leiocarpus</i> (Spreng.) Kunth | FM |
| 40. <i>Ichnanthus tenuis</i> (J. Presl.) Hitchc. & Chase | FM |
| 41. <i>Imperata brasiliensis</i> Trin. | FS |
| 42. <i>Lasiacis divaricata</i> (L.) Hitchc. | FS/FM |
| 43. <i>Loudetia flammida</i> (Trin.) C.E.Hubb | FS/FM |
| 44. <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon &
S.W.L.Jacobs | FS |
| 45. <i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka | FS |
| 46. <i>Paspalum arundinaceum</i> Poir. | FS |
| 47. <i>Panicum millegrana</i> Poir. | FS |
| 48. <i>Pharus latifolius</i> L. | FM |
| 49. <i>Piresia sympodica</i> (Döll) Swallen | FM |

- | | |
|--|-------|
| 50. <i>Olyra latifolia</i> L. | FM |
| 51. <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston | FS |
| 52. <i>Setaria setosa</i> (Sw.) P.Beauv. | FS/FM |
| 53. <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br. | FS |
| 54. <i>Streptogyna americana</i> C. E. Hubb. | FM |
| 55. <i>Streptostachys asperifolia</i> Desv. | FS/FM |

Polygalaceae

- | | |
|---|----|
| 56. <i>Asemeia violacea</i> (Aubl.) J.F.B.Pastore &
J.R.Abbott | FS |
|---|----|

Portulacaceae

- | | |
|--|----|
| 57. <i>Portulaca hirsutissima</i> Cambess. | FS |
| 58. <i>Talinum racemosum</i> (L.) Rohrb. | FS |

Rubiaceae

- | | |
|---|-------|
| 59. <i>Borreria hyssopifolia</i> (Willd. ex Roem. & Schult.)
Bacigalupo & E.L.Cabral | FS |
| 60. <i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey. | FS |
| 61. <i>Borreria scabiosoides</i> Cham. & Schltdl. | FM |
| 62. <i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltdl.) Steud. | FS/FM |

Scrophulariaceae

- | | |
|------------------------------------|----|
| 63. <i>Stemodia foliosa</i> Benth. | FS |
|------------------------------------|----|

Verbenaceae

- | | |
|--|----|
| 64. <i>Priva</i> aff. <i>lappulacea</i> (L.) Pers. | FS |
|--|----|

Violaceae

65. *Pombalia calceolaria* (L.) Paula-Souza FS

Morfoespécies

66. SP.1 FS

67. SP.2 FS

Tabela S3. Espécies indicadoras de áreas de floresta secundária (FS) e de floresta madura (FM) no corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil. N° = Número de indivíduos por hábitat; % = Densidade relativa por hábitat.

Espécies indicadoras	Família	Tipo florestal	N°. ind.	%	IV ^a	P values ^a
<i>Paspalum arundinaceum</i>	Poaceae	FS	9096	25.3	0.47	0.001
<i>Digitaria insularis</i>	Poaceae	FS	4774	13.3	0.40	0.001
<i>Cyperus aggregatus</i>	Cyperaceae	FS	1924	5.3	0.33	0.001
<i>Megathyrsus maximus</i>	Poaceae	FS	3567	9.9	0.32	0.001
<i>Commelina erecta</i>	Commelinaceae	FS	1194	3.3	0.23	0.001
<i>Setaria setosa</i>	Poaceae	FS	5312	14.8	0.19	0.001
<i>Loudetia flammida</i>	Poaceae	FS	2010	5.6	0.19	0.001
<i>Streptostachys asperifolia</i>	Poaceae	FS	612	1.7	0.17	0.001
<i>Cyperus laxus</i>	Cyperaceae	FS	315	0.9	0.13	0.001
<i>Melinis repens</i>	Poaceae	FS	2159	6.0	0.13	0.001
<i>Tridax procumbens</i>	Asteraceae	FS	753	2.1	0.11	0.001
<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	Euphorbiaceae	FS	40	0.1	0.07	0.005
<i>Scleria gaertneri</i>	Cyperaceae	FS	768	2.1	0.07	0.008
<i>Imperata brasiliensis</i>	Poaceae	FS	467	1.3	0.06	0.010
<i>Oxalis divaricata</i>	Oxalidaceae	FS	150	0.4	0.05	0.026
<i>Panicum millegrana</i>	Poaceae	FS	440	1.2	0.05	0.017
Morfoespécie 2	Morfoespécie	FS	15	0.04	0.04	0.036
<i>Praxelis pauciflora</i>	Asteraceae	FS	17	0.05	0.04	0.043

<i>Priva</i> aff. <i>lappulacea</i>	Verbenaceae	FS	80	0.2	0.04	0.036
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Poaceae	FS	94	0.3	0.04	0.036
<i>Scleria bracteata</i>	Cyperaceae	FS	144	0.4	0.04	0.024
<i>Ichnanthus leiocarpus</i>	Poaceae	FM	2457	35.3	0.45	0.001
<i>Monotagma plurispicatum</i>	Maranthaceae	FM	1982	28.4	0.38	0.001
<i>Ischnosiphon gracilis</i>	Maranthaceae	FM	166	2.4	0.21	0.001
<i>Rhynchospora cephalotes</i>	Cyperaceae	FM	595	8.5	0.17	0.001
<i>Streptogyna americana</i>	Poaceae	FM	349	5.0	0.16	0.001
<i>Olyra latifolia</i>	Poaceae	FM	162	2.3	0.14	0.001
<i>Hohenbergia ridleyi</i>	Bromeliaceae	FM	70	1.0	0.12	0.002
<i>Scleria secans</i>	Cyperaceae	FM	253	3.6	0.11	0.002
<i>Piresia sympodica</i>	Poaceae	FM	167	2.4	0.08	0.002
<i>Spermacoce scabiosoides</i>	Rubiaceae	FM	234	3.4	0.06	0.003
<i>Prescottia stachyodes</i>	Orchidaceae	FM	8	0.1	0.06	0.003

^a A significância estatística (*P* values) dos valores indicadores (IV) das espécies foi calculada usando o procedimento de randomização descrito por Dufrêne & Legendre (1997).

Tabela S4. Resultados da seleção dos modelos baseados em informação teórica e inferência de modelos múltiplos para a diversidade e densidade da assembleia de ervas em sítios de florestas secundárias no corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.

Abaixo são indicados apenas o conjunto dos modelos para o qual a soma dos pesos de Akaike ($\sum w_i$) foram 0.95, possuindo assim uma confiança de 95% que o conjunto contém o melhor modelo de aproximação ao modelo verdadeiro. O melhores modelos são aqueles incluídos no conjunto de modelos $\Delta AICc < 2$ e são indicados com um asterisco (*).

Preditores: CF = percentual de cobertura florestal em um buffer de 500 m do centro de cada local de estudo; SOLO = atributos físicos e químicos do solo; LUZ = disponibilidade de luz no sub-bosque; e IDA = Idade de pousio das florestas secundárias.

Variáveis resposta	Modelos	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Riqueza de espécies (0D)	${}^0D \sim 1 + IDA + LUZ *$	87.52	0.00	0.371
	${}^0D \sim 1 + LUZ *$	88.14	0.61	0.272
	${}^0D \sim 1 + LUZ + CF *$	89.49	1.97	0.139
	${}^0D \sim 1 + IDA + LUZ + CF$	89.89	2.36	0.114
	${}^0D \sim 1 + SOLO + LUZ$	91.86	4.34	0.042
	${}^0D \sim 1 + IDA + SOLO + LUZ$	92.18	4.66	0.036
Inverso da concentração de Simpson (2D)	${}^2D \sim 1 + LUZ *$	43.95	0.00	0.373
	${}^2D \sim 1 + IDA *$	44.72	0.76	0.255
	${}^2D \sim 1 + IDA + LUZ$	46.89	2.94	0.086
	${}^2D \sim 1 + LIGHT + CF$	47.13	3.17	0.076
	${}^2D \sim 1 + SOLO + LUZ$	47.72	3.76	0.057
	${}^2D \sim 1 + IDA + CF$	48.31	4.36	0.042

	${}^2D \sim 1 + \text{IDA} + \text{SOLO}$	48.37	4.41	0.041
	${}^2D \sim 1$	49.33	5.37	0.025
Fator de Equitatividade	$EF \sim 1 + \text{CF} *$	-16.78	0.00	0.302
(<i>EF</i>)	$EF \sim 1*$	-16.23	0.55	0.229
	$EF \sim 1 + \text{IDA} + \text{LUZ}$	-13.85	2.93	0.070
	$EF \sim 1 + \text{IDA}$	-13.45	3.33	0.057
	$EF \sim 1 + \text{LUZ}$	-13.45	3.34	0.057
	$EF \sim 1 + \text{IDA} + \text{CF}$	-13.42	3.36	0.056
	$EF \sim 1 + \text{LUZ} + \text{CF}$	-13.27	3.51	0.052
	$EF \sim 1 + \text{SOLO}$	-13.25	3.53	0.052
	$EF \sim 1 + \text{SOLO} + \text{CF}$	-12.99	3.79	0.045
	$EF \sim 1 + \text{IDA} + \text{LUZ} + \text{CF}$	-12.82	3.97	0.042
Densidade de ervas	$\text{DENS} \sim 1 + \text{CF}*$	18.26	0.00	0.292
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{SOLO} + \text{CF} *$	18.62	0.35	0.245
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{IDA} + \text{CF} *$	19.44	1.18	0.162
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{LUZ} + \text{CF} *$	20.08	1.82	0.117
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{IDA} + \text{SOLO} + \text{CF}$	21.57	3.31	0.056
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{SOLO} + \text{LUZ} + \text{CF}$	21.93	3.67	0.047
	$\text{DENS} \sim 1 + \text{IDA} + \text{LUZ} + \text{FC}$	23.25	4.99	0.024
	$\text{DENS} \sim 1$	24.22	5.96	0.015

Referências

- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**: 345–366.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999) *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0*. New York: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, 36 p.
- Gauch, H. C. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge: Cambridge University, 298 p.
- Kovac, W.L. (2007) *MVSP – A Multivariate Statistical Package*. Version 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales.
- Lima, R.A.F. & Gandolfi, S. (2009) Structure of the herb stratum under different light regimes in the Submontane Atlantic Rain Forest. *Brazilian Journal of Biology*, **69**(2): 289-296.
- Meira Neto, J.A.A., Martins, F.R. & Souza, A.L. (2005) Influência da cobertura e do solo na composição florística do sub-bosque em uma floresta estacional semidecidual em Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **19**: 473-486.
- Neter, J., Wasserman, W. & Kutner, M.H. (1990) *Applied linear statistical models*. Irwin, Chicago.
- Prado, P.I., Lewinsohn, T.M., Carmo, R.L. & Hogan, D.J. (2002) *Ambiente e Sociedade*, Campinas, SP: v.10, p. 69-83.
- STATSOFT, INC. (2007) *Statistica (data analysis software system)*, version 7.
<www.statsoft.com>
- ZAR, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4 ed. Prentice Hall, New Jersey.

MANUSCRITO II

SÍTIO DE FLORESTA SECUNDÁRIA COM QUATRO ANOS DE ABANDONO CANAVIEIRO

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

5. MANUSCRITO II

Patrícia Barbosa Lima, Víctor Arroyo-Rodríguez, Marcelo Tabarelli, Carmen

Silvia Zickel

**RIQUEZA E DENSIDADE DE ERVAS NATIVAS E POTENCIAL INVASOR DE
EXÓTICAS EM UMA CRONOSSEQUÊNCIA NA FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

A SER ENVIADO AO PERIÓDICO:

BIOLOGICAL INVASIONS



1 **Riqueza e Densidade de Ervas Nativas e Exóticas em uma Cronossequência Canavieira**
2 **Inserida na Floresta Atlântica Nordestina**

3

4 Patrícia Barbosa Lima^{1*}, Victor Arroyo-Rodríguez², Marcelo Tabarelli³, Carmen Sílvia
5 Zickel⁴

6

7 1 Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal
8 Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900,
9 Pernambuco, Brasil.

10 2 Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México,
11 Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia
12 58190, Michoacán, México.

13 3 Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes
14 Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil.

15 4 Departamento de Biologia, Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco,
16 Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.

17 *Autor para correspondência: E-mail: patriciablina@gmail.com

18

19

20

21

22

23

24

25

1 **Resumo**

2

3 A invasão biológica constitui um fenômeno preocupante que há décadas ameaça a
4 biodiversidade do planeta. O crescimento desordenado de ambientes antrópicos tem
5 contribuído no incremento da introdução de espécies exóticas e, conseqüentemente, vem
6 criando um ambiente propício à invasão das mesmas. Este estudo objetivou compreender
7 como herbáceas exóticas afetam a riqueza e densidade de ervas nativas em uma
8 cronossequência inserida na paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú da floresta
9 Atlântica nordestina. Nos períodos secos dos anos de 2013 e 2014 foram distribuídas 270
10 parcelas (5x5m) em 30 sítios: 15 canaviais abandonados (idades de quatro a 30 anos) e 15
11 sítios de floresta madura, nos quais todas as ervas nativas e exóticas foram registradas. Foram
12 inventariadas 42.966 ervas (sendo 32.915 e 10.615 indivíduos nativos e exóticos,
13 respectivamente) reunidas em 67 espécies (59 nativas; seis exóticas; duas morfoespécies). A
14 riqueza e densidade de ervas nativas foram significativamente maiores, tanto nos sítios
15 maduros quanto nos secundários. Entre as espécies exóticas, *Oeceoclades maculata* foi a
16 única encontrada nos dois hábitats. Apenas *Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximum*
17 influenciaram negativamente a riqueza de ervas nativas, confirmando sua invasão na área
18 secundária. As demais espécies exóticas foram consideradas estabelecidas. Entretanto, o
19 avanço da sucessão conseguiu minimizar os impactos das invasoras sobre as nativas, que
20 apresentou aumento da riqueza ao longo do tempo, ressaltando a resistência biótica de
21 ambientes secundários tardios e maduros. Portanto, apesar de possuir espécies invasoras na
22 cronossequência, a paisagem estudada exhibe uma rica e densa flora de ervas nativas,
23 favorecida pelo incremento da resistência biótica associada ao avanço sucessional.

24 **Palavras-chave:** Ervas exóticas; Espécies invasoras; Espécies nativas; Florestas secundárias;
25 Regeneração natural.

1 **Introdução**

2

3 A crescente dominação de florestas secundárias nas paisagens tropicais tem gerado
4 uma grande preocupação em torno do comportamento de suas espécies e sobre o futuro de sua
5 biodiversidade (Wright e Muller-Landau 2006a,b; Marris 2009; Norden et al. 2009; Aide et
6 al. 2013; Melo et al. 2013; Bongers et al. 2015). O uso do solo para atividades antrópicas (por
7 exemplo, agricultura e pecuária) tem sido a forma mais comum de introdução de espécies
8 exóticas (Richardson et al. 2000; Costa e Magnusson 2002; Beggs et al. 2005; Reaser et al.
9 2005; Rejmanek et al. 2005a; Ziller 2006; Ziska et al. 2011; Pysek et al. 2012; Rojas-
10 Sandoval e Acevedo-Rodríguez 2015). Assim, a associação da perturbação com a introdução
11 de espécies, conseqüentemente, aumenta as chances desses ambientes antropizados serem
12 invadidos por espécies exóticas invasoras (Rejmánek et al. 2005b; Catford et al. 2009).

13 As espécies exóticas invasoras são atualmente a segunda maior ameaça à
14 biodiversidade do planeta, ficando atrás apenas da destruição de habitats realizada pela
15 exploração humana direta (Lambertini et al. 2011; Luque et al. 2013; Simberloff 2014). Esse
16 grupo é amplamente reconhecido por causar impactos ecológicos sobre as espécies nativas
17 (diminuindo sua riqueza e diversidade em pequenas escalas), causando alterações tanto na
18 dinâmica das comunidades, quanto na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas
19 (Catford et al. 2009; Lambertini et al. 2011; Richardson et al., 2011; Vila et al. 2011).

20 No caso de espécies de plantas invasoras, percebe-se uma integração de características
21 biológicas que potencializam seu poder de invasão sobre os ambientes perturbados, ou seja,
22 que aumentam a invasividade dessas espécies, tais como: o rápido desenvolvimento
23 vegetativo; um período juvenil curto; um período de fertilidade longo; a geração de uma prole
24 em grande número; reprodução sexuada e assexuada; interferência no crescimento de plantas
25 circunvizinhas; sistemas de auto-polinização e polinização cruzada; facilidade de adaptação às

1 condições adversas; baixa exigência nutricional; boa resistência ao fogo; boa germinação de
2 sementes; sementes pequenas de fácil dispersão; e formação de aglomerados densos (Zalba e
3 Ziller 2010; Rejmanek et al. 2005a).

