

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
ESCOLA DE ENGENHARIA DE SÃO CARLOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DA ENGENHARIA
AMBIENTAL**

NATALIA GUERIN

Impacto da invasão e mecanismos de regeneração natural do cerradão em áreas ocupadas por *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae) no sudoeste do Estado de São Paulo

**São Carlos - SP
2010**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

NATALIA GUERIN

Impacto da invasão e mecanismos de regeneração natural do cerradão em áreas ocupadas por *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae) no sudoeste do Estado de São Paulo

Dissertação apresentada à Escola de Engenharia de São Carlos, da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências da Engenharia Ambiental.

Orientadora: Dr.^a Giselda Durigan

São Carlos - SP
2010

À Vó Therezinha, com amor.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, que me deram a oportunidade de fazer o que gosto, pelo apoio, conselhos, abrigo, cafunés e amor incondicional.

À Dra. Giselda Durigan, pela orientação do trabalho e disponibilidade em participar de todas as etapas do estudo, pelas oportunidades durante esse período de trabalho juntas, pelos conselhos, pela paixão à ciência que passa aos seus alunos e, principalmente, pela amizade.

Ao Dr. Antônio Carlos Galvão Melo, que idealizou o projeto e o co-orientou. Obrigada pelas oportunidades, pelo aprendizado, pela amizade e respeito.

À todos os pesquisadores da Seção de Ecologia Florestal do Instituto Florestal do Estado de São Paulo, principalmente, Geraldo A. D. C. Franco, Natália Macedo Ivanauskas e Flaviana Maluf de Souza, pela oportunidade do estágio, pelo aprendizado inigualável e por serem pessoas incríveis. E aos estagiários: Rodrigo, Rochelle e Ritinha, pelo companheirismo durante o estágio.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pela bolsa concedida.

Aos membros da banca, professores doutores Dalva M. da Silva Matos, Evaldo L. G. Espíndola, Sergius Gandolfi e Victor Ranieri pela disponibilidade em participar da discussão desse estudo.

Aos funcionários da Floresta Estadual de Assis: Max, Marisa, Vivi, Dona Fátima, e ao pessoal do campo cuja ajuda foi imprescindível: Sílvio, Furlan, Zé Lourenço e Joãozinho.

Ao professor João Luis Batista do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ, pela gentileza e disponibilidade com que ajudou no delineamento do trabalho e nas análises.

Ao Dr. Eduardo da Silva Pinheiro, por disponibilizar os mapas.

À Claudete e Nelson da Secretaria da Pós-Graduação do CRHEA, pela disponibilidade de sempre e ajuda com as burocracias.

À todos que me ajudaram nas campanhas de campo: Guto, Geissyane, Natashi, Diego e Sarinha.

Aos meninos de São Carlos: Alexandre, Guto, Marcinho e Rodolfo, pelo empréstimo do sofá durante minhas passagens por Sanca.

Às meninas de Campinas: Larissa e Letícia, pelo abrigo e amizade desses últimos anos.

À minha família de Rio Claro: Sid, Paul, Ganso, BH e Julia, pelos anos de convivência, pelas brigas e festas e, principalmente, pela irmandade de todos esses anos.

Ao Nino e Carol, irmãos de Piracicaba. Obrigada por aguentarem minhas chatices e por me divertirem sempre.

E à galera de Rio Claro, por tornar qualquer lugar o mais divertido do mundo!

*Não tenha necessidade de nada!
Não tente adequar sua vida a modelos,
nem queira você mesmo ser um modelo para ninguém.
Acredite: a vida lhe dará poucos presentes.
Se você quer uma vida, aprenda... a roubá-la!
Ouse, ouse tudo! Seja na vida o que você é, aconteça o que acontecer.
Não defenda nenhum princípio, mas algo de bem mais maravilhoso:
algo que está em nós e que queima como o fogo da vida!!!*

(Lou Andreas Salome)

RESUMO

GUERIN, N. (2010) **Impacto da invasão e mecanismos de regeneração natural do cerrado em áreas ocupadas por *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae) no sudoeste do Estado de São Paulo.** Dissertação (Mestrado) - Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2010.