4 Além disso, a invasão de uma espécie exótica envolve a susceptibilidade do ambiente
5 à invasão, a semelhança desse ambiente com o local de origem da mesma, bem como, a
6 pressão de propágulos (Plucênio et al. 2013). A tendência geral é de que comunidades
7 perturbadas são mais invadidas do que comunidades não perturbadas (Rejmánek et al. 2005b).
8 A presença de espécies nativas auxilia na defesa contra a propagação de invasoras em
9 ambientes não perturbados, devido à elevada habilidade das nativas na utilização de recursos,
10 e.g. luz difusa de ambientes mais sombreados (Kennedy et al. 2002; Rejmanek et al. 2005b).
11 Comunidades ricas têm seus recursos ou nichos amplamente utilizados, tornando-os
12 indisponíveis para novas espécies colonizadoras (Vitule e Prodocimo 2012). Assim, a rápida
13 recuperação na riqueza e densidade de indivíduos após a perturbação pode ser uma explicação
14 plausível que torna habitats tropicais úmidos mais resistentes à invasão (Rejmanek et al.
15 2005b; Catford et al. 2009; Richardson et al. 2011).

16 A floresta Atlântica atualmente é constituída por uma ampla gama de áreas florestais
17 em distintas fases de sucessão (Morellato e Haddad 2000; Ribeiro et al. 2009). Este representa
18 um cenário de transformação antropogênica ideal para avaliar a ocorrência e o
19 comportamento das plantas exóticas em florestas secundárias de uma cronosequência de
20 abandono canavieiro. Diante disso, este estudo teve o objetivo de responder as seguintes
21 perguntas: 1) a flora herbácea de sítios de florestas secundárias e maduras incluem espécies de
22 ervas exóticas? 2) se ervas exóticas existirem, como essas exóticas afetam a riqueza e
23 densidade de ervas nativas ao longo de uma cronosequência de abandono canavieiro? e 3)
24 estas espécies exóticas podem ser consideradas invasoras para a paisagem estudada? As
25 hipóteses deste estudo foram: 1) espécies exóticas estão presentes na assembleia de ervas de

1 sítios de floresta secundária e ausentes em sítios de floresta madura, por consequência da
2 resistência biótica atribuída aos ambientes maduros; 2) nas florestas secundárias ocorre o
3 incremento na densidade de exóticas em detrimento da riqueza e densidade de ervas nativas,
4 nos quais poucas espécies podem tornar-se invasoras; e 2) Nas florestas secundárias, o
5 avanço da sucessão atua diminuindo a densidade de ervas exóticas e incrementando a riqueza
6 e densidade de ervas nativas, assim como ocorre em florestas maduras.

7

8 **Material e Métodos**

9

10 **Área de estudos**

11 O estudo foi realizado na paisagem fragmentada do Corredor Ecológico Pacatuba-
12 Gargaú (6°58'19.32" e 7°04'7.44"S e 35°07'54.06" e 35°05'36.42"O), inserido entre os
13 municípios de Santa Rita, Sapé, Cruz do Espírito Santo, Capim e Rio Tinto, todos no estado
14 da Paraíba, Nordeste do Brasil. Esta paisagem apresenta uma altitude máxima de 230 m, está
15 localizada nas imediações da bacia dos rios Miriri e Paraíba, possuindo um terreno plano a
16 suave ondulado, no qual há uma grande quantidade de áreas com solos do tipo Argissolos e
17 Latossolos, e de Neossolos e Espodosolos em menor proporção (Lima et al., manuscrito 1 da
18 tese). A temperatura média anual é de 25°C, com médias anuais de precipitação variando
19 entre 1.300 e 1.700 mm/ano, nas porções Oeste e Leste, respectivamente. Os meses
20 compreendidos entre outubro e dezembro são classificados como os mais secos do ano, por
21 apresentarem precipitação menor do que 60 mm por mês (IBGE 2008). No entanto, no
22 período em que ocorreram as coletas, ocorreu uma estação seca prolongada na paisagem,
23 observando-se uma precipitação média de 32 mm/mês (INMET 2016).

24 Em virtude do longo histórico de fragmentação florestal (consequência da agricultura),
25 atualmente pode-se observar na paisagem a presença de inúmeros remanescentes florestais

1 que possuem em torno de 1 até 1.000 ha de extensão e que estão sob diversas fases de
2 regeneração natural pós-abandono do cultivo canavieiro e de outros tipos de culturas (Lima et
3 al., manuscrito 1). Além disso, destaca-se a presença de cerca de 20% (aproximadamente
4 19.140 ha de extensão) de vegetação classificada como Floresta Estacional Semidecidual de
5 Terras Baixas circundada por uma matriz canavieira (Veloso et al. 1991; Lima et al.,
6 manuscrito 1).

7

8 **Desenho amostral**

9 A seleção dos sítios para a amostragem da flora herbácea contemplou uma
10 cronossequência de 15 canaviais abandonados (em regeneração natural), além de 15 sítios de
11 referência (sítios controle) (Lima et al., manuscrito 1). Os sítios em regeneração (ambientes
12 com vegetação secundária) apresentaram as seguintes idades: quatro anos (n=1); cinco anos
13 (n=2); seis anos (n=1); 12 anos (n=1); 14 anos (n=1); 15 anos (n=2); 16 anos (n=3); 20 anos
14 (n=2); e 30 anos (n=2). Já os sítios controle não apresentavam evidências de antropização e
15 possuíam uma flora caracterizada por espécies típicas da floresta Atlântica Nordeste, sendo
16 assim consideradas áreas em um bom estado de conservação da vegetação original. Todas
17 estas áreas foram selecionadas a partir de informações cedidas pelos gestores da Usina Miriri
18 Alimentos e Bioenergia, além das informações prestadas por um guia de campo local também
19 vinculado a esta usina (Lima et al., manuscrito 1).

20 Para contemplar todos os 30 sítios, o inventário das ervas foi realizado em duas
21 estações secas nos anos de 2013 (janeiro a abril e novembro a dezembro) e 2014 (janeiro)
22 (Lima et al., Manuscrito 1). Dessa maneira, as características ambientais de todos os sítios
23 seria semelhante, por dois motivos: primeiro pelo período sazonal; e segundo por uma menor
24 variação nos fatores abióticos. A coleta de dados apenas uma vez em cada sítio está de acordo

1 com os trabalhos sobre cronossequência, que fazem um levantamento em um conjunto de
2 sítios dispostos ao longo de um eixo de tempo desde a perturbação (Chazdon 2014).

3 Para a amostragem dos dados bióticos foram estabelecidas nove parcelas de 5×5 m em
4 cada uma das 30 áreas selecionadas, de modo que fossem estabelecidos três transectos
5 paralelos de 50 m de comprimento e distância de 10 m entre si, dentro dos quais as parcelas
6 foram distribuídas igualmente aos 0 m, 25 m e 50 m (Lima et al., manuscrito 1). Ao todo 270
7 parcelas foram inventariadas, o que equivale a uma área amostral de 0,675 ha.

8 No interior de cada parcela foi inventariada toda planta terrícola e não lenhosa
9 (Gonçalves e Lorenzi 2011), incluindo as saprófitas, Samambaias e Lycophytas (Inácio e
10 Jarenkow 2008), mas excluindo plântulas de outras assembleias (Richards 1996). Com o
11 intuito de contabilizar o número de ervas presentes na amostragem, foi considerado como um
12 indivíduo toda planta que não apresentava conexão entre si ao nível do solo (Cheung et al.
13 2009; Lima et al. 2015).

14 Todo indivíduo herbáceo não identificado foi coletado com o intuito de posterior
15 identificação a partir de comparação com os exemplares presentes no herbário Dárdano de
16 Andrade Lima (da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária – IPA, Recife) e/ou do
17 envio de amostras (ou fotografias) para especialistas.

18 A classificação taxonômica adotada foi baseada no sistema de classificação do APG
19 III (2009). A base de dados do Projeto da Flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>) foi
20 utilizada para confirmar a grafia dos nomes das espécies e autores, e para classificar as
21 espécies de acordo com a origem geográfica. Sendo, posteriormente, verificada se as espécies
22 exóticas do presente estudo eram consideradas invasoras no Brasil a partir da rede temática da
23 Inter-American Biodiversity Information Network (IABIN) para Espécies Exóticas Invasoras
24 (I3N) do Instituto Hórus (2015).

25

1 **Análise de dados**

2 Para verificar se a sequência de dados de todas as amostras apresentava distribuição
3 normal realizou-se o teste de Shapiro-Wilk (teste W), com o auxílio do *software* Biostat 5.0
4 (Ayres et al., 2007).

5 Para testar as diferenças nas riquezas e densidades médias de ervas nativas e exóticas
6 entre os habitats maduro e secundário foi utilizado o teste Mann-Whitney ($p < 0,05$), a partir
7 do *software* Biostat 5.0 (Ayres et al., 2007).

8 A associação na distribuição das densidades de ervas nativas e exóticas ao longo da
9 cronossequência de FS foi avaliada usando-se o teste de qui quadrado, sob um alfa de 0,05
10 (Zar 1999).

11 Para verificar o efeito da densidade de ervas exóticas sobre a riqueza e densidade de
12 ervas nativas ao longo da cronossequência, foram executados dez Modelos Lineares
13 Generalizados (GLMs), usando-se as espécies exóticas com maior número de indivíduos na
14 amostragem como variáveis independentes e eliminando aquelas com baixa densidade: 1)
15 *Digitaria insularis* (L.) Fedde; 2) *Megathyrsus maximus* (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L. Jacobs;
16 e 3) *Melinis repens* (Willd.) Zizka.

17 Os GLMs envolveram oito diferentes critérios: 1) a densidade total dos indivíduos
18 exóticos ao longo da cronossequência sobre a riqueza de espécies nativas e 2) sobre a
19 densidade de espécies nativas (DN); 3) a densidade de *D. insularis* ao longo da
20 cronossequência sobre RN e 4) sobre DN; 5) a densidade de *M. maximus* ao longo da
21 cronossequência sobre RN e 6) sobre DN; e 7) a densidade de *M. repens* ao longo da
22 cronossequência sobre RN e 8) sobre DN. Como é recomendado para o caso de análises que
23 envolvam dados de contagem, todos os dados foram ajustados à distribuição de Poisson e à
24 função de ligação Logarítmica, que foram calculados através do desvio para evitar erros
25 associados à sobredispersão dos dados (Crawley 2007). Para verificar a significância das

1 variáveis isoladamente ou da interação de ambas, as mesmas foram removidas dos modelos
2 de forma gradual. Todos os dados usados no GLM foram analisados no programa Statistica
3 (versão 7.0) e visualizados com o auxílio do programa Sigma Plot (versão 10).

4 Para verificar a associação das espécies herbáceas nativas com a idade da
5 cronossequência e com as espécies exóticas foi realizada uma Análise de Correspondência
6 Canônica (CCA), envolvendo uma matriz de vegetação e uma matriz ambiental. A primeira
7 matriz contemplou todos os valores de densidade das espécies nativas que ocorriam com
8 número igual ou maior do que dez indivíduos (Lima et al. 2015), para minimizar os erros de
9 interpretação associados às espécies raras ou com baixa densidade (Gauch 1982). Já a
10 segunda matriz foi composta pelos dados referentes às idades incluídas na cronossequência e
11 de densidade das espécies exóticas (*D. insularis*, *M. maximus* e *M. repens*). Para avaliar as
12 significâncias da CCA (para as variáveis e para os eixos), realizou-se o Teste de Permutação
13 de Monte Carlo, com 999 permutações e nível de significância de 5% de probabilidade. A
14 CCA foi elaborada no Programa R (versão 3.2.0), a partir do pacote Vegan 2.3 (Oksanen et al.
15 2010) e o gráfico gerado através do programa MultiVariate Statistical Package (MVSP)
16 (versão demo 3.1) (Kovac 2007).

17

18 **Resultados**

19

20 Na paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú foi registrado um total de 67
21 espécies em 20 famílias e duas morfoespécies (Tabela S1). Sua flora herbácea exótica
22 contemplou seis gêneros monoespecíficos, que em sua maioria (aproximadamente 83%)
23 pertenceu a Poaceae, sendo uma única espécie pertencente à Orchidaceae (Tabela 1). E juntas
24 estas espécies contribuíram com aproximadamente 9% do total de ervas inventariadas nos 30
25 sítios. Todas as demais espécies identificadas ao nível específico foram consideradas nativas

1 para o Brasil. Das seis espécies exóticas registradas nesta paisagem, quatro foram
2 reconhecidas na literatura como espécies exóticas invasoras para o Brasil (Tabela 1).

3 A única espécie exótica registrada em ambos os tipos de hábitat foi *Oeceoclades*
4 *maculata*, que ocorreu com 15 indivíduos aos 20 anos de abandono e, apenas, sete indivíduos
5 em FM (Tabela 1; Fig. 1). As demais espécies ocorreram ao longo dos sítios de FS com
6 diferenciação de densidade ao longo dos 30 anos de abandono agrícola (Fig. 1). Foram
7 destacadas as maiores densidades de: 1) *Digitaria insularis* – espécie representada por 4.774
8 indivíduos (13,26% do total de indivíduos amostrados), presente em aproximadamente 78%
9 das áreas secundárias inventariadas, sendo sua menor e maior densidades aos cinco anos e 15
10 anos de abandono, respectivamente; 2) *Megathyrsus maximus*, com 3.567 indivíduos (9,91%),
11 também presente em praticamente todas as idades (67%), com menor densidade aos cinco
12 anos e maior densidade aos seis anos; e 3) *Melinis repens*, com 2.159 indivíduos (5,99%),
13 presente também em 67% da cronossequência, com menor densidade aos 30 anos e maior
14 densidade aos quatro anos. As demais espécies evidenciaram um número baixo de indivíduos
15 em toda cronossequência, tais como: a *Urochloa mutica* (107 indivíduos, aos cinco e 15 anos;
16 0,29% do total de indivíduos amostrados), a *Eragrostis ciliaris* (22, aos cinco anos; 0,06%) e
17 a *Oeceoclades maculata* (15, aos 20 anos; 0,04%) (Fig. 1).

18 Quanto à riqueza e densidades de plantas herbáceas, foi possível observar que as ervas
19 nativas são significativamente maiores em riqueza e densidade tanto nos sítios de FM quanto
20 em FS (Tabela 2). Na paisagem foram registrados 42.966 indivíduos, sendo 6.967 indivíduos
21 em FM e 35.999 em FS. Analisando-se os grupos de espécies separadamente, observou-se
22 maior densidade de ervas nativas ($U = 40$; $p < 0,001$) em FM, bem como, maior riqueza ($U =$
23 $17,5$; $p < 0,0001$) e densidade ($U = 12,5$; $p < 0,0001$) de ervas exóticas em FS. Todavia,
24 quando se avalia a diferença na riqueza média de ervas nativas não é constatada diferença
25 significativa entre os ambientes ($U = 74$; $p = 0,05$) (Tabela 2).

1 O teste qui quadrado indicou uma associação significativa entre a densidade de
 2 espécies herbáceas nativas e exóticas (g.l. = 8; $\chi^2 = 512,8$; $p < 0,05$), indicando que no
 3 momento em que a densidade total das exóticas atinge menos de 65% da proporção de
 4 indivíduos em cada idade, as espécies nativas foram significativamente mais densas. Exceção
 5 foi observada aos seis anos de abandono: única idade em que o número de indivíduos exóticos
 6 supera o número de indivíduos nativos (Fig. 1).

7 Quanto à interação entre a riqueza/densidade de exóticas ao longo da cronosequência
 8 e a riqueza/densidade de nativas, o GLM revelou distintos e inesperados resultados (Tabela
 9 3). A densidade total de exóticas não afetou significativamente a riqueza/densidade de nativas
 10 na cronosequência. Entretanto, interações significativas foram observadas quando as
 11 análises envolveram as densidades das três principais espécies exóticas: 1) influência positiva
 12 sobre RN pela associação da idade com as densidades de *Digitaria insularis* (RN ~ Idade +
 13 *Digitaria*; $\chi^2=4,1216$; $P=0,0423$) e *Megathyrsus maximum* (RN ~ Idade + *Megathyrsus*;
 14 $\chi^2=12,5689$; $P=0,0003$); 2) influência negativa das densidade de *Digitaria insularis* (RN ~
 15 *Digitaria*; $\chi^2=4,2482$; $P=0,03929$) e *Megathyrsus maximum* (RN ~ *Megathyrsus*; $\chi^2=5,0280$;
 16 $P=0,0249$) sobre RN; e 3) influência positiva da idade sobre RN, apenas, nas análises que
 17 contemplavam os grupos de dados que envolviam a densidade de *Melinis repens* (RN ~ Idade;
 18 $\chi^2=4,9490$; $P=0,0261$) e o conjunto das densidades das três espécies (RN ~ Idade; $\chi^2=4,1385$;
 19 $P=0,0419$) (Tabela 2; Fig. 2).

20 A análise de CCA evidenciou uma inércia total de 5,331, com autovalores de 0,5830 e
 21 0,4633 para os eixos 1 e 2, respectivamente. A proporção explicada total dos dois primeiros
 22 eixos foi de 80,7%, sendo 44,9% explicado pelo primeiro eixo e 35,7% pelo segundo eixo. Os
 23 testes de permutação de Monte Carlo não mostraram correlações significativas para os dois
 24 primeiros eixos de ordenação e para a associação das espécies com as variáveis: $F_{\text{Eixo1}} =$
 25 1,4450, $P_{\text{Eixo1}} = 0,232$; $F_{\text{Eixo2}} = 1,1482$, $P_{\text{Eixo2}} = 0,332$; $F_{\text{Idade}} = 0,9648$, $P_{\text{Idade}} = 0,502$; $F_{\text{Digitaria}} =$

1 0,6697, $P_{\text{Digitaria}} = 0,559$; $F_{\text{Megathyrsus}} = 1,1262$, $P_{\text{Megathyrsus}} = 0,390$; $F_{\text{Melinis}} = 0,4512$, $P_{\text{Melinis}} =$
2 0,784. Mesmo não sendo significativas as relações observadas, destacam-se no eixo 1 as
3 espécies *Lasiacis divaricata*, *Heliconia psittacorum*, *Oxalis divaricata* e *Priva lappulacea*,
4 que foram espécies positivamente influenciadas pelo aumento da idade e diminuição nas
5 densidades de *Melinis repens* e *Digitaria insularis*, contrariamente ao caso das espécies
6 *Borreria hyssopifolia* e Indeterminada 2 (Fig. 3). Já no eixo 2 as espécies
7 *Richardia grandiflora* e *Tridax procumbens* foram relacionadas à maior quantidade de
8 indivíduos de *Megathyrsus maximum*.

9

10 **Discussão**

11

12 A paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú apresenta uma grande riqueza e
13 densidade de plantas herbáceas, sendo a maioria representada por espécies nativas. Um
14 pequeno número de espécies de ervas exóticas foi registrado ao longo de toda
15 cronossequência de abandono canavieiro, com raros indivíduos exóticos (de uma única
16 espécie) encontrados em FM. Como as monoculturas são consideradas sistemas
17 ecologicamente simples, possivelmente, quando as mesmas são cortadas sua vulnerabilidade à
18 chegada e dominação de novas espécies aumenta (Levine e D'Antonio 1999) e,
19 consequentemente, espécies exóticas podem ser mais facilmente introduzidas nesse ambiente
20 antrópico, assim como observado nos sítios secundários da paisagem estudada.

21 Apesar da diferença de riqueza e densidade encontrada entre as ervas nativas e
22 exóticas e da identificação de espécies exóticas invasoras no Brasil, não houve perda
23 significativa na riqueza e densidade das ervas nativas dentro dos sítios de FS. Ao contrário, as
24 ervas nativas se sobressaíram nesse ambiente, com exceção dos seis anos de abandono, que

1 exibiu maior densidade de exóticas. Por esta razão, foi possível observar uma maior
2 proporção de sítios secundários ainda dominados por ervas nativas.

3 *Oeceoclades maculata* e *Urochloa mutica* apesar de serem espécies invasoras no
4 Brasilv(Instituto Hórus 2015), não podem ser consideradas invasoras nesta paisagem, em
5 virtude do baixo número de indivíduos em toda amostragem. *Eragrostis ciliares*, mesmo
6 sendo exótica, também não seria invasora pelo mesmo motivo. Assim, sugere-se que estas três
7 espécies sejam classificadas como espécies exóticas estabelecidas para esta paisagem. Isto
8 porque o processo de invasão de uma espécie sobre um ambiente envolve a superação de
9 barreiras bióticas e abióticas em distintas fases e, além disso, espécies estabelecidas se
10 autossustentam sem interferência humana e sem influenciar negativamente as espécies nativas
11 (Richardson et al. 2000; 2011; Pysek et al. 2012; Rojas-Sandoval et al. 2015). Isso pode ser
12 reforçado pelo fato de que a maioria das plantas estabelecidas não invade o interior da floresta
13 e se beneficiam da grande disponibilidade de recurso, como a luz, proporcionada em sítios de
14 FS (Pastore et al. 2012).

15 *Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximus*, se destacaram por causa de suas elevadas
16 densidades e pela distribuição de seus indivíduos em quase todas as idades da
17 cronossequência. Apesar de não estar na lista do Instituto Hórus (2015), *D. insularis* é
18 reconhecida pelo seu forte potencial invasor, possuindo grande capacidade reprodutiva (por
19 sementes e vegetativa), de disseminação (anemocoria) e germinativo de suas sementes
20 (Correia et al. 2010; Gemelli et al. 2012). Estas características são também encontradas para a
21 invasora *M. maximus*, acrescida de sua elevada resistência à estiagem, o que a faz ser
22 considerada uma espécie muito agressiva nas áreas invadidas, causando até o deslocamento de
23 outras espécies invasoras (Leão et al., 2011; Mantoani et al. 2012).

24 Já *Melinis repens*, outra invasora no Brasil, é uma espécie que apresenta eficiente
25 reprodução: pela produção de numerosas sementes leves e dispersas pelo vento, mas com

1 germinação e crescimento lentos (Castillo et al. 2014). Sua ocorrência restrita a poucos sítios
2 não permitiu esta espécie a ocupar um número maior de sítios de FS. Diante disso, acredita-se
3 que os eficientes mecanismos de reprodução e sobrevivência dessas herbáceas resultam em
4 maior habilidade competitiva e pode auxiliar na capacidade desse grupo em colonizar áreas
5 perturbadas (Cheung et al. 2009; Maraschin-Silva et al. 2009).

6 Ao contrário do esperado, a densidade total de ervas exóticas não afetou
7 significativamente a densidade de ervas nativas em FS, indicando que nestes sítios, a
8 proporção na densidade de nativas mantém-se equilibrada ao longo da trajetória sucessional.
9 No entanto, as interações envolvendo as densidades isoladas de *D. insularis* e *M. maximus*
10 sugerem que, do ponto de vista espacial, estas espécies estão diminuindo a riqueza de ervas
11 nativas, que será mínima quando as densidades dessas exóticas forem máximas. A relação
12 positiva e exclusiva que a idade exhibe (quando modelos são formados a partir das interações
13 conjuntas entre as densidades das três exóticas e da interação com *Melinis repens*) ajuda a
14 ratificar a importância da idade sobre a riqueza de nativas. De fato, plantas invasoras
15 diminuem a riqueza e diversidade de espécies nativas em pequenas escalas (Vila et al. 2011)
16 e, diante disso, seria possível acreditar que estas duas espécies já teriam alcançado o estágio
17 de plantas exóticas invasoras nesses sítios de floresta secundária. A não influência de *M.*
18 *repens* sobre as nativas pode ser resultado da ocorrência de seus indivíduos em apenas três
19 sítios (com quatro, 14 e 15 anos de abandono), sendo a densidade 17 vezes maior aos quatros
20 anos, esses fatos ressaltam o seu caráter de exótica estabelecida.

21 Contrariamente, nos casos em que a idade da cronossequência foi considerada nos
22 modelos, o incremento na densidade de *Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximus*
23 aumentava a riqueza de nativas. Isso evidencia que o tempo tem um papel atenuador na
24 influência destas invasoras sobre a riqueza de espécies nativas. Essas mudanças sobre a
25 riqueza das nativas pode ser reflexo das mudanças ambientais ocorrentes ao longo da

1 trajetória sucessional, como o gradual fechamento da copa e diminuição de luz direta sobre o
2 estrato herbáceo. Estas alterações no ambiente permitem a substituição das espécies herbáceas
3 (nativa ou exótica) que tolerem um maior sombreamento (Maraschin-Silva et al. 2009). Como
4 a maioria das plantas invasoras são intolerantes à sombra, grande parte de seus indivíduos é
5 excluída nos 20 primeiros anos da sucessão secundária ou até em períodos mais longos da
6 trajetória sucessional (Rejmánek et al. 2005b). Além disso, os resultados do deste estudo
7 confirmam a diminuição da invasibilidade dos sítios com o incremento da diversidade da
8 comunidade, seguindo a Hipótese da Resistência Biótica. Dessa forma, se comunidades
9 diversas resistem melhor à invasão, o número de novas espécies que chegam a uma
10 comunidade também deve estabilizar com o tempo (Levine e D’Antonio 1999).

11 As diferenças na maneira como as três principais exóticas atuam sobre as ervas nativas
12 pode ocorrer pelo fato de existir praticamente uma espécie exótica (*Megathyrsus maximus*)
13 dominando todos os sítios, sendo esta espécie a única que ultrapassou a densidade de nativas
14 em FS. A falta de significância na interação de *Melinis repens* sobre a riqueza de nativas,
15 pode ser explicada pela elevada concentração de seus indivíduos em apenas um sítio.
16 Portanto, pode-se sugerir que a ocorrência massiva de uma espécie exótica impede, de algum
17 modo, a codominância de outra exótica no mesmo sítio, e como o nicho espacial em
18 comunidades naturais é limitante, nas comunidades fortemente estruturadas por competição
19 não há possibilidade de invasão de qualquer outra espécie (Levine e D’Antonio 1999;
20 Rejmánek et al. 2005b).

21 Apesar de não fornecer relações significativas entre as espécies de ervas nativas e as
22 variáveis, a CCA mostrou as seguintes tendências: 1) o avanço da cronossequência associado
23 à redução na densidade das espécies *Digitaria insularis* e *Melinis repens* permite a ocorrência
24 de espécies nativas que toleram níveis intermediários de luz e que podem ser encontrados em
25 locais com pouca luminosidade ou em ambientes antropizados, por exemplo, as espécies que

1 ocorreram principalmente após os 15 anos – *Lasiacis divaricata*, *Heliconia psittacorum*,
2 *Oxalis divaricata* e *Priva lappulacea* (Abreu et al. 2008; Castro et al. 2011; Mota e Oliveira
3 2011; França e Salimena 2015); e 2) em ambiente nos quais as ervas invasoras estão
4 dominando, pode-se observar a ocorrência de espécies que toleram uma maior disponibilidade
5 de luz e que são geralmente encontradas em formações abertas e ambientes antrópicos, como
6 as espécies que ocorreram até aos 15 anos – *Borreria hyssopifolia*, *Richardia grandiflora* e
7 *Tridax procumbens* (Guglieri-Caporal et al. 2011; Pereira e Barbosa 2006; Moura e Roque
8 2014).

9 Em suma, a presença de espécies exóticas, majoritariamente nos sítios de FS, ilustra
10 que a expansão de áreas agrícolas no estado da Paraíba tem impulsionado a introdução de
11 espécies exóticas em canaviais abandonados, confirmando que ambientes antrópicos são mais
12 propensos à introdução de espécies (Richardson et al. 2000; Pysek et al. 2012; Rojas-
13 Sandoval e Acevedo-Rodríguez 2015). Como nem todas as espécies introduzidas tornam-se
14 uma ameaça à flora nativa (Richardson et al. 2000; 2011), algumas espécies já consideradas
15 invasoras no Brasil, neste estudo são melhor enquadradas como espécies estabelecidas. No
16 entanto, *Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximum* confirmaram seu papel invasor. Porém,
17 o avanço da sucessão florestal atenuou o impacto destas invasoras sobre a flora herbácea
18 nativa. O incremento na riqueza e densidade de nativas nos sítios de FS e FM permitem que
19 as mesmas retomem seu espaço e sua representatividade na comunidade em detrimento das
20 exóticas, comprovando a diminuição da invasibilidade pelo aumento da resistência biótica
21 (Elton 1958; Levine e D’Antonio 1999; Richardson et al. 2011) nos sítios de FS mais velhos e
22 nos sítios de FM. Por fim, a invasão de espécies vegetais deve ser analisada caso a caso,
23 biogeograficamente, para que se evitem conclusões precipitadas a respeito da ocorrência de
24 uma determinada espécie exótica, que em um determinado tipo de ambiente pode ser
25 invasora e em outro tipo de ambiente pode ser estabelecida.

1 **Agradecimentos**

2

3 Agradecemos à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de
4 Pernambuco (FACEPE) pela concessão da bolsa de estudos do doutorado à primeira autora. À
5 Miriri Alimentos e Bioenergia pelo apoio logístico e acesso às áreas de estudo. Ao Centro de
6 Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) pelas informações técnicas da área de estudos.
7 Aos gestores e funcionários da Reserva Biológica Guaribas pelo alojamento da equipe de
8 coleta. Aos pesquisadores da Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA) pelo
9 auxílio nas identificações das herbáceas: Ana Luiza du Bocage Neta (Fabaceae), Alcina Maria
10 Barbosa Viana (Commelinaceae), Fernando Antonio Távora Galindo (Cyperaceae e Poaceae),
11 Maria Olívia de Oliveira Cano (florística do Nordeste do Brasil) e Rita de Cássia Araújo
12 Pereira (Asteraceae).

13

14 **Referências Bibliográficas**

15

- 16 Abreu MC, Carvalho R, Sales MF (2008) *Oxalis* L. (Oxalidaceae) no Estado de Pernambuco,
17 Brasil. Acta Botanica Brasilica 22: 399-416
- 18 Aide TM, Clark, ML, Grau, HR, López-Carr D, Levy MA, Redo D, Bonilla-Moheno M,
19 Riner G, Andrade-Núñez MJ, Muñiz M (2013) Deforestation and Reforestation of Latin
20 America and the Caribbean (2001–2010). Biotropica 45:262–271
- 21 APGIII (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders
22 and families of flowering plants. Botanical Journal of the Linnean Society 161:105-
23 202
- 24 Ayres M, Ayres Júnior M, AYRES DL, SANTOS AA (2007) BIOESTAT – Aplicações
25 estatísticas nas áreas das Ciências Bio-Médicas. Ong Mamiraua, Belém

- 1 Beggs LR, Puettmann KJ, Tucker GF (2005) Vegetation response to alternative thinning
2 treatments in young Douglas-fir stands. In Peterson CE, Maguire DA (ed) Balancing
3 Ecosystem Values: Innovative Experiments for Sustainable Forestry Proceedings of a
4 Conference General Technical Report Forest Service, Pacific Northwest Research
5 Station, Portland, pp 243–248
- 6 Bongers F, Chazdon R, Poorter L, Peña-Claros M (2015) The potential of secondary forests.
7 Science, pp 642
- 8 Castillo AM, Balandrán MI, Mata-González R, Álvarez CP (2014) Biología del pasto rosado
9 *Melinis repens* (Willd.) e implicaciones para su aprovechamiento o control. Revisión.
10 Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias 5: 429-442
- 11 Castro CEF, Gonçalves C, Moreira SR, Faria AO (2011) Helicônias brasileiras:
12 características, ocorrência e usos. Revista Brasileira de Horticultura Ornamental 17: 5-
13 24
- 14 Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by
15 integrating hypotheses into a single theoretical framework. Diversity and distributions
16 15:22–40
- 17 Chazdon RL (2014) Successional pathways and forest transformations. Second Growth: the
18 promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. (ed R. L. Chazdon).
19 pp. 73-96. The University of Chicago Press, Chicago.
- 20 Cheung KC, Marques MCM, Liebsch D (2009) Relação entre a presença de vegetação
21 herbácea e a regeneração natural de espécies lenhosas em pastagens abandonadas na
22 Floresta Ombrófila Densa do Sul do Brasil. Acta Botanica Brasilica 23:1048-1056
- 23 Correia NM, Leite GJ, Garcia LD (2010) Resposta de diferentes populações de *Digitaria*
24 *insularis* (L.) Fedde ao herbicida glyphosate. Planta Daninha 28: 769- 776

- 1 Costa F, Magnusson W (2002) Selective logging effects on abundance, diversity, and
2 composition of tropical understory herbs. *Ecological Applications* 12:807–819
- 3 Crawley MJ (2007) *The R book*. Wiley, England
- 4 Elton C (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, Lodon
- 5 França F, Salimena FRG (2015) Priva. in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim
6 Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <[http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/
7 floradobrasil/FB119906](http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB119906)>. Acesso em: 28 Nov. 2015.
- 8 Gauch HG (1982) *Multivariate Analysis and Community Structure*. Cambridge University
9 Press, Cambridge
- 10 Gemeli A, Oliveira Jr. RRS, Constantin J, Braz GBP, Jumes TMC, Oliveira Neto AM, Dan
11 HA, Biffe DF (2012) Aspectos da biologia de *Digitaria insularis* resistente ao
12 glyphosate e implicações para o seu controle. *Revista Brasileira de Herbicidas* 11:
13 231-240
- 14 Gonçalves EG, Lorenzi H (2011) *Organografia e dicionário ilustrado de morfologia das*
15 *plantas vasculares. Morfologia Vegetal (2ed)*. Instituto Plantar um de Estudos da
16 *Flora, São Paulo pp.544*
- 17 Guglieri-Caporal A, Caporal FJM, Kufner DCL, Alves FM (2011) Flora invasora de cultivos
18 de aveia-preta, milho e sorgo em região de cerrado do Estado de Mato Grosso do Sul,
19 Brasil. *Bragantia* 70: 247-254
- 20 IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2008) Mapa da área de aplicação da Lei
21 nº 11.428 de 2006, Rio de Janeiro
- 22 Inácio CD, Jarenkow JA (2008) Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a
23 cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. *Rev Bras Bot* 31:41-51
- 24 INMET - Instituto Nacional de Meteorologia (2016) Dados meteorológicos, disponível na
25 internet: <http://www.inmet.gov.br/> acesso dia 1 de Fevereiro de 2016.