As samambaias do gênero *Pteridium* caracterizam-se pelas largas frondes e por um sistema de rizomas subterrâneos que possibilita sua rápida expansão. Apresentam elevada produção de biomassa ao longo do ano, que aumenta a incidência de incêndios, e ainda liberam substâncias químicas consideradas alelopáticas. Atualmente, são conhecidas como plantas-problema, pois vêm se expandindo e ocupando grandes áreas em diversas partes do mundo, causando impacto econômico e ecológico. Nesse contexto, este estudo teve por objetivo geral a compreensão do impacto da invasão por *Pteridium arachnoideum* sobre a vegetação de cerrado e a elucidação dos mecanismos por meio dos quais vem sendo lentamente revertido o processo de invasão na área de estudo. Para tanto, analisamos áreas de cerrado invadidas há mais de quatro décadas na Estação Ecológica de Assis (EEcA), no sudoeste do estado de São Paulo. Analisamos a composição florística e estrutura da comunidade em uma área invadida dentro da EEcA. Avaliamos os componentes do estrato arbóreo e regenerante da comunidade, a fim de verificar quais as espécies que conseguiram ultrapassar as barreiras físicas e químicas impostas pela presença da samambaia. Para tanto, comparamos a vegetação da área invadida com uma área adjacente não invadida, com ambiente e histórico de perturbações semelhantes. Utilizamos 100 pontos quadrantes para amostragem da composição florística e, para caracterização da estrutura da comunidade, alocamos 15 parcelas de 10 m x 30 m para amostrar o estrato superior, dentro das quais foram instaladas sub-parcelas de 2 m x 30 m para o estrato intermediário e de 2 m x 2 m para o estrato inferior. Medimos a cobertura das copas das árvores dentro das parcelas e estimamos a porcentagem de cobertura do solo por *Pteridium*. As espécies que conseguiram ocupar a área no início da invasão são tolerantes à sombra e com ritmo de crescimento rápido, características que possibilitaram que tais espécies ultrapassassem a barreira de samambaia e se estabelecessem na área. Já as espécies do estrato inferior se assemelham às da área não invadida, indicando que está havendo uma substituição das espécies na comunidade vegetal. A baixa densidade das árvores na área invadida diminui a competição entre os indivíduos, que, por sua vez, investem em aumento de tamanho, sendo consideravelmente maiores do que as árvores do cerrado não invadido. Essas árvores, que formam o estrato arbóreo atualmente, estão facilitando a regeneração natural de espécies arbóreas nativas e, assim, revertendo, lentamente, o processo de invasão. Testamos quais variáveis, relacionadas às funções ecológicas e aspectos estruturais das árvores de grande porte que se estabeleceram nas áreas invadidas, estão favorecendo as plantas em regeneração sob suas copas. Para tanto, amostramos os indivíduos maiores que 50 cm sob a copa de árvores sistematicamente selecionadas, segundo atributos funcionais e estruturais. Verificamos que as árvores que possuem copas mais densas e perenifólias apresentaram mais regenerantes sob suas copas. A resiliência característica do cerrado tem possibilitado que as áreas invadidas consigam se recuperar, podendo se assemelhar futuramente às áreas de cerrado da EEcA, porém muito lentamente. Ações de manejo que almejam a restauração dessas áreas mais rapidamente devem focar seus esforços na eliminação do *Pteridium* e/ou na introdução de espécies que possuam as características das árvores que atuam como facilitadoras da regeneração.

Palavras - chave: ecologia do cerrado, engenharia de ecossistemas, filtros ecológicos, sucessão secundária, teoria da facilitação.

ABSTRACT

GUERIN, N. (2010) **Impact and regeneration mechanism after invasion by *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Dennstaedtiaceae) in savanna woodland areas, southwestern São Paulo State.** Dissertation (Mastering) - Engineering School of São Carlos, University of São Paulo, São Carlos, 2008.