- 1 Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental.– Base de dados nacional de
2 espécies exóticas invasoras, I3N Brasil, Instituto Hórus de Desenvolvimento e
3 Conservação Ambiental, Florianópolis – SC. <http://i3n.institutohorus.org.br> Acesso
4 em 21 setembro de 2015
- 5 Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a
6 barrier to ecological invasion. *Nature* 417: 636–638.
- 7 Kovach WL (2007) MVSP - A MultiVariate Statistical Package for Windows, ver. 3.1.
8 Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- 9 Lambertini M, Leape J, Marton-Lfèvre J, Mittermeier RA, Rose M, Robinson JG, Stuart SN,
10 Waldman B, Genovesi P (2011) Invasives: a major conservation threat. *Science* 333:
11 405-406
- 12 Leão TCC, Almeida WR, Dechoum M, Ziller SR (2011) Espécies Exóticas Invasoras no
13 Nordeste do Brasil: Contextualização, Manejo e Políticas Públicas, Recife: Cegan
- 14 Levine JM, D’Antonio CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and
15 invasibility. *Oikos* 87: 15–26.
- 16 Lima PB, Lima LF, Santos BA, Tabarelli M, Zickel CS (2015) Altered herb assemblages in
17 fragments of the brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 191:588-595
- 18 Luque GM, Bellard C, Bertelsmeier C, Bonnaud E, Genovesi P, Simberloff D, Courchamp F
19 (2013) The 100th of the world’s worst invasive alien species. *Biological Invasions* 1-5.
- 20 Mantoani MC, Andrade GR, Cavalheiro AL, Torezan JMD (2012) Efeitos da invasão por
21 *Panicum maximum* Jacq. e do seu controle manual sobre a regeneração de plantas
22 lenhosas no sub-bosque de um reflorestamento. *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde*
23 33: 97–110

- 1 Maraschin-Silva F, Scherer A, Baptista LRM (2009) Diversidade e estrutura do componente
2 herbáceo-subarbustivo em vegetação secundária de Floresta Atlântica no sul do Brasil.
3 Revista Brasileira de Biociências 7: 53-65
- 4 Marris E (2009) Ecology: ragamuffin earth. Nature 460:450-453
- 5 Melo FPL, Arroyo-Rodríguez V, Fahrig L, Martínez-Ramos M, Tabarelli M (2013) On the
6 hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. Trends in Ecology & Evolution
7 28:462-468
- 8 Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: the Brazilian Atlantic forest. Biotropica
9 32:786-792
- 10 Mota AC, Oliveira RP (2011) Poaceae de uma área de floresta montana no sul da Bahia,
11 Brasil: Chloridoideae e Panicoideae. Rodriguésia 62: 515-545
- 12 Moura L, Roque N (2014) Asteraceae no município de Jacobina, Chapada Diamantina, Estado
13 da Bahia, Brasil. Hoehnea 41: 573-587
- 14 Norden N, Chazdon, RL, Chao, A, Jiang Y, Vilchez-Alvarado B (2009) Resilience of tropical
15 rainforests: tree community reassembly in secondary forests. Ecology Letters. 12: 385–
16 394.
- 17 Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'hara RG, Simpson GL, Solymos P, Henry M,
18 Stevens H, Wagner H (2010) Vegan: Community Ecology Package. R package version
19 2.3. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
- 20 Pastore M, Rodrigues RS, Simão-Biachini R, Filgueiras TS (2012) Plantas exóticas invasoras
21 na Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, Santo André – SP: guia de
22 campo. São Paulo: Instituto de Botânica, 2012. 46 p.
- 23 Pereira MS, Barbosa MRV (2006) A família Rubiaceae na Reserva Biológica Guaribas,
24 Paraíba, Brasil. Subfamília Rubioideae. Acta Botanica Brasilica 20: 455-470

- 1 Plucênio RM, Dechoum MS, Castellani TT (2013) Invasão Biológica em Restinga: O Estudo
2 de caso de *Terminalia catappa* L. (Combretaceae). Biodiversidade Brasileira, 3: 118-
3 136
- 4 Pysek P, Jarosik V., Hulme P, Pergl J, Hejda, M, Schaffner U, Vila M. (2012) A global
5 assessment of invasive plant impact on resident species, communities and
6 ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and
7 environment. *Global Change Biology* 18:1725–1737
- 8 Reaser JK, Galindo-Leal C, Ziller SR (2005) Visitas indesejadas: a invasão de espécies
9 exóticas. In: Galindo-Leal, C, Câmara IG (Eds.). Mata Atlântica: biodiversidade,
10 ameaças e perspectivas. Belo Horizonte: Fundação SOS Mata Atlântica e Conservação
11 Internacional 1: 392-405.
- 12 Rejmanek M, Richardson, DM, Higgins SI, Pitcairn MJ, Grootkop E (2005a). Ecology of
13 invasive plants: state of the art. In: Mooney HA, Mack, RNMC, Neely JA; Neville LE,
14 Schei PJ, Waage J (eds) *Invasive alien species: searching for solutions*. Washington:
15 Island Press. pp 104-161.
- 16 Rejmánek, M., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2005b). Plant invasions and invasibility of
17 plant communities. *Vegetation Ecology* 20: 332-355
- 18 Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian
19 Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed?
20 Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141–1153
- 21 Richards PW (1996) *The tropical rainforest: an ecological study*. Cambridge: Cambridge
22 University Press
- 23 Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta, F.D.; WEST, D.J (2000)
24 Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and*
25 *Distributions* 6:93–107

- 1 Richardson DM, Pyšek P, Carlton, JT (2011) A Compendium of Essential Concepts and
2 Terminology. In: Richardson DM (Ed) Invasion Ecology- Fifty years of invasion
3 ecology: the legacy of Charles Elton. pp.409-420
- 4 Rojas-Sandoval J, Acevedo-Rodríguez P (2015) Naturalization and invasion of alien plants in
5 Puerto Rico and the Virgin Islands. *Biological Invasions* 17:149–163
- 6 Simberloff D (2014) Biological invasions: What's worth fighting and what can be won?
7 *Ecological Engineering* 65: 112–121
- 8 Valéry L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2009) Invasive species can also be native.
9 *Trends in Ecology & Evolution* 24:584–585
- 10 Valéry L, Bouchard V, Lefeuvre JC (2004) Impact of the invasive native species *Elymus*
11 *athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands* 24:268–276
- 12 Valéry L, Fritz H, Lefeuvre JC, Simberloff D (2008) In search of a real definition of the
13 biological invasion phenomenon itself. *Biol Invasions* 10:1345–1351
- 14 Veloso HP, Rangel-Filho, AL, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira,
15 adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- 16 Vila M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarosik V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y,
17 Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their
18 effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14:702–708
- 19 Vitule JRS, Prodocimo V (2012) Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas.
20 *Estudos de Biologia: Ambiente e Diversidade* 34: 225-237
- 21 Wright SJ, Muller-Landau HC (2006a) The future of tropical forest species. *Biotropica*. 38:
22 287–301
- 23 Wright SJ, Muller-Landau HC (2006b) The Uncertain Future of Tropical Forest Species.
24 *Biotropica* 38: 443-445
- 25 ZAR JH (1999). *Biostatistical analysis*. 4 ed. Prentice Hall, New Jersey

- 1 Ziller, RS (2006) Espécies exóticas da flora invasoras em unidades de conservação. In:
- 2 Campos JB, Tossulino MGP, Müller CRC (eds) Unidades de conservação: Ações para
- 3 valorização da biodiversidade. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná pp: 34-52
- 4 Zalba SM, Ziller SR (2010) Introdução às invasões biológicas: conceitos e definições. In:
- 5 Matthews S, GiSpAmerica (Programa Global de Espécies Invasoras) pp:4-11.
- 6 Ziska LH, Blumenthal DM, Runion GB, Hunt ER, Dias-Soltero H (2011) Invasive species
- 7 and climate change: an agronomic perspective. *Clim Chang* 105:13-42
- 8

Tabela 1. Listagem das famílias e espécies de plantas exóticas registradas em dois tipos de ambientes (FM = Floresta madura; FS = Floresta secundária) de uma paisagem da floresta Atlântica do Nordeste do Brasil, com seus respectivos nomes populares e números absolutos de indivíduos registrados em cada tipo de hábitat. Espécies consideradas invasoras pelo banco de dados nacional da rede temática da Inter-American Biodiversity Information Network (IABIN) para Espécies Exóticas Invasoras (I3N) do Instituto Hórus estão destacadas com um asterisco.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	NOME POPULAR	HÁBITAT	
			FM	FS
Poaceae	<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde	Capim-amargoso, capim-açu, capim-pororó, milhete-gigante, capim-flecha	-	4.774
	<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br.	Capim-de-rola, capim-mimoso, capim-pelo-de-rato, capim-fino, capim-Penacho, capim-bosta-de-rola, capim-de-canário	-	22
	<i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L. Jacobs*	Capim-mean, capim-colonião, capim-guiné, capim-sempre-verde, capim-da-colônia, capim-guaçu, capim-murumbu, capim-de-planta, capim-de-cavalo, capim-de-mula, capim-de-corte, milha	-	3.567
	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka*	Capim Barba-de-velho, capim-gafanhoto, capim-gordura	-	2.159
	<i>Urochloa mutica</i> (Forssk.) T.Q.Nguyen*	Capim-de-planta, capim-angola, capim-bengo, capim-fino, capim-branco, capim-de-pará, angolinha, erva-do pará, capim-de-lastro, capim-das-ilhas, capim-de-cavalo	-	107
Orchidaceae	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.*	Orquídea	7	15

Tabela 2: Resultados das análises não-paramétricas Mann-Whitney (U) para verificar a diferença na riqueza e densidade médias das ervas nativas (N) e exóticas (E) nos sítios de floresta secundária (FS) e madura (FM). DP = Desvio-padrão; * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,0001$.

VARIÁVEL	SÍTIOS	ORIGEM	ERVAS	MÉDIA	DP	U
Riqueza	FM	N	22	5,2667	1,91	2**
		E	1	0,2667	0,46	
	FS	N	48	7,8	4,60	7**
		E	6	2,2	1,26	
Densidade	FM	N	6.960	0,4667	0,92	0**
		E	7	464	322,64	
	FS	N	25.355	709,6	1010,33	51*
		E	10.644	1690,3	1697,53	

Tabela 3. Resultados gerados pela análise de Modelos Lineares Generalizados (GLMs), com suas respectivas estimativas, erro padrão, χ^2 e significância (P). Modelos e valores em negrito foram significativos a 95% de probabilidade. RN = riqueza de espécies nativas; DN = Densidade total de indivíduos nativos; IDADE = idades da cronosequência; DE = densidade total de indivíduos exóticos; DIGITARIA = densidade de indivíduos da espécie *Digitaria insularis* (L.) Feldde; MEGATHYRSUS = densidade de indivíduos da espécie *Megathyrsus maximum* (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L.Jacobs; MELINIS = densidade de indivíduos da espécie *Melinis repens* (Will.) Zizka.

MODELOS	ESTIMATIVAS	ERRO PADRÃO	χ^2	P
Intercepto	7,7344	0,7557	104,7380	0,0000
DN~Idade	-0,0373	0,0460	0,6589	0,4169
DN~DE	-0,0001	0,0006	0,0080	0,9289
DN~Idade+DE	0,0000	0,0000	0,3544	0,5516
Intercepto	8,1498	0,5428	225,3927	0,0000
DN~Idade	-0,0551	0,0361	2,3389	0,1262
DN~Digitaria	-0,0047	0,0043	1,2024	0,2728
DN~Idade+Digitaria	0,0003	0,0003	1,3454	0,2461

Intercepto	8,2636	0,5531	223,1866	0,0000
DN~Idade	-0,0717	0,0442	2,6335	0,1046
DN~megathyrsus	-0,0015	0,0012	1,6155	0,2037
DN~Idade+Megathyrsus	0,0002	0,0001	2,2884	0,1303
Intercepto	7,4252	0,6302	138,8035	0,0000
DN~Idade	-0,0176	0,0374	0,2201	0,6390
DN~Melinis	-0,0024	0,0020	1,4387	0,2304
DN~Idade+Melinis	0,0007	0,0005	2,0040	0,1569
Intercepto	7,4397	0,8177	82,7805	0,0000
DN~Idade	-0,0156	0,0429	0,1323	0,7161
DN~Digitaria	-0,0001	0,0021	0,0011	0,9732
DN~Megathyrsus	0,0001	0,0008	0,0259	0,8721
DN~Melinis	0,0004	0,0005	0,7577	0,3840
DN~Idade+Digitaria+Megathyrsus+ Melinis	0,0000	0,0000	0,0300	0,8626
Intercepto	1,6752	0,4284	15,2908	0,0001

RN~Idade	0,0228	0,0224	1,0400	0,3078
RN~DE	-0,0003	0,0004	0,4303	0,5119
RN~Idade+DE	0,0000	0,0000	0,6408	0,4234
<hr/>				
Intercepto	1,9344	0,3058	40,0190	0,0000
RN~Idade	0,0095	0,0172	0,3072	0,5794
RN~Digitaria	-0,0047	0,0023	4,2482	0,0393
RN~Idade+Digitaria	0,0003	0,0002	4,1216	0,0423
<hr/>				
Intercepto	1,8899	0,2461	58,9620	0,0000
RN~Idade	-0,0021	0,0155	0,0188	0,8909
RN~Megathyrsus	-0,0011	0,0005	5,0280	0,0249
RN~Idade+Megathyrsus	0,0001	0,0000	12,5690	0,0004
<hr/>				
Intercepto	1,4579	0,3441	17,9470	0,0000
RN~Idade	0,0377	0,0169	4,9490	0,0261
RN~Melinis	0,0013	0,0016	0,6871	0,4072
RN~Idade+Melinis	-0,0003	0,0004	0,4552	0,4999

Intercepto	1,3606	0,4312	9,9581	0,0016
RN~Idade	0,0389	0,0191	4,1385	0,0419
RN~Digitaria	-0,0007	0,0014	0,2909	0,5896
RN~Megathyrsus	0,0005	0,0005	1,0062	0,3158
RN~Melinis	0,0003	0,0003	0,7277	0,3936
RN~Idade+Digitaria+Megathyrsus+Melinis	0,0000	0,0000	0,2386	0,6252