The genus *Pteridium* comprises bracken species recognized by large fronds and a rhizome system that allows their fast expansion. Bracken presents an elevated biomass production throughout the year, that increases fire occurrence and release chemical compounds that are considered allelopathic. Nowadays, species of the genus *Pteridium* are well known as problem-species, due to their expansion and occupation of large areas around the world, causing great economic and ecological impacts. Aiming at the comprehension of bracken invasion over cerrado vegetation, we studied its impact over the plant community and, also, the slow natural regeneration process of cerrado recovery after invasion. We analyzed savanna woodland areas that have been invaded for over four decades, at Assis Ecological Station (EEcA), in southwestern São Paulo State. We analyzed the floristic composition and the plant community structure in an invaded area, compared to a non invaded patch of savanna vegetation. Components of the arboreal and regeneration strata were analyzed, in order to verify which species managed to pass by the physical and chemical barrier imposed by bracken. We assessed 100 points to assemble the floristic composition, using the quarter method, and for the community structure we used 15 plots of 10 m x 30 m to assemble the superior strata. The intermediate layer was assessed by sub-plots of 2 m x 30 m and the inferior strata using 2 m x 2 m sub-plots. We measured the canopy cover and also bracken cover inside the plots. The arboreal species first occupying the invaded area are shadow tolerant and fast growing, attributes which allowed them to overtake the bracken layer and establish. Nowadays, the invasive species has been replaced by a high number of arboreal species, the inferior strata being floristically similar to the area not invaded. The low density of adult trees in the invaded area reduce the competition among individuals that end up investing in growth, with greater size compared to those trees in the non invaded area. These large trees function as nurse trees, facilitating other species to establish under their canopies. We tested which variables related to the ecological functions and tree structure are favouring the understory, in order to comprehend the ecological processes and interactions that regulate the assembly rules of the invaded community being recovered. We assembled all individuals from arboreal species over 50 cm high growing under the projection of nurse trees canopy. These nurse trees were systematically selected, for the basis of functional and structural attributes. Understory density and richness were higher under trees with dense and permanent shadow, and that was the attribute better explaining the recovery process. The high resilience of savanna have helped the recovery of invaded areas. This process, however, has been very slow. Interventions whiling to restore those areas should be focused on bracken eradication and/or introduction of those species that can facilitate the natural regeneration.

Key-words: assembly rules, ecosystem engineer, facilitation, savanna ecology, secondary succession.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Mapa da localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo. (Elaboração: Eduardo da Silva Pinheiro). 30
- Figura 2** Evolução da cobertura vegetal da Estação Ecológica de Assis no período de 1962 a 2006 (Fonte: Pinheiro, 2008). 33
- Figura 3** Alteração na cobertura vegetal da área que não foi invadida por *P. arachnoideum* na EEcA. Campo antrópico em 1962 (A) evoluiu para cerrado ralo em 1984 (B), cerrado denso em 1994 (C) e cerradão em 2006 (D). Aerofotos (A, B, e C), imagem QuickBird (D) (adaptado de Pinheiro; Durigan, 2009). 34
- Figura 4** Alterações na cobertura vegetal da área que foi invadida por *P. arachnoideum* na EEcA. A e B - área invadida pela samambaia (1962 e 1984, respectivamente); C- regressão da invasão (1994); D- reocupação da área pelas espécies nativas (2006). Aerofotos (A, B e C), imagem *QuickBird* (D). (adaptado de Pinheiro; Durigan, 2009). 35
- Figura 5** Localização dos transectos e parcelas utilizados para amostragem de áreas de cerrado invadida (em amarelo) e não invadida (em rosa) por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis (Elaboração: Eduardo da Silva Pinheiro, imagem *Quickbird* 2006). 37
- Figura 6** Croqui da parcela e sub-parcelas utilizadas para amostragem da vegetação na Estação Ecológica de Assis. 38
- Figura 7** Parcela de 2 m x 2 m utilizada para amostrar o estrato inferior da vegetação e a cobertura de *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. 39
- Figura 8** Curvas de acumulação de espécies com o aumento do número de pontos de amostragem pelo método de quadrantes, em áreas de cerradão invadida e não invadida por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP. 41
- Figura 9** Abundância relativa por grupo funcional testado para as duas áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. (A – síndrome de dispersão: Zoo- zoocórica; NZoo- não-zoocórica; B- tolerância à sombra: IS- intolerante à sombra; TS- tolerante à sombra; C- ritmo de crescimento; D- suscetibilidade à geada: SG- suscetível; TG- tolerante). 45
- Figura 10** Comparação da densidade absoluta (ind ha^{-1}) de indivíduos nas áreas com e sem *Pteridium* na Estação Ecológica de Assis. A – estrato inferior; B - estrato intermediário; C - estrato superior. Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%). 47
- Figura 11** Comparação da área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) nas áreas com e sem *Pteridium* na Estação Ecológica de Assis. Estrato intermediário à esquerda, Estrato superior à direita. Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%). 47