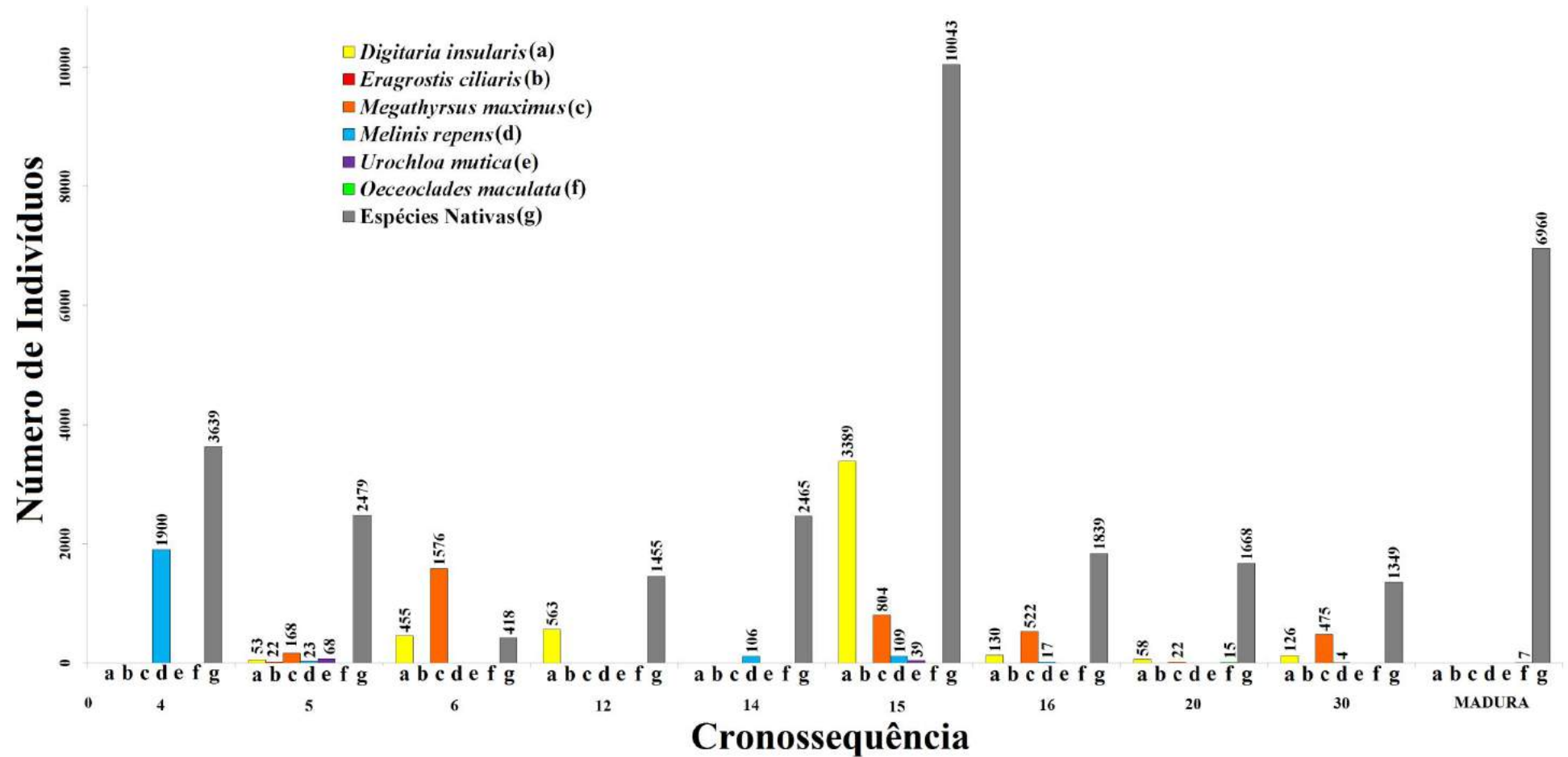


Figura 1: Gráfico de barras evidenciando o número de indivíduos das espécies exóticas (barras coloridas) por idade da cronossequência de abandono canavieiro em uma paisagem da floresta Atlântica nordestina, Brasil. Números verticais localizados acima das barras indicam o número absoluto de

indivíduos em cada idade da cronosequência. Letras localizadas abaixo de cada coluna indicam as referidas espécies citadas na legenda da imagem.

Cronosequência: 4 = 4 anos de abandono, 5 = 5 anos, 6 = 6 anos, 12 = 12 anos, 14 = 14 anos, 15 = 15 anos, 16 = 16 anos, 20 = 20 anos, 30 = 30 anos.

Madura = somatório dos dados referentes às áreas referência com vegetação característica de ambientes primários e sem vestígios de antropização.

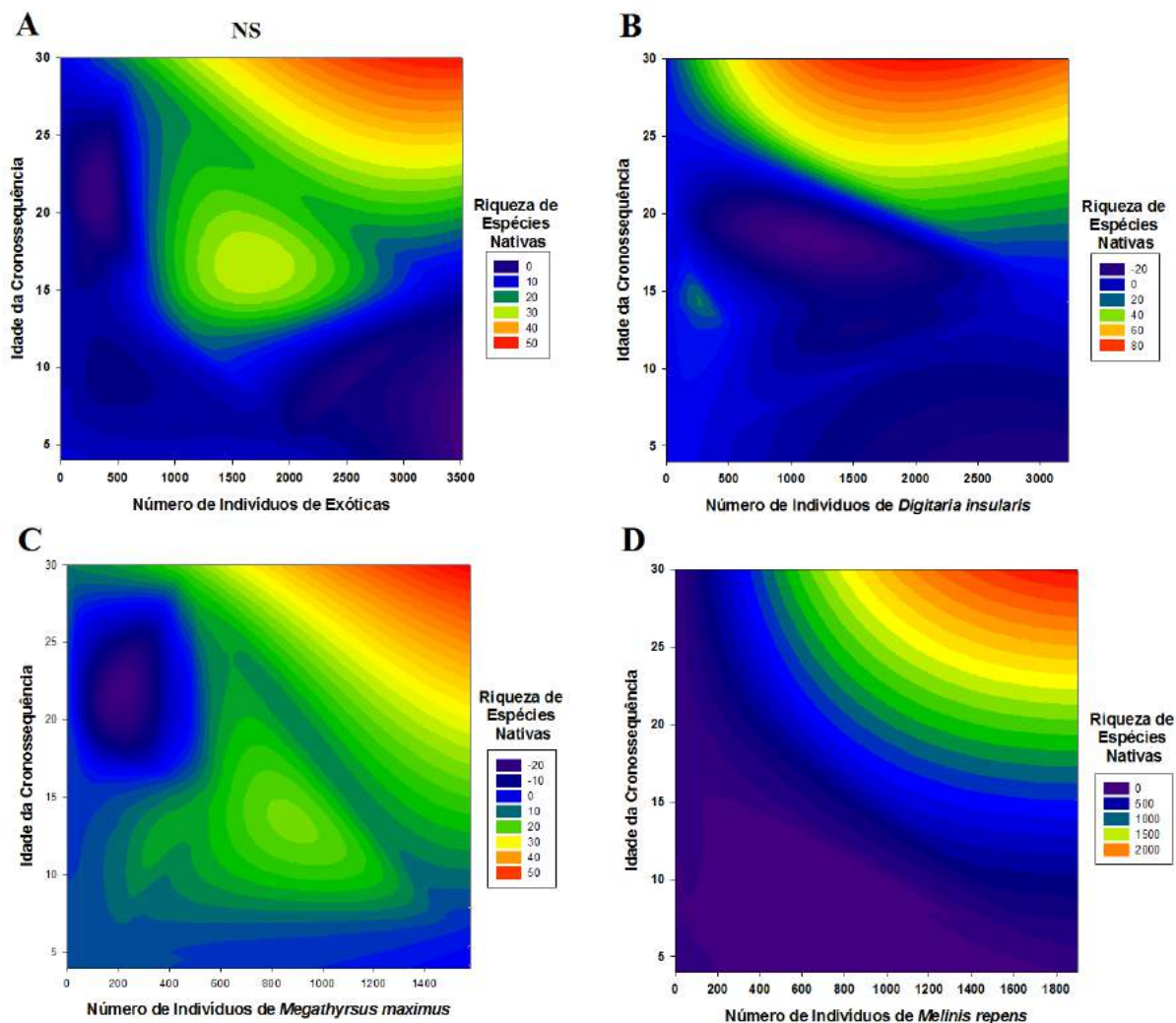


Figura 2. Gráficos de contorno evidenciando as interações exibidas nos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) dos efeitos das plantas herbáceas exóticas sobre as plantas herbáceas nativas ao longo de uma cronossequência de 30 anos de abandono agrícola. Os gráficos incluíram a idade da cronossequência (IDADE), a densidade total de exóticas (DE), a densidade de *Digitaria insularis* (DIGITARIA), a densidade de *Melinis repens* (MELINIS), a densidade de *Megathyrus maximum* (MEGATHYRSUS) e a riqueza de espécies nativas. Em A: NS = Relações não significativas. Em B: RN~DIGITARIA ($\chi^2=4,248230$; $P=0,039291$), RN~IDADE+DIGITARIA ($\chi^2=4,121634$; $P=0,042338$). Em C: RN~MEGATHYRSUS ($\chi^2=5,028033$; $P=0,024940$), RN~ IDADE+MEGATHYRSUS ($\chi^2=12,568952$; $P=0,000392$). Em D: RN~IDADE ($\chi^2=4,949018$; $P=0,026105$). As cores representam o incremento na riqueza de espécies, variando da menor riqueza (cores frias) até a riqueza máxima (cores quentes).

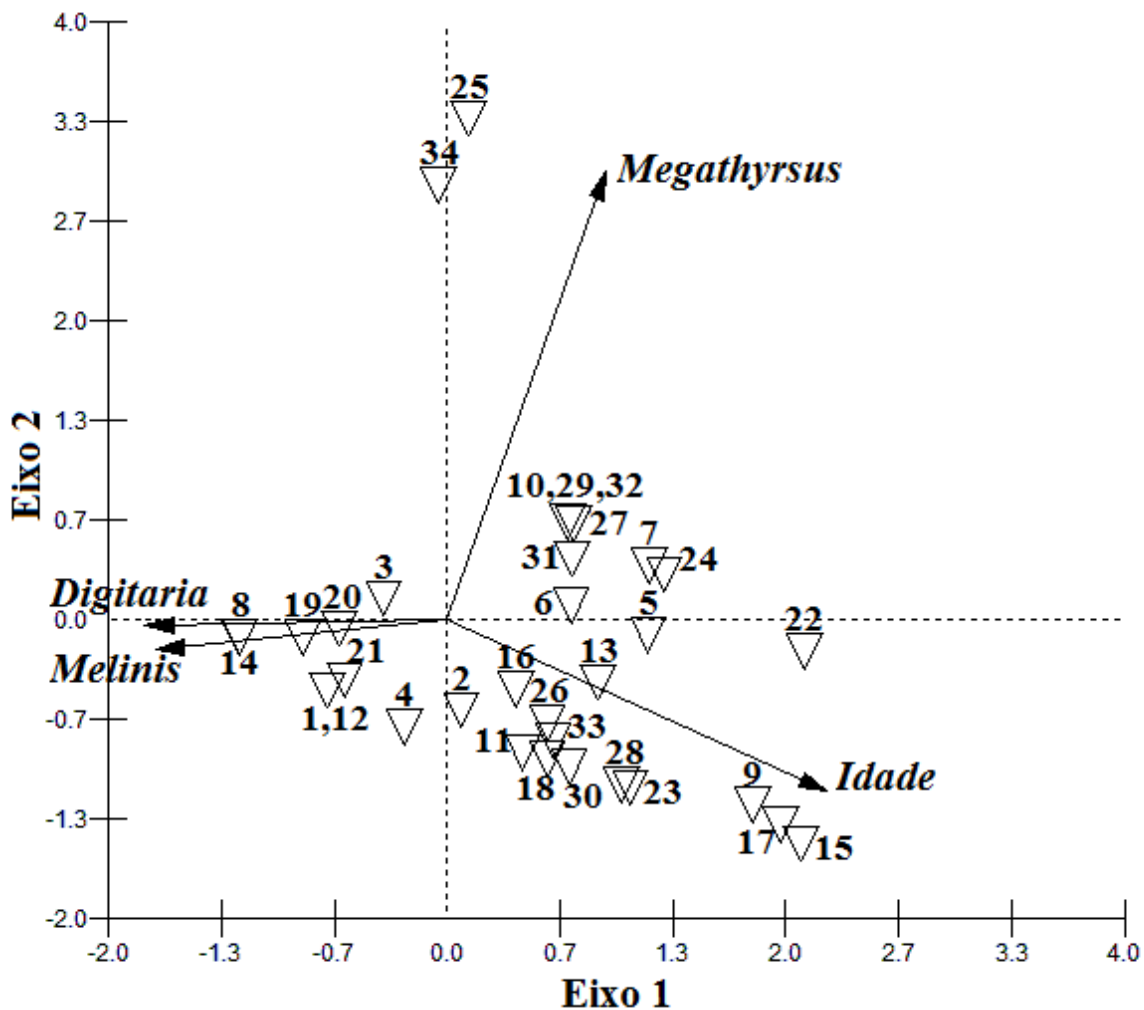


Figura 3: Ordenação das 34 espécies herbáceas nativas ocorrentes na cronossequência de abandono agrícola através de uma Análise de Correspondência Canônica considerando quatro variáveis ambientais (Paisagem Pacatuba-Gargaú, Nordeste do Brasil). Cada eixo indica a direção de máxima mudança de cada variável ambiental ao longo do diagrama, e o seu comprimento é proporcional à taxa de mudança nesta direção (por exemplo, variáveis ambientais com longos eixos são mais intimamente relacionadas com o padrão de distribuição de espécies mostrado no diagrama de ordenação). Variáveis ambientais: *Idade* = idade da cronossequência em anos de abandono agrícola, *Digitaria* = número de indivíduos de *Digitaria insularis* por sítio, *Megathyrus* = número de indivíduos de *Megathyrus maximum* por sítio, *Melinis* = número de indivíduos de *Melinis repens* por sítio. Espécies de ervas

nativas: 1 = *Aspilia martii*, 2 = *Commelina erecta*, 3 = *Cyperus aggregatus*, 4 =
Cyperus articulatus, 5 = *Cyperus laxus*, 6 = *Cyperus ligularis*, 7 = *Euphorbia capitellata*, 8 =
Borreria hyssopifolia, 9 = *Heliconia psittacorum*, 10 = *Hyptis atrorubens*, 11 = *Ichnanthus*
dasycoleus, 12 = *Ichnanthus calvescens*, 13 = *Imperata brasiliensis*, 14 = Indeterminada 2, 15
= *Lasiacis divaricata*, 16 = *Loudetia flammida*, 17 = *Oxalis divaricata*, 18 =
Panicum millegrana, 19 = *Paspalum arundinaceum*, 20 = *Portulaca hirsutissima*, 21 =
Praxelis pauciflora, 22 = *Priva lappulacea*, 23 = *Rhynchospora cephalotes*, 24 =
Rhynchospora nervosa, 25 = *Richardia grandiflora*, 26 = *Schizachyrium sanguineum*, 27 =
Scleria gaertneri, 28 = *Scleria bracteata*, 29 = *Scleria reticularis*, 30 = *Scleria secans*, 31 =
Setaria setosa, 32 = *Sporobolus indicus*, 33 = *Streptostachys asperifolia*, 34 =
Tridax procumbens.

Material Suplementar

Riqueza e densidade de ervas nativas e exóticas em uma cronossequência canavieira inserida na floresta Atlântica nordestina

Patrícia Barbosa Lima^{1*}, Victor Arroyo-Rodríguez², Marcelo Tabarelli³, Carmen Sílvia Zickel⁴

1 Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.

2 Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia 58190, Michoacán, México.

3 Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil.

4 Departamento de Biologia, Área de Botânica, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife, 52171-900, Pernambuco, Brasil.

*Autor para correspondência: E-mail: patriciablina@gmail.com

Palavras-chave: Cronossequência; Ervas exóticas; Espécies invasoras; Espécies nativas; Florestas secundárias; Regeneração natural.

Tabela S1. Lista das espécies de ervas amostradas nos 15 sítios de floresta secundária e (FS) e nos 15 sítios de floresta madura (FM) do corredor ecológico Pacatuba-Gargaú, Paraíba, Brasil.