- Figura 12** Cobertura do dossel (em média) entre as áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. ($\chi^2 = 22,0931$; $gl=1$; $p<0,01$). Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%)..... 48
- Figura 13** Histograma das classes de tamanho com base na altura dos indivíduos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. 50
- Figura 14** Histograma das classes de tamanho com base no diâmetro dos indivíduos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. 50
- Figura 15** Tipos fitofisionômicos na Estação Ecológica de Assis, SP. Destaque para as áreas em azul claro, invadidas por *Pteridium arachnoideum*. (Elaborado por: Eduardo Pinheiro).. 65
- Figura 16** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da área da copa sob a copa das *árvores nucleadoras*, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,3779x + 1,7741$; $R^2 = 0,346$ (reta à esquerda); $y = 0,1643x + 1,8128$; $R^2 = 0,461$ (reta à direita)). 71
- Figura 17** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da razão copa/altura sob a copa das *árvores nucleadoras*, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 2,3344x + 2,1730$; $R^2 = 0,3408$ (reta à esquerda); $y = 0,9429x + 2,2204$; $R^2 = 0,4275$ (reta à direita)). 71
- Figura 18** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da área da copa sob a copa das *árvores nucleadoras* com ritmo de crescimento moderado, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,4395x - 1,5458$; $R^2 = 0,5482$ (reta à esquerda); $y = 0,2033x - 0,1088$; $R^2 = 0,6234$ (reta à direita)). 71
- Figura 19** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da área da copa sob a copa das *árvores nucleadoras* não caducifólias, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,4422x + 3,1079$; $R^2 = 0,5304$ (reta à esquerda); $y = 0,2149x + 0,6345$; $R^2 = 0,7953$ (reta à direita)). 72
- Figura 20** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da razão copa/altura sob a copa das *árvores nucleadoras* com ritmo de crescimento moderado, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,2465x + 2,9381$; $R^2 = 0,6952$ (reta à esquerda); $y = 0,5267x + 2,8567$; $R^2 = 0,5442$ (reta à direita)). 72
- Figura 21** Gráfico de dispersão do número de regenerantes e riqueza em função da razão copa/altura sob as copas das *árvores nucleadoras* não caducifólias, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 2,7213x + 1,875$; $R^2 = 0,5522$ (reta à esquerda); $y = 1,2998x + 1,292$; $R^2 = 0,6829$ (reta à direita)). 72

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** Espécies encontradas na amostragem da composição florística de área invadida e não invadida por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. SD: síndrome de dispersão; ZOO- zoocórica, NZOO- não zoocórica; RC: ritmo de crescimento; RAP- rápido, MOD- moderado, LEN-lento; TS: tolerância à sombra; T- tolerante; I- intolerante; SG: suscetibilidade à geada; TG- tolerante à geada; SG- suscetível à geada. 42
- Tabela 2** Valores χ^2 da análise de Kruskal-Wallis para os grupos funcionais entre as áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis..... 45
- Tabela 3** Valores médios dos parâmetros estruturais das áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. (P= Índice de Payandeh)..... 46
- Tabela 4** Valores da rs obtidos na correlação de Spearman entre a densidade de regenerantes, a densidade de frondes de *Pteridium* e a cobertura de *Pteridium* no solo na Estação Ecológica de Assis. Os valores em negrito apresentaram $p < 0,05$ 48
- Tabela 5** Valores do Índice de Similaridade de Jaccard entre os estratos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis (SP- área sem *Pteridium*; CP- área com *Pteridium*). 49
- Tabela 6** Valores da estatística descritiva para as classes de altura das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. (* valores significativamente diferentes; $p < 0,05$)..... 50
- Tabela 7** Valores da estatística descritiva para as classes de diâmetro das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. (* valores significativamente diferentes; $p < 0,05$).51
- Tabela 8** Espécies arbóreas sob as quais foi amostrada a regeneração natural em áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. (Zoo - Zoocóricas; NZoo – Não Zoocóricas; NC-não-caducifólia; SC- Semicaducifolia; C- caducifolia). 68
- Tabela 9** Valores obtidos através do procedimento GLM para o modelo que explica o número de indivíduos por árvore nucleadora nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP..... 70
- Tabela 10** Valores obtidos através do procedimento GLM para o modelo que explica a riqueza de espécies por árvore nucleadora nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP..... 70