Família / Espécie	Nome Popular	Tipo Florestal
Acanthaceae		
1. <i>Ruellia ochroleuca</i> Mart. ex Nees	Rama	FS
Asteraceae		
2. <i>Acanthospermum australe</i> (Loefl.) Kuntze	Carrapicho-de-carneiro	FS
3. <i>Aspilia martii</i> Baker	Margarida	FS
4. <i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex DC.	Falsa-serralha	FS
5. <i>Praxelis pauciflora</i> (Kunth) R.M.King & H.Rob	Mentrasto, botão-azul	FS
6. <i>Tridax procumbens</i> (L.) L.	Erva-de-touro, relógio	FS
Bromeliaceae		
7. <i>Bromelia laciniosa</i> Mart. ex Schult. & Schult.f	Bromélia, macambira	FS
8. <i>Hohenbergia ridleyi</i> (Baker) Mez	Bromélia, gravatá	FS/FM
Commelinaceae		
9. <i>Commelina erecta</i> L.	Trapoeraba, Santa Luzia	FS
Cyperaceae		
10. <i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	Capim açu	FS
11. <i>Cyperus articulatus</i> L.	Junco-de-galha, pripioca	FS
12. <i>Cyperus</i> cf. <i>laxus</i> Lam.	-	FS
13. <i>Cyperus ligularis</i> L.	-	FS
14. <i>Rhynchospora cephalotes</i> (Link) Schult.	Tiririca	FS/FM

15. <i>Rhynchospora comata</i> (Link) Schult.	-	FM
16. <i>Rhynchospora nervosa</i> (Vahl) Boeckeler	Capim-estrela, tiririca-branca	FS
17. <i>Scleria bracteata</i> Cav	Capim-navalha-de-macaco	FS
18. <i>Scleria gaertneri</i> Raddi	Tiririca	FS
19. <i>Scleria</i> cf. <i>reticularis</i> Michx.	-	FS
20. <i>Scleria secans</i> (L.) Urb.	Tiririca-navalha, capim navalha	FS/FM
21. <i>Scleria</i> sp.	-	FS
Euphorbiaceae		
22. <i>Euphorbia capitellata</i> Engelm.	-	FS
23. <i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	Erva-de-andorinha	FS
Fabaceae		
24. <i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers.	-	FS
Heliconiaceae		
25. <i>Heliconia psittacorum</i> L.f.	Helicônia-papagaio, caetezinho	FS/FM
Lamiaceae		
26. <i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	Mentirinha, hortelã-brava	FS
Malvaceae		
27. <i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	Mela-bode	FS
Maranthaceae		
28. <i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Körn.	Arumã, uruba	FM
29. <i>Monotagma plurispicatum</i> (Körn.) K.Schum.	-	FM
Orchidaceae		
30. <i>Epidendrum cinnabarinum</i> Salzm. ex Lindl.	Orquídea	FM
31. <i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	Orquídea	FS/FM

32. <i>Prescottia</i> cf. <i>stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	Orquídea terrestre	FM
Oxalidaceae		
33. <i>Oxalis divaricata</i> Mart. ex Zucc.	Trevo, azedinho	FS
Poaceae		
34. <i>Digitaria insularis</i> (L.) Mez ex Ekman	Capim-amargoso, capim-açu	FS
35. <i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br.	Capim-mimoso, capim-fino	FS
36. <i>Ichnanthus calvescens</i> (Trin.) Döll	-	FS
37. <i>Ichnanthus dasycoleus</i> Tutin	Taquari, taquarizinho	FS/FM
38. <i>Ichnanthus leiocarpus</i> (Spreng.) Kunth	-	FM
39. <i>Ichnanthus tenuis</i> (J. Presl.) Hitchc. & Chase	-	FM
40. <i>Imperata brasiliensis</i> Trin.	Capim sapé	FS
41. <i>Lasiacis divaricata</i> (L.) Hitchc.	Taquari	FS/FM
42. <i>Loudetia flammida</i> (Trin.) C.E.Hubb	Rabo-de-lobo	FS/FM
43. <i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	Capim barba-de-velho	FS
44. <i>Paspalum arundinaceum</i> Poir.	Gengibre	FS
45. <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon & S.W.L.Jacobs	Capim-mean, capim-colonião	FS
46. <i>Panicum millegrana</i> Poir.	Capim rasteiro	FS
47. <i>Pharus latifolius</i> L.	-	FM
48. <i>Piresia sympodica</i> (Döll) Swallen	-	FM
49. <i>Olyra latifolia</i> L.	Bambu herbáceo	FM
50. <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	Capim fino	FS
51. <i>Setaria setosa</i> (Sw.) P.Beauv.	Taquari	FS/FM
52. <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.	Capim-mourão, capim-luca	FM

53. <i>Streptogyna americana</i> C. E. Hubb.	-	FM
54. <i>Streptostachys asperifolia</i> Desv.	Taquari, taquari-taboca	FS/FM
55. <i>Urochloa</i> cf. <i>mutica</i> (Forssk.) Stapf	Capim-de-planta	FS
Polygalaceae		
56. <i>Asemeia violacea</i> (Aubl.) J.F.B.Pastore & J.R.Abbott	-	FS
Portulacaceae		
57. <i>Portulaca hirsutissima</i> Cambess.	-	FS
58. <i>Talinum racemosum</i> (L.) Rohrb.	Mãe-João-Gomes, bredo	FS
Rubiaceae		
59. <i>Borreria hyssopifolia</i> (Willd. ex Roem. & Schult.) Bacigalupo & E.L.Cabral	-	FS
60. <i>Borreria verticillata</i> L.	Vassoutinha-de-botão	FS
61. <i>Borreria scabiosoides</i> Cham. & Schldl.	Sete-estrelas	FM
62. <i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schldl.) Steud.	Poaia-rasteira, poaia-da-praia	FS/FM
Scrophylariaceae		
63. <i>Stemodia foliosa</i> Benth.	Meladinha	FS
Verbenaceae		
64. <i>Priva</i> aff. <i>lappulacea</i> (L.) Pers.	Carrapicho, pega-pega	FS
Violaceae		
65. <i>Pombalia calceolaria</i> (L.) Paula-Souza	Ipecacoanha, ipeca-branca	FS
Morfoespécies		
66. Sp.1	-	FS
67. Sp.2	-	FS

CONSIDERAÇÕES FINAIS



INFLORESCÊNCIA DE *HOHENBERGIA RIDLEYI* (BAKER) MEZ

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As áreas secundárias tornaram-se uma característica da região tropical, fazendo com que atualmente vários especialistas investiguem a real importância dessas áreas para a manutenção da biodiversidade. A literatura aponta a existência de várias áreas de floresta secundária sob diferentes estágios de sucessão no território brasileiro.

De modo geral, as florestas secundárias (FS) passam por mudanças gradativas no decorrer da sucessão tanto no meio biótico quanto no abiótico, sendo ainda escassos estudos sob esta perspectiva envolvendo a flora herbácea e sua relação com fatores ambientais. Diante disso, a estrutura, a composição de espécies nativas e exóticas e a influência do ambiente (idade da cronossequência, cobertura florestal circundante, luminosidade no sub-bosque e características edáficas) foram analisadas em 15 sítios de FS e 15 sítios de floresta madura (FM).

O levantamento mostrou que a paisagem estudada possuiu uma grande riqueza, diversidade e densidade de ervas nativas, que podem contribuir para a manutenção da biodiversidade. Além disso, os sítios contidos na cronossequência parecem seguir a Hipótese do Distúrbio Intermediário, em virtude da crescente riqueza e diversidade observada com o avanço da sucessão e da baixa riqueza/diversidade em sítios recentemente perturbados e em sítios de FM. Apesar do grande número de indivíduos registrados (42.966 indivíduos), houve uma distribuição desproporcional desses indivíduos nas áreas: 35.999 indivíduos nas FS e 6.967 nas FM. Esse número grande de indivíduos refletiu a diferença de riqueza encontradas nos ambientes (55 espécies nas FS e 23 nas FM), que por sua vez refletiu a quantidade de espécies exclusivas (44 espécies nas FS e 12 nas FM) e indicadoras de cada ambiente (21 espécies nas FS e 11 nas FM). Todas essas diferenças reforçam a distinção entre esses dois tipos de ambientes, visto que os 30 anos na cronossequência não permitiu a similaridade de sítios de FS com sítios de FM. Entretanto, ao contrário do que se esperava, apenas os sítios de FS apresentaram similaridade entre si, não sendo possível estabelecer grupos de espécies por classe de idade da cronossequência.

Além dessas observações, constatou-se que todas as variáveis influenciam de alguma forma a estrutura da assembleia de ervas dessa paisagem: Idade de abandono e cobertura florestal circundante foram as variáveis que mais explicaram os dados estruturais. Contrariamente ao esperado, a luz não foi a principal variável que conduz as mudanças na estrutura herbácea. E o solo pouco influenciou as ervas provavelmente devido à baixa

variação nas características edáficas dos sítios de FS, todos oriundos de canaviais abandonados.

Outro ponto importante obtido neste estudo foi uma melhor compreensão de como as ervas exóticas que atuam em áreas de FS. O aumento no tempo de abandono influenciou positivamente a riqueza de nativas, minimizando o impacto negativo das duas espécies consideradas invasoras (*Digitaria insularis* e *Megathyrsus maximum*) sobre as nativas. De modo geral, houve uma maior proporção de ervas nativas do que ervas exóticas em FS e FM. E apesar da expansão de áreas agrícolas na Paraíba ter impulsionado a introdução de espécies exóticas nas áreas secundárias, a paisagem do Corredor Ecológico Pacatuba-Gargaú ainda retém uma rica flora de ervas nativas.



ANEXOS

PÔR DO SOL NA ÁREA DE ESTUDOS INDICANDO O FINAL DE MAIS UM DIA DE COLETA

FOTO: PATRÍCIA BARBOSA LIMA

7. ANEXOS: NORMAS DAS REVISTAS

7.1 NORMASPARAAUTORES – JOURNALOFECOLOGY

Online submission and review of manuscripts is now mandatory for all types of paper. Please prepare your manuscript following the instructions for authors given below before submitting it online at <http://mc.manuscriptcentral.com/jecol-besjournals>. If submission is completed successfully, a manuscript ID will appear on screen, and an e-mail acknowledgement will follow. All subsequent correspondence should be sent to the Assistant Editor, Lauren Sandhu, at admin@journalofecology.org.

Jump to:

Publication Policy | Preprint policy | Types of Paper Published | Types of Decisions | Appeals | Research and Publication Ethics | Declaration of Conflicts of Interest | Data Archiving | Manuscript Submission | Manuscript Structure | Manuscript Specifications | Colour Work Agreement Form | Exclusive Licence Form | OnlineOpen | Accepted Manuscripts

Publication Policy

Journal of Ecology appears six times a year and publishes original research papers on all aspects of the ecology of plants (including algae), in both aquatic and terrestrial ecosystems. We do not publish papers concerned solely with cultivated plants and agricultural ecosystems, although manuscripts using such species or systems to address important ecological or evolutionary questions may be considered. Studies of plant communities, populations or individual species are accepted, as well as studies of the interactions between plants and animals, fungi or bacteria, providing they focus on the ecology of the plants.

We aim to bring important work using any ecological approach (including molecular techniques) to a wide international audience and therefore only publish papers with strong and ecological messages that advance our understanding of ecological principles. The research presented must transcend the limits of case studies. Both experimental and theoretical studies are accepted, as are descriptive or historical accounts, although these must offer insights into issues of general interest to ecologists.

Papers should have a broad interest, and submission of reports that break new ground or advance our understanding of ecological principles is particularly welcomed.

We aim for the content of the Journal to reflect the changing emphasis in our subject area and therefore urge authors to consider submitting their best and most current work to us.

All submissions will be assessed by one or more editors to determine whether they fall within the broad remit of *Journal of Ecology* and meet the above-mentioned requirements. Papers that do not fulfil these criteria are likely to be rejected without review. This reduces the burden on both the refereeing community and the editorial system and enables authors to submit, without delay, to another journal. After this initial screening, all types of papers are subject to peer review and authors can expect a decision, or an explanation for the delay, within three months of receipt. If a revision is requested, the correspondence author should submit the revised manuscript within two months. Otherwise, revisions may be treated as new submissions and sent for further evaluation by new referees, unless there are special reasons for prolonged delay agreed, in advance, with the editor.

There is no charge for publishing papers unless authors choose the open access option 'OnlineOpen' (see 'Accepted Manuscripts' below).

All papers accepted remain copyright of the authors, but an Exclusive Licence to Publish must be granted to the British Ecological Society.

Journal of Ecology works together with Wiley's Open Access Journal, *Ecology and Evolution*, to enable rapid publication of good quality research that we are unable to accept for publication in our journal. Authors, whose papers are rejected by *Journal of Ecology*, may be offered the option of having the paper, along with any related peer reviews, automatically transferred for consideration by the Editors of *Ecology and Evolution*. Authors will not need to reformat or rewrite their manuscript at this stage, and publication decisions will be made a short time after the transfer takes place. The Editors of *Ecology and Evolution* will accept submissions that report well-conducted research which reaches the standard acceptable for publication. *Ecology and Evolution* is a Wiley Open Access journal and article publication fees apply. For more information please go to www.ecolevol.org.

Preprint policy

BES journals do not consider for publication articles that have already been published in substantial part or in full within a scientific journal, book or similar entity. However, posting an article on the author's personal website or in an institutional repository is not viewed as prior publication and such articles can therefore be submitted. The journals will also consider for publication manuscripts that have been posted in a recognized preprint archive (such as arXiv and PeerJ PrePrints), providing that upon acceptance of their article for publication the author is still able to grant the BES an exclusive licence to publish the article, or agree to the terms of an OnlineOpen agreement and pay the associated fee. Following submission and peer review organized by the journal, posting of revised versions of the article on a preprint server with a CC-BY licence might affect an author's ability to sign an Exclusive Licence to publish in a BES journal.

It is the responsibility of authors to inform the journal at the time of submission if and where their article has been previously posted and, if the manuscript is accepted for publication in a BES journal authors are required to provide a link to the final manuscript alongside the original preprint version.

Types of Papers Published

- **Standard Papers** - report practical or theoretical ecological research and typically comprise up to 12 typeset pages. Longer articles are also considered, provided the content justifies the extent.
- **Essay Reviews** - intended to promote discussion of a topical area (rather than offering exhaustive surveys of the literature).
- **Forum Papers** - short articles presenting new ideas (without data), opinions or responses to material published in *Journal of Ecology* designed to stimulate scientific debate.
- **Future Directions** - short articles that outline a provocative new direction for a discipline within plant ecology and intend to challenge currently accepted views.
- **Commentaries** - short positive assessments of an article that appears in the same issue, highlighting that article's scientific significance. Commentaries are commissioned by the journal Editors and are usually written by one of the reviewers of the article they refer to.
- **Biological Flora of the British Isles** - autecological accounts of plant species native to the British Isles. All offers of new contributions should in the first instance be discussed with the Biological Flora Editor and articles must not be submitted via the online submission system.

The Editors are happy to discuss topics for Essay Reviews, Forum Papers and Future Direction articles with authors before submission. All inquiries should be sent to the Assistant Editor (admin@journalofecology.org) in the first instance.

Types of Decisions

- **Manuscript unsuitable** - the subject matter is inappropriate for *Journal of Ecology* or the manuscript lacks novelty or is of insufficient general interest. The manuscript is therefore not sent out for peer review.
- **Rejection** - the peer review process reveals that the manuscript is not acceptable for publication in *Journal of Ecology*.
- **Rejection, resubmission invited** - the manuscript in its current state is not acceptable for publication, but the referees and editors see the potential of the presented work. Addressing the concerns raised during peer review would alter the manuscript to an extent that makes it unfeasible to predict whether the re-worked paper will reach the desired standard. Authors are therefore invited to make the necessary changes and resubmit their work for further peer review so that the paper's suitability for publication can be established.
- **Revision** - the comments by reviewers and editors indicate that major or minor changes are required before the manuscript can be considered acceptable.
- **Further revision needed** - the comments made by the reviewers and editors have been only partly or insufficiently addressed and further ambiguities remain. Authors are asked to address these concerns in their final version.
- **Acceptance subject to editing** - the manuscript content is of acceptable standard for publication and only editorial changes are required. At this stage, we ask for an exclusive licence to publish, colour artwork forms and image files of appropriate quality.
- **Final acceptance** - after a final editorial check, acceptance is confirmed and the manuscript files along with the obtained forms are sent to the publisher.

Appeals

Authors wishing to appeal a decision should outline their reasons for the appeal in an email to the Assistant Editor. The Assistant Editor will discuss the case with the Executive Editor and, where necessary, with the responsible Associate Editor. The authors will be informed whether the appeal is granted or the original decision is upheld.

Research and Publication Ethics

Researchers must have proper regard for conservation and animal welfare considerations. Although concerning only a minority of papers submitted to *Journal of Ecology*, attention is drawn to the 'Guidelines for the Use of Animals in Research' published in each January issue of the journal *Animal Behaviour* since 1991. Any possible adverse consequences of the work for populations or individual organisms must be weighed against the possible gains in knowledge and its practical applications. During submission, authors will be required to sign a declaration that their work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out (see below), but editors may seek advice from referees on ethical matters and the final decision will rest with the editors.

Since October 2008, *Journal of Ecology* has been member of the Committee on Publication Ethics (COPE) and Editors address all instances of plagiarism, false authorship and unethical publishing behaviour following COPE guidelines.

Declaration of Conflicts of Interest

Our publisher Wiley-Blackwell requires that all authors disclose any potential sources

of conflict of interest. Any interest or relationship, financial or otherwise, that might be perceived as influencing an author's objectivity is considered a potential source of conflict of interest. These must be disclosed when directly relevant or indirectly related to the work that the authors describe in their manuscript. Potential sources of conflict of interest include but are not limited to patent or stock ownership, membership of a company board of directors, membership of an advisory board or committee for a company, and consultancy for or receipt of speaker's fees from a company. The existence of a conflict of interest does not preclude publication in this journal.

If the authors have no conflict of interest to declare, they must also state this at submission.