SUMÁRIO

<i>RESUMO</i>	6
<i>ABSTRACT</i>	7
INTRODUÇÃO GERAL	13
A invasão biológica	13
As invasões no Cerrado	16
As samambaias do gênero <i>Pteridium</i>	17
Objetivos	21
Referências bibliográficas	22
CAPÍTULO 1 - COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO EM ÁREA DE CERRADÃO INVADIDA POR <i>Pteridium arachnoideum</i> (KAULF.) MAXON (DENNSTAEDTIACEAE).	28
1.1 Introdução	28
1.2 Material e métodos	30
1.2.1 Área de estudo	30
1.2.2 Amostragem da vegetação	35
1.2.2.1 <i>Composição Florística</i>	35
1.2.2.2 <i>Estrutura das comunidades</i>	36
1.2.3 Análise dos dados	39
1.3 Resultados	40
1.3.1 Florística das comunidades	40
1.3.2 Estrutura das comunidades	46
1.4 Discussão	51
1.5 Referência bibliográfica	56
CAPÍTULO 2 - ATRIBUTOS FUNCIONAIS E ARQUITETURA DAS ÁRVORES FACILITAM A REGENERAÇÃO NATURAL DE ÁREAS INVADIDAS POR <i>Pteridium</i> <i>arachnoideum</i> (KAULF.) MAXON (DENNSTAEDTIACEAE).	62
2.1 Introdução	62
2.2 Material e métodos	64
2.2.1 Amostragem da regeneração	65
2.2.2 Análise dos dados	66
2.3 Resultados	68
2.4 Discussão	73
2.5 Referência bibliográfica	76
CONSIDERAÇÕES FINAIS	80

ANEXO A - Lista das espécies regenerantes e suas respectivas abundâncias para cada árvore nucleadora, amostradas nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis.

INTRODUÇÃO GERAL

A INVASÃO BIOLÓGICA

Diversos são os termos utilizados nos estudos sobre invasões biológicas para se referir às espécies que causam o problema, entre os quais: “invasoras”, “não-nativas”, “exóticas”, “naturalizadas”, “estrangeiras”, “introduzidas” e “colonizadoras” (COLAUTTI; MacISAAC, 2004; MACK et al., 2000; REJMÁNEK, 2000; WILLIAMSON; FITTER, 1996a; WILLIAMSON; FITTER, 1996b). Devido a esse grande número de termos, muitas vezes ocorre má interpretação dos conceitos por trás da nomenclatura, e vários autores concordam que as definições terminológicas são confusas e devem ser padronizadas (COLAUTTI; MacISAAC, 2004; COLAUTTI; RICHARDSON, 2009; MACK et al., 2000; RICHARDSON et al., 2000; VALÉRY et al., 2008).

Richardson et al. (2000) sugerem que a invasão seja tratada como um processo no qual um táxon ultrapassa barreiras bióticas e abióticas. Esses autores consideram espécies *invasoras* aquelas que, além de naturalizadas, conseguem formar grandes populações e cuja dispersão se distancie da planta mãe, apresentando, portanto, capacidade de invadir novas áreas. Os autores ainda sugerem o termo *transformador* para o táxon que consegue modificar de alguma forma o ecossistema em que se estabeleceu.

Para Mack et al. (2000), a invasão biológica é um dos possíveis resultados de um processo composto por vários estágios, começando quando uma espécie é transportada de sua área natural de ocorrência para novas localidades. Colautti e MacIsaac (2004) propõem a classificação de “estágios da invasão”, que vão desde a chegada do propágulo até a dispersão e dominância da espécie na comunidade.

Diversos estudos foram realizados na tentativa de estabelecer padrões nas invasões, elaborar modelos matemáticos, assim como determinar as características das espécies invasoras e das áreas invadidas (CÉRÉGHINO et al., 2005; DAEHLER, 2003; DARK, 2004; GOODWING et al., 1999; HIGGINS et al., 1999; HIGGINS et al., 2001; PETERSON; VIEGLAIS, 2001; REJMÁNEK; RICHARDSON, 1996; UNDERWOOD et al., 2004; WILLIAMSON; FITTER, 1996a; WILLIAMSON; FITTER, 1996b).

Rejmánek e Richardson (1996), baseados em estudo sobre invasão por diferentes espécies de *Pinus*, consideraram o curto período de vida dos indivíduos jovens, o pequeno espaço de tempo entre as produções de sementes e o baixo peso das sementes como atributos importantes das espécies invasoras, já que contribuem para o rápido crescimento populacional. Williamson e Fitter (1996a) também ressaltaram a importância da alta produção de sementes (pressão do propágulo) e da ampla distribuição de determinada espécie para considerá-la invasora.

Os mesmos autores elaboraram um protocolo denominado “tens rule” ou “regra dos dez” (WILLIAMSON; FITTER, 1996b), que trata da probabilidade de uma espécie se tornar uma praga, passando por diferentes estágios no processo de invasão. Essa regra foi testada por Lockwood et al. (2001), que verificaram que espécies *naturalmente invasoras* são potencialmente perigosas e, portanto, devem ser consideradas com cautela quando introduzidas em novos ambientes. Ainda estudando padrões na invasão, Moody e Mack (1988) observaram que “áreas satélites” ocupadas pelas invasoras contribuem mais no processo do que o foco principal da invasão, de modo que ações de manejo devem ser voltadas a essas áreas, o que geralmente não é feito.

As denominações e os conceitos utilizados em publicações sobre invasões biológicas freqüentemente entram em controvérsia, já que a nomenclatura utilizada e o processo em si são compreendidos de maneira distinta nos diferentes estudos. Desse modo, a conceituação

clara se faz necessária. Para os propósitos deste estudo, portanto, optamos por seguir a definição proposta por Valery et al. (2008), que consideram que o processo de invasão ocorre quando *“uma espécie adquire uma vantagem competitiva seguida do desaparecimento de obstáculos naturais para sua proliferação, permitindo que se espalhe rapidamente e conquiste novas áreas em ecossistemas receptivos nos quais ela se torna dominante”*.

Atualmente, invasões biológicas são consideradas a segunda maior causa de perda de biodiversidade no planeta, superada somente pela supressão de habitat (ZILLER, 2001). Nota-se que esses dois processos estão associados, uma vez que áreas degradadas são mais suscetíveis a espécies invasoras, as quais comprometem a sucessão secundária (ESPÍNDOLA et al., 2004).

Contudo, a degradação de um ecossistema pode ser provocada não somente pela invasão por uma espécie com características que lhe proporcionam vantagens competitivas em relação às outras espécies do ambiente. MacDougall e Turkington (2005) propuseram um modelo no qual comunidades invadidas são estruturadas por fatores independentes de interações ecológicas entre espécies, como distúrbios abióticos no ambiente. Neste caso, as espécies invasoras são consequência de um ecossistema alterado, que é menos restritivo a elas do que às nativas e, assim, o processo de invasão é decorrente da modificação no ambiente e não a causa.

Espécies que se tornam invasoras são extremamente eficientes na competição por recursos e muitas vezes não apresentam inimigos naturais, dominando as espécies nativas locais (PIVELLO, 2007). Além de prejudicar a sucessão secundária, essas espécies comprometem as interações nas cadeias tróficas, uma vez que não possuem relações evolutivas com a biota da região (ESPÍNDOLA et al., 2004). Embora esses conceitos já se encontrem bastante difundidos, critérios que permitam prever quais espécies terão impactos

negativos em uma comunidade ou ecossistema ainda não foram claramente definidos, o que contribui com o aumento das invasões (HULME, 2006).

AS INVASÕES NO CERRADO

O Cerrado é o segundo maior domínio brasileiro e um dos *hotspots* de biodiversidade mundial. É extremamente rico em espécies de plantas, podendo apresentar até 450 espécies vasculares por hectare (EITEN, 1993), com alto nível de endemismo. A alta diversidade está intimamente ligada a sua heterogeneidade espacial que possibilita a adaptação de um grande número de espécies tanto de flora quanto fauna.

A região de domínio do Cerrado estende-se desde Roraima até o Paraná, perfazendo uma área contínua nos estados de Minas Gerais, Mato Grosso do sul, Mato Grosso, Goiás, Tocantins, Bahia, Maranhão e Piauí, e algumas áreas disjuntas, como ocorre em São Paulo (DURIGAN et al., 2003). Originalmente, possuía mais de 2 milhões de Km² de extensão, dos quais metade foi ocupada pela agricultura e pastagens, devido, principalmente, ao seu relevo predominantemente plano ou suavemente ondulado, que favorece a pecuária intensiva e a agricultura mecanizada (KLINK; MACHADO, 2005; PIVELLO, 2007). Machado et al. (2004) estimaram, por meio de imagens de satélite, que a perda em área já chega a 55% do original. Já a área protegida em unidades de conservação está delimitada em 33.000 Km² (KLINK; MACHADO, 2005). No Estado de São Paulo constatou-se que somente cerca de 0,5% de área originalmente coberta por vegetação de cerrado e zonas de tensão ecológica encontram-se protegidas em forma de unidades de conservação (DURIGAN et al., 2006).

Diversos autores consideram que os principais causadores de perda de biodiversidade no Cerrado são as gramíneas africanas (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; DURIGAN et al., 2007; PIVELLO et al., 1999a; PIVELLO et al., 1999b; PIVELLO, 2007). D'Antonio e Vitousek (1992) relataram os impactos negativos dessas gramíneas nos processos ecológicos

do cerrado, que atuam no regime de incêndios, na ciclagem de nutrientes, na alteração do microclima e no comprometimento da sucessão, afetando os ecossistemas severamente. Analisando 81 fragmentos no estado de São Paulo, Durigan et al. (2007) ressaltaram a relevância do tipo de atividade adjacente aos fragmentos remanescentes. Esses autores constataram que culturas de cana-de-açúcar, silvicultura e fruticultura são os menos impactantes, uma vez que essas atividades envolvem o controle das gramíneas invasoras e de incêndios, contribuindo para a integridade dos fragmentos.

Klink e Machado (2005) alertaram sobre a substituição das gramíneas nativas pelas africanas, que já cobrem uma área de pelo menos 500.000 km² dentro do domínio do Cerrado. No Estado de São Paulo, o *Pinus elliottii* (pinheiro) também se tornou invasor comprometendo, principalmente, os campos úmidos de áreas próximas a silviculturas com essa espécie (ZANCHETTA; DINIZ, 2006). A samambaia do gênero *Pteridium*, por sua vez, foi relatada como sendo uma das principais invasoras de unidades de conservação com vegetação de cerrado em Goiás e no Distrito Federal (PIVELLO, 2007). Contudo, nenhum estudo analisou a invasão de áreas de cerrado por essa samambaia no Estado de São Paulo.

Nesse contexto, o presente estudo trata da invasão por *Pteridium arachnoideum* em área de cerrado, na Estação Ecológica de Assis, região sudoeste do estado de São Paulo. A invasão dessa área teve início há mais de quatro décadas e, em estudo realizado sobre a dinâmica dos tipos fisionômicos naquela unidade de conservação, detectou-se que, lentamente, a vegetação do cerradão está reocupando as áreas invadidas pela samambaia (PINHEIRO; DURIGAN, 2009).

AS SAMAMBAIAS DO GÊNERO *Pteridium*

Samambaias do gênero *Pteridium* são as plantas mais bem distribuídas dentro de Pteridophyta. Caracterizam-se pelas largas frondes e um sistema de rizomas subterrâneos que

possibilita sua rápida expansão. Seu sistema vascular desenvolvido indica uma estrutura avançada evolutivamente. Esta característica possibilita que a planta atinja um grande porte, o que a torna uma erva nociva (MARRS;WATT, 2006). Apresenta enorme plasticidade morfológica, que facilita sua adaptação em diversos habitats, e possui defesa contra a herbivoria e competidores, com um espectro de toxinas. Pode invadir territórios por meio de reprodução sexuada ou pela expansão da rede de rizomas e é capaz de se manter mesmo quando suas frondes são mecanicamente cortadas ou quando é utilizado herbicida.

As samambaias desse gênero apresentam enorme plasticidade, podendo ser encontradas desde o nível do mar até 3000 m de altitude (GLIESSMAN, 1978; MARRS; WATT, 2006). Ocorrem geralmente em áreas temperadas, mas também podem ser encontradas nos trópicos. Invernos rigorosos e geadas podem exterminá-la. Seu desenvolvimento, tanto em densidade quanto altura das frondes, é favorecido quando em plena luz, porém conseguem sobreviver em áreas com alguma sombra (MARRS; WATT, 2006).

Em geral, instalam-se em solos mais ácidos e pobres em nutrientes, isso porque os solos