It is the responsibility of the corresponding author to review this policy with all authors and to collectively list in the cover letter to the Editor-in-Chief, in the manuscript (in the footnotes, Conflict of Interest or Acknowledgments section), and in the online submission system ALL pertinent commercial and other relationships.

Data Archiving

Data are important products of the scientific enterprise, and they should be preserved and usable for decades in the future. The British Ecological Society thus requires that data (or, for theoretical papers, mathematical and computer models) supporting the results in papers published in its journals will be archived in an appropriate public archive, such as Dryad, TreeBASE, NERC data centre, GenBank, figshare or another archive of the author's choice that provides comparable access and guarantee of preservation. Authors may elect to have the data made publicly available at time of publication or, if the technology of the archive allows, may opt to embargo access to the data for a period of up to a year after publication.

Exceptions, including longer embargoes or an exemption from the requirement, may be granted at the discretion of the editor, especially for sensitive information such as confidential social data or the location of endangered species.

For further details about archiving data associated with papers published in the BES journals from 2014 please click [here](#). A list of repositories suitable for ecological data is available [here](#).

Manuscript Submission

Please follow these instructions carefully when preparing your manuscript to ensure that your submission is dealt with speedily.

Journal of Ecology uses a fully web-based system for manuscript submission and peer review and authors must submit their manuscripts online. Full instructions (and a helpline) are accessible from the 'Get Help Now' icon on the online submission site at <http://mc.manuscriptcentral.com/jecol-besjournals>. Persistent problems should, however, be reported to the Managing Editor.

During online submission authors will be required to agree to the Author's Declaration confirming that:

- the work as submitted has not been published or accepted for publication, nor is being considered for publication elsewhere, either in whole or substantial part.
- the work is original and all necessary acknowledgements have been made.
- all authors and relevant institutions have read the submitted version of the manuscript and approve its submission.
- all persons entitled to authorship have been so included.
- the work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out, including those relating to conservation and welfare, and to the journal's policy on these matters.

MANUSCRIPT STRUCTURE

Submitted manuscripts must be double spaced with sequential line numbers throughout the entire document. Pages should be numbered consecutively, including those containing acknowledgements, references, tables and figures.

Standard Papers. Standard papers should not normally be longer than 12 printed pages (a page of printed text, without figures or tables carries c. 800 words). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

Title page. This should contain:

- a concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title.
- a list of authors' names with names and full addresses of institutions. Author first names should be provided in full.
- the name of the correspondence author, indicated using an asterisk, to whom decisions and, if appropriate, proofs will be sent. Email address, fax number and current address, if different from above, should be provided.
- a running headline of not more than 45 characters.

Summary. This is called the Abstract on the web submission site. The Summary must not exceed 350 words and should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. The final point of your Summary must be headed '*Synthesis*', and must emphasize the key findings of the work and its general significance, indicating clearly how this study has advanced ecological understanding. This policy is intended to maximize the impact of your paper, by making it of as wide interest as possible. This final point should therefore explain the importance of your paper in a way that is accessible to non-specialists. We emphasize that the Journal is more likely to accept manuscripts that address important and topical questions and hypotheses, and deliver generic rather than specific messages.

Key-words. A list in alphabetical order not exceeding ten words or short phrases, excluding words used in the title. One of the keywords must be the subject category that you select for your manuscript as part of the submission process (e.g. "Habitat fragmentation", "Dispersal", etc.).

Introduction. Explain the reasons for carrying out the work, outline the essential background and clearly state the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration.

Materials and methods. Provide sufficient details of the techniques employed to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in this section but allude to them briefly in Results.

Results. State the results and draw attention in the text to important details shown in tables and figures.

Discussion. Point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

Acknowledgements. If authors refer to themselves as recipients of assistance or funding, they should do so by their initials separated by points (e.g. J.B.T.). Do not acknowledge Editors by name.

Data Accessibility. To enable readers to locate archived data from papers, we require that authors list the database and the respective accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available. An example of what this section should look like can be found in the Data Archiving Q&A.

References (see Specifications).

Tables (see Specifications). Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a legend at the top. They should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form or repeat large numbers of values from Tables in the text.

Figures (see Specifications). Figures and their legends should be grouped together at the end of the paper, before the appendices (if present). If figures have been supplied as a list at the end of the text file (as recommended), they should appear above their respective legend. The word figures should be abbreviated in the text (e.g. Fig. 1; Figs. 2 and 3), except when starting a sentence. Photographic illustrations should also be referred to as Figures.

Appendices / Supporting information. Please note that *Journal of Ecology* no longer publishes Appendices in the printed version, but supporting information may be published in electronic form. Instructions for the preparation of supporting information are available here and general instructions on supporting information can be found here.

In order to promote the advancement of science through the process of documenting and making available the research information and supporting data behind published studies, the editors of this journal strongly encourage authors to make arrangements for archiving their underlying data.

Essay Reviews, Forum Papers and Future Directions articles. Format and specifications are as for Standard Papers except that any Summary section should be short (no more than 200 words) and the division into Introduction, Materials and methods, Results and Discussion is unlikely to be appropriate. Please see recent editions of the journal for examples.

Commentaries. These articles should not exceed 2500 words inclusive of all parts of the paper. Commentaries do not have a Summary section, but the first paragraph needs to refer to the related article. Format and specifications are as for Standard Papers except that the structure of the main text can be flexible.

Biological Flora of the British Isles. These accounts have their own format (see a recent issue). All offers of new contributions should be addressed to the Biological Flora Editor.

Manuscript specifications

Manuscripts for review must consist of no more than two files and should, ideally, be a single editable (word processor) file with figures and tables added at the end of the text. This file will be converted to a PDF upon upload. Referees will be given access to the PDF version although the word processor file will remain accessible by the Managing Editor. Authors must therefore open each of the PDF files to check that the conversion has not introduced any errors.

Papers must reach certain standards before referees are asked to consider them: submissions that are not in the correct format, or which cannot be downloaded and printed reliably may therefore be returned to authors without review. Authors should retain their electronic manuscript file in case of any difficulties arising during online submission.

Pre-submission English-language editing. Authors for whom English is a second language may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at **here**. All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

Language. *Journal of Ecology* only publishes papers in English and spelling should conform to the *Concise Oxford Dictionary of Current English*. Journal style is not to use the serial comma (also known as the Oxford or Harvard comma) before and/or/nor unless meaning

would otherwise be obscured. Editors reserve the right to modify accepted manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature may not be seen by authors until the proof stage.

Units, symbols and abbreviations. Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and methods section. Journal style for time units are: s, min, h, days, weeks, months, years.

Scientific names. Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. Subsequently, the genus name may be abbreviated, except at the beginning of a sentence. If there are many species, cite a Flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

Manufacturers' names. When a special piece of equipment has been used it should be described so that the reader can trace its specifications by contacting the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA)'.

Mathematical material. Where ever possible, mathematical equations and symbols should be typed in-line by keyboard entry (using Symbol font for Greek characters, and superscript and subscript options where applicable). Do not embed equations or symbols using Equation Editor or Math Type, or equivalents, when simple in-line, keyboard entry is possible. Equation software should be used only for displayed, multi-line equations and equations and symbols that can not be typed. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and vectors in bold type; other algebraic symbols in italics; and Greek symbols in upright type. Make sure that there is no confusion between similar characters like l ('ell') and 1 ('one'). If there are several equations they should be identified by an equation number (e.g. 'eqn 1' after the equation, and cited in the text as 'equation 1').

Number conventions. *Text:* Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units; e.g. two eyes but 10 stomata; 3 years and 5 kg. *Tables:* Do not use an excessive number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).

Figures (including photographs). Please note that your paper will be published more quickly if instructions on figure content and figure format are followed carefully. Vector graphic figures will give the best possible online publication quality.

All illustrations are classified as figures and should be numbered consecutively (Fig. 1, Fig. 2, etc.) and placed in a list at the end of the document. Figures should be cited in the text as, e.g., Fig. 1, Fig. 1a,b, Figs 1 and 2 (no period after Figs), or, if starting a sentence, Figure 1. Each figure must have a legend, presented separately from the figure (i.e. as text rather than as part of the image). The legend should give enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. Information (e.g. keys) that appears on the figure itself should not be duplicated in the legend. The figure legend label should be abbreviated, in

bold, and end in a period (e.g. Fig. 1.). The figure legend text should end in a full stop.

Please ensure that artwork is prepared to fit across one or two columns or two-thirds width (71 mm, 149 mm or 109 mm, respectively). Wherever possible, figures should be sized to fit into a single column width. To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures (e.g. so that they appear side by side). If figures are prepared that will require reduction, please ensure that symbols, labels, axes text, etc., are large enough to allow reduction to a final size of about 8 point, i.e. capital letters will be about 2 mm tall. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica or Arial) with capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used within the figure. Units of axes should appear in parentheses after the axis name, as required. All lettering and symbols must be proportioned, clear and easy to read, i.e. no labels should be too large or too small. Figures should not be boxed (superfluous bounding axes) and tick marks must be on the inside of the axes if possible. Label multi-panel figures (a), (b), (c), etc., preferably in the upper left corner. Use greyscales (e.g. 0, 20, 40, 60, 80, 100%) in preference to pattern fills where possible. If colour figures are submitted for colour online publication only, ensure that after conversion to greyscale they remain entirely intelligible for the black-and-white print publication of your paper.

Colour figures (including photographs) must be accompanied by the Colour Work Agreement Form. The cost for colour printing must be met by the author (currently £150 for the first figure, £50 thereafter, exclusive of VAT). If no funds are available to cover colour printing costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors require this, they should write their figure legend to accommodate both versions of the figure within the same legend, and indicate their colour requirements on the Colour Work Agreement Form. This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to: Production Editor, Journal of Ecology, Wiley-Blackwell, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. Please note that the ORIGINAL HARDCOPY form must be returned in all instances (a faxed or scanned version cannot be accepted). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

File formats. At the time of submission, or after acceptance of the manuscript for publication, figure files should be supplied as follows. Photographic figures should be saved in tif format at 300 d.p.i. (or failing that in jpg format with low compression). Line figures should be saved as vector graphics (i.e. composed of lines, curves, points and fonts; not pixels) in pdf, eps, ai, svg or wmf format, or embedded as such in Word, as this enhances their display when published online. Combination figures (those composed of vector and pixel/raster elements) should also be saved in pdf, eps, ai, svg or wmf format where possible (or embedded as such in Word). If line figures and combination figures cannot be saved in vector graphics format, they should be saved in tif format at high resolution (i.e. 600 d.p.i.) (do not save them in jpg format as this will cause blurring). If you are unsure about the quality of your figures, please inspect a small portion by zooming in to check that fonts, curves and diagonal lines are smooth-edged and do not appear unduly blocky or burred when viewed at high magnification.

Note that line and combination figures supplied in tif format are downsampled for online publication, authors should therefore preferentially opt for vector graphic formats for these figure types (note, however, that for print publication full resolution files will be used). For full instructions on preparing your figures please refer to our Electronic Artwork Information for Authors page.

Tables and table captions. Tables should be constructed using 'tabs' (not spaces or software options). Units should appear in parentheses after the column or row name, e.g. Time (weeks). Tables should be cited in the text as, e.g., Table 1, Table 1a,b, Tables 1 and 2. The table caption label should not be abbreviated, and must be in bold and end with period (e.g. Table 1.). The table caption must appear above the table and must NOT end in a full stop. Table footnotes should be indicated using symbols *, †, ‡, ¶, § (not superscripted); these should be doubled-up if more than 5 are needed (**, ††, ‡‡, ¶¶, §§), or if more than 10 are needed use superscript letters a, b, c, etc., throughout.

Data Accessibility. A list of databases with relevant accession numbers or DOIs for all data from the manuscript that have been made publicly available should be included in this section. For example:

Data Accessibility

- Species descriptions: uploaded as online supporting information
- Phylogenetic data: TreeBASE Study accession no. Sxxxx
- R scripts: uploaded as online supporting information
- Sample locations, IMA2 input files and microsatellite data: DRYAD entry doi: xx.xxxx/dryad.xxxx

Citations and references. Citation to work by four or more authors in the text should be abbreviated with the use of *et al.* (e.g. Able *et al.* 1997). Work with the same first author and date should be coded by letters, e.g. Thompson *et al.* 1991a,b. Citations should be listed in chronological order in the text and separated by a semi-colon, e.g. Zimmerman *et al.* 1986; Able *et al.* 1997.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>; Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>. The references in the Reference list should be in alphabetical order with the journal name unabbreviated. The format for papers, entire books and chapters in books is as follows:

- Boutin, C. & Harper, J.L. (1991) A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *Journal of Ecology*, **79**, 199-221.
- Clarke, N.A. (1983) The ecology of dunlin (*Calidris alpina* L.) wintering on the Severn estuary. PhD thesis, University of Edinburgh, Edinburgh.
- Pimm, S.L. (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Sibly, R.M. (1981) Strategies of digestion and defecation. *Physiological Ecology* (eds C. R. Townsend & P. Calow), pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Reference to unpublished works, works in preparation or works under review should be cited as 'unpublished data', with the author's initials and surname given; such works should not be included in the Reference section. Any paper cited as 'in press' or under review elsewhere must be uploaded with the author's manuscript as a 'supplementary file not for review' so that it can be seen by the editors and, if necessary, made available to the referees.

Licence to Publish

Authors of accepted manuscripts will be required to grant Wiley-Blackwell an exclusive licence to publish the article on behalf of the British Ecological Society.

Signing an Exclusive Licence Form is a condition of publication and papers will not

be published until a signed form is received. (Papers subject to government or Crown copyright are exempt from this requirement.) Once a paper is accepted, the corresponding author will receive an email from Wiley-Blackwell prompting them to login to Author Services, where they will be able to complete the licence agreement on behalf of all co-authors. You can download a copy of the Exclusive Licence Form [here](#) to view the terms and conditions. Do not complete this PDF until you are prompted to do so by Author Services. Please read the licence form carefully before signing: conditions are changed from time to time and may not be the same as the last time you completed one of these forms.

Funder arrangements A number of funders, including Research Councils UK (RCUK), the NIH and Wellcome Trust, require deposit of the accepted (post-peer-reviewed) version of articles that they fund, if these are not already published via an open access route. The BES journals are all compliant with these mandates and full details of the arrangements can be found [here](#).

OnlineOpen

OnlineOpen is available to authors who wish to make their article available to non-subscribers on publication, or whose funding agency requires grantees to archive the final version of their article. With OnlineOpen, the author, the author's funding agency, or the author's institution pays a fee to ensure that the article is made available to non-subscribers upon publication via Wiley Online Library, as well as deposited in the funding agency's preferred archive. The charge for OnlineOpen publication is \$3,000 (discounted to \$2,250 for papers where the first or corresponding author is a current member of the British Ecological Society, www.britishecologicalsociety.org). For the full list of terms and conditions, [click here](#).

Following acceptance, any authors wishing to publish their paper OnlineOpen will be required to complete the payment form and will be given the option of signing a range of different Creative Commons licences, depending on author choice and funder mandate.

Prior to acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to. All OnlineOpen articles are treated in the same way as any other article. They go through the journal's standard peer-review process and will be accepted or rejected based on their own merit.

Accepted Manuscripts

After a paper has been accepted for publication, it will be uploaded as an Accepted Article on Wiley Online Library within approximately 2 working days. Accepted Articles are the peer-reviewed version of the manuscript BEFORE copyediting, typesetting and proofing. The paper will be assigned its DOI (digital object identifier) at this stage so that it can be cited and tracked as normal. Any final, minor corrections can still be made to the paper at proof stage.

Online production tracking is available for your article through Wiley-Blackwell's Author Services. Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. Authors will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit the Author Services page for more details on online production tracking and for a wealth of resources including FAQs and tips on article preparation, submission and more.

Proofs. The corresponding author will receive an e-mail alert containing a link to a web site from where a PDF file of the proof can be downloaded. A reliable e-mail address must

therefore be provided for the corresponding author. **Acrobat Reader** will be required in order to read the PDF. Further instructions will be sent with the proof. Authors who are likely to be out of contact and cannot have their e-mail checked regularly, should nominate an alternative person to receive and correct the proofs; they should do this when submitting their final typescript. The editors reserve the right to correct the proofs themselves, using the accepted version of the typescript, if the author's corrections are overdue and journal publication would otherwise be delayed. Excessive alterations in the text, other than typesetting errors, may be charged to the author.

Please note that your proofs should preferably be marked-up electronically using the Acrobat's PDF annotation tools, and returned by email to the address below. Instructions on using the annotation tools are given at the end of the proof. If you are unable to electronically annotate the proof, authors may mark-up hardcopy. Please return your corrected proofs to the Production Editor, within 3 days of receipt. If this is not possible, or if you have no corrections, please advise the Production Editor by e-mail. Send corrections to tojec@wiley.com (or if returning hardcopy: Production Editor, Journal of Ecology, Wiley-Blackwell, 9600 Garsington Road, Oxford UK). If you registered with Author Services when you submitted your paper you will receive an e-mail within 48-hours to confirm that your proof corrections have been received.

Once corrected proofs of a manuscript are available, the 'Accepted Article' version will be replaced online by the EarlyView version of the paper.

EarlyView. *Journal of Ecology* is covered by Wiley-Blackwell's EarlyView service. EarlyView articles are complete full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready and are not held until publication of the next scheduled print issue. To register to receive an e-mail alert when your EarlyView article is published, click [here](#) and log-in to Wiley Online Library. EarlyView articles are complete and final. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the author's final corrections have been incorporated. Because they are in their final form, no changes can be made after online publication. The nature of EarlyView articles means that they do not yet have volume, issue or page numbers, so EarlyView articles cannot be cited in the traditional way. They are therefore given a Digital Object Identifier (DOI), which allows the article to be cited and tracked before it is allocated to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article. More information about DOIs can be found at <http://www.doi.org/faq.html>.

Offprints. Free access to the final PDF offprint or your article will be available via Author Services only. Please therefore sign up for Author Services when your paper is accepted if you would like to access your article PDF offprint and enjoy the many other benefits that Author Service offers (see above). Paper offprints may also be purchased and should be ordered when you return your proof corrections by following the instructions supplied at the time.

Author material archive policy. Please note that unless specifically requested, Wiley-Blackwell will dispose of all hardcopy or electronic material submitted 2 months after publication. If you require the return of any material submitted, please inform the editorial office or production editor when your paper is accepted for publication.

Guidelines for authors on acceptable materials for submission Supporting Information

Wiley-Blackwell is able to host online approved supporting information that authors submit with their paper. Supporting information must be important, ancillary information that

is relevant to the parent article but which does not or cannot appear in the printed and online edition of the journal. Supporting Information can comprise additional tables, data sets, figures, movie files, audio clips, 3D structures, and other related nonessential multimedia files. Like the manuscript accompanying it, it should be original and not previously published. If previously published it must be submitted with the necessary permissions. Authors should consult the individual journal's author guidelines to see whether supporting information is accepted.

Authors preparing supporting information for publication should read the following guidelines carefully. Supporting information will be published as submitted and will not be corrected or checked for scientific content, typographical errors or functionality. The responsibility for scientific accuracy and file functionality remains entirely with the authors. A disclaimer will be displayed to this effect with any supporting information published. Questions about missing supporting information on Wiley Online Library should be directed to the journal's production editor.

Supporting information should always be provided in its final format, as it will not be copyedited or changed from its original format. It will not be available for review prior to publication. Supporting information may also be displayed on an author or institutional website. Such posting is not subject to the journal's embargo date as specified in the copyright agreement. In such cases, it is the author's responsibility to ensure that the supplied URL for the supporting information remains valid for the lifetime of the article.

Wiley-Blackwell does not provide technical support for the creation of supporting information. If technical support is required to output supporting information in a suitable format and size as outlined below, authors should seek the assistance of their local IT department.

All files should be clearly labeled as "Supporting Information" (e.g., use *SuppInfo*, *Supp*, in the filename; example - *Figure_6_SuppInfo.pdf*).

All supporting information must be supplied with a legend stating what it is, and what format it is.

Recommended File Formats

(While Wiley-Blackwell accepts all file formats the list below are ones most commonly used and accessible by most readers.)

Document Files	Graphics Files ¹	Video Files ²	Audio Files
<ul style="list-style-type: none"> • Any standard MS office format (Word, Excel, PowerPoint, Project, Access, etc.) • PDF 	<ul style="list-style-type: none"> • GIF • TIF (or TIFF) • EPS • PNG • JPG (or JPEG) • BMP • PS (Postscript) 	<ul style="list-style-type: none"> • Quicktime • MPEG • AVI 	<ul style="list-style-type: none"> • MP3 • AAC • WMA

¹Embedded graphics (i.e. a GIF pasted into a Word file) are also acceptable.

²All video clips must be created with commonly-used codecs, and the codec used should be noted in the supporting information legend. Video files should be tested for playback before

submission, preferably on computers not used for its creation, to check for any compatibility issues. Wiley-Blackwell will not host codec files, or be responsible for supporting video supporting information where the codec used is non-standard.

Native datasets and specialist software

If a native dataset is supplied, the program and/or equipment used should be given. For specialist software (e.g. LaTeX), the software and version number used should be given.

File sizes

Please try to restrict individual file sizes to 10Mb maximum (zipped or unzipped). Larger files may be hosted, but these can lead to download issues for users.

6.2 NORMAS PARA AUTORES – BIOLOGICAL INVASIONS

Paper Categories

Biological Invasions publishes research and synthesis papers on patterns and processes of biological invasions in terrestrial, freshwater, and marine (including brackish) ecosystems. Also of interest are scholarly papers on management and policy issues as they relate to conservation programs and the global amelioration or control of invasions. The journal will consider proposals for special issues resulting from conferences or workshops on invasions.

Paper Categories

Original Papers

Novel empirical and theoretical research on topics in invasion biology, such as ecological consequences of invasions (including changes in community and ecosystem structure and processes), factors that influence transport, establishment, and spread of invasions, mechanisms that control the abundance and distribution of invasive species, biogeography, genetics of invaders (as genetics casts light on processes and pathways of invasions), dispersal vectors, evolutionary consequences of invasions in both historical and geological time, innovative management techniques, and analytical syntheses and overviews of invasive biotas. Authors must, in their cover letters, explain how the reported research is novel and exciting.

Perspectives, Paradigms, and Syntheses

Overviews of policies on invasion management; perspectives on invasions and paradigms of invasion biology; syntheses of literature reports. Prospective authors should contact the Editor-in-Chief about suitability of proposed topics.

Reviews

Synthetic, timely reviews of topics in invasion biology for which there is a substantial literature. Prospective authors must contact the Editor-in-Chief about suitability of proposed review topic.

Invasion Notes

Short reports (10 manuscript pages including cover page, less than 25 references, figures, and tables) of new and particularly noteworthy invasions, important changes in status or range of existing invasions, novel and promising techniques for managing particular invasions, evidence on an invasion pathway of particular interest, and the like. A note simply reporting a new species in a new location would not merit publication as an Invasion Note. Invasion Notes are not full research papers and must have (a) an abstract of one short paragraph, (b) a short introductory paragraph explaining the context of the note, (c) the reported information, and (d) a brief discussion of the significance of the note.

Book Reviews

To be solicited by the Editor-in-Chief

Paper Length

Papers must be concise and well written. While there are no specific page or word limits for any paper category except Invasion Notes, as a guide the average original paper contains approximately 8,000 words. Longer papers may be considered if the information justifies the length.

General Instructions

- 1) Please recall that *Biological Invasions* is read by specialists in invasion biology, so that introductory material pointing to the general importance of invasions is unnecessary and inappropriate.
- 2) Authors must submit, with their manuscripts, names and e-mail addresses of 4 unbiased, expert potential referees who have not previously read the manuscript. Authors may submit names of potential referees that they request not be used and may also request a particular handling editor.

Authorship Guidelines

Authorship credit should be based on:

- 1) substantial contributions to conception and design, acquisition of data, or analysis and interpretation of data;

AND

- 2) drafting the article or revising it critically for important intellectual content;

AND

- 3) final approval of the version to be submitted for publication.

All of these conditions should be met by all authors.

Acquisition of funding, collection of data, or general supervision of the research group alone does not constitute authorship.

All contributors who do not meet the criteria for authorship should be listed in an acknowledgments section.

All authors must agree on the sequence of authors listed before submitting the article.

All authors must agree to designate one author as the corresponding author for the submission.

It is the responsibility of the corresponding author to dialogue with the co-authors during the peer-reviewing and proofing stages and to also act on their behalf.

If the article is accepted for publication, after acceptance, no changes in authorship, the order of authors, or designation of the corresponding author will be permitted.

Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Online Submission

Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Title Page

The title page should include:

The name(s) of the author(s)

A concise and informative title

The affiliation(s) and address(es) of the author(s)

The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

Text

Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

Use italics for emphasis.

LaTeX macro package (zip, 182 kB)

Use the automatic page numbering function to number the pages.

Do not use field functions.

Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

Use the equation editor or MathType for equations.

Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data).

Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section on the title page. The names of funding organizations should be written in full.

References

Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990). This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996). This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999).

Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of eachwork.

Journal article

EndNote style (zip, 2 kB)

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 965:325–329

Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med*. doi:10.1007/s001090000086

Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of moderngenomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

Dissertation

Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure*. Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal’s name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

ISSN LTWA

If you are unsure, please use the full journal title.

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of intext citations and reference list.

Tables

All tables are to be numbered using Arabic numerals.

Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.

Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.

Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

Artwork and Illustrations Guidelines**Electronic Figure Submission**

Supply all figures electronically.

Indicate what graphics program was used to create the artwork.

For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format.

MS Office files are also acceptable.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art

Definition: Black and white graphic with no shading.

Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.

If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.

Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art

Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).

Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.

Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts.

Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.

No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.

Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

Figures should be submitted separately from the text, if possible.

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and no higher than 234 mm.

For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and no higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware) Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (colorblind users would then be able to distinguish the visual elements)

Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

Electronic Supplementary Material

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and others supplementary files to be published online along with an article or a book chapter. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

Submission

Supply all supplementary material in standard file formats. Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author. To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during download.

Audio, Video, and Animations

Resolution: 16:9 or 4:3

Maximum file size: 25 GB

Minimum video duration: 1 sec

Supported file formats: avi, wmv, mp4, mov, m2p, mp2, mpg, mpeg, flv, mxf, mts, m4v, 3gp

Text and Presentations

Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability. A collection of figures may also be combined in a PDF file.

Spreadsheets

Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.

If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

Specialized Formats

Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

Collecting Multiple Files

It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

Numbering

If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.

Refer to the supplementary files as "Online Resource", e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4".

Name the files consecutively, e.g. "ESM_3.mpg", "ESM_4.pdf".

Captions

For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

Processing of supplementary files

Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that

The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material

Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk)

Does Springer Provide English Language Support?

Manuscripts that are accepted for publication will be checked by our copyeditors for spelling and formal style. This may not be sufficient if English is not your native language and substantial editing would be required. In that case, you may want to have your manuscript edited by a native speaker prior to submission. A clear and concise language will help editors

and reviewers concentrate on the scientific content of your paper and thus smooth the peer review process.

The following editing service provides language editing for scientific articles in all areas Springer

publishes in:

Edanz English editing for scientists

Use of an editing service is neither a requirement nor a guarantee of acceptance for publication.

Please contact the editing service directly to make arrangements for editing and payment.

Ethical Responsibilities of Authors

This journal is committed to upholding the integrity of the scientific record. As a member of the Committee on Publication Ethics (COPE) the journal will follow the COPE guidelines on how to deal with potential acts of misconduct.

Authors should refrain from misrepresenting research results which could damage the trust in the journal, the professionalism of scientific authorship, and ultimately the entire scientific endeavour. Maintaining integrity of the research and its presentation can be achieved by following the rules of good scientific practice, which include:

The manuscript has not been submitted to more than one journal for simultaneous consideration.

The manuscript has not been published previously (partly or in full), unless the new work concerns an expansion of previous work (please provide transparency on the use of material to avoid the hint of text-recycling ("self-plagiarism")).

A single study is not split up into several parts to increase the quantity of submissions and submitted to various journals or to one journal over time (e.g. "salami-publishing").

No data have been fabricated or manipulated (including images) to support your

Conclusions No data, text, or theories by others are presented as if they were the author's own ("plagiarism"). Proper acknowledgements to other works must be given (this includes material that is closely copied (near verbatim), summarized and/or paraphrased), quotation marks are used for verbatim copying of material, and permissions are secured for material that is copyrighted.

Important note: the journal may use software to screen for plagiarism.

Consent to submit has been received explicitly from all co-authors, as well as from the responsible authorities - tacitly or explicitly - at the institute/organization where the work has been carried out, before the work is submitted.

Authors whose names appear on the submission have contributed sufficiently to the scientific work and therefore share collective responsibility and accountability for the results.

In addition:

Changes of authorship or in the order of authors are not accepted after acceptance of a manuscript.

Requesting to add or delete authors at revision stage, proof stage, or after publication is a serious matter and may be considered when justifiably warranted.

Justification for changes in authorship must be compelling and may be considered only after receipt of written approval from all authors and a convincing, detailed explanation about the role/deletion of the new/deleted author. In case of changes at revision stage, a letter must accompany the revised manuscript. In case of changes after acceptance or publication, the request and documentation must be sent via the Publisher to the Editor-in-Chief. In all cases, further documentation may be required to support your request. The decision on accepting the change rests with the Editor-in-Chief of the journal and may be turned down. Therefore authors are strongly advised to ensure the correct author group, corresponding author, and order of authors at submission.

Upon request authors should be prepared to send relevant documentation or data in order to verify the validity of the results. This could be in the form of raw data, samples, records, etc. If there is a suspicion of misconduct, the journal will carry out an investigation following the COPE guidelines. If, after investigation, the allegation seems to raise valid concerns, the accused author will be contacted and given an opportunity to address the issue. If misconduct

has been established beyond reasonable doubt, this may result in the Editor-in-Chief's implementation of the following measures, including, but not limited to: If the article is still under consideration, it may be rejected and returned to the author.

If the article has already been published online, depending on the nature and severity of the infraction, either an erratum will be placed with the article or in severe cases complete retraction of the article will occur. The reason must be given in the published erratum or retraction note.

The author's institution may be informed.

Compliance With Ethical Standards

To ensure objectivity and transparency in research and to ensure that accepted principles of ethical and professional conduct have been followed, authors should include information regarding sources of funding, potential conflicts of interest (financial or non-financial), informed consent if the research involved human participants, and a statement on welfare of animals if the research involved animals.

Authors should include the following statements (if applicable) in a separate section entitled "Compliance with Ethical Standards" when submitting a paper:

Disclosure of potential conflicts of interest

Research involving Human Participants and/or Animals

Informed consent

Please note that standards could vary slightly per journal dependent on their peer review policies (i.e. single or double blind peer review) as well as per journal subject discipline. Before submitting your article check the instructions following this section carefully.

The corresponding author should be prepared to collect documentation of compliance with ethical standards and send if requested during peer review or after publication.

The Editors reserve the right to reject manuscripts that do not comply with the above-mentioned guidelines. The author will be held responsible for false statements or failure to fulfill the above-mentioned guidelines.

Disclosure of Potential Conflicts of Interest

Authors must disclose all relationships or interests that could have direct or potential influence or impart bias on the work. Although an author may not feel there is any conflict, disclosure of relationships and interests provides a more complete and transparent process, leading to an accurate and objective assessment of the work. Awareness of a real or perceived conflict of interest is a perspective to which the readers are entitled. This is not meant to imply that a financial relationship with an organization that sponsored the research or compensation received for consultancy work is inappropriate. Examples of potential conflicts of interests that are directly or indirectly related to the research may include but are not limited to the following:

Research grants from funding agencies (please give the research funder and the grant number)

Honoraria for speaking at symposia

Financial support for attending symposia

Financial support for educational programs

Employment or consultation

Support from a project sponsor

Position on advisory board or board of directors or other type of management relationships

Multiple affiliations

Financial relationships, for example equity ownership or investment interest

Intellectual property rights (e.g. patents, copyrights and royalties from such rights)

Holdings of spouse and/or children that may have financial interest in the work

In addition, interests that go beyond financial interests and compensation (non-financial interests) that may be important to readers should be disclosed. These may include but are not limited to personal relationships or competing interests directly or indirectly tied to this research, or professional interests or personal beliefs that may influence your research.

The corresponding author collects the conflict of interest disclosure forms from all authors. In author collaborations where formal agreements for representation allow it, it is sufficient for the corresponding author to sign the disclosure form on behalf of all authors. Examples of forms can be found here:

The corresponding author will include a summary statement in the text of the manuscript in a separate section before the reference list, that reflects what is recorded in the potential conflict of interest disclosure form(s).

See below examples of disclosures:

Funding: This study was funded by X (grant number X).

Conflict of Interest: Author A has received research grants from Company A. Author B has received a speaker honorarium from Company X and owns stock in Company Y. Author C is a member of committee Z.

If no conflict exists, the authors should state:

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

After Acceptance

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice and offprints.

Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer now provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink.

Springer Open Choice

Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, the author(s) agree to publish the article under the Creative Commons Attribution License.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

Publication of color illustrations is free of charge.

Proof reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor.

After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

2014 Impact Factor 2.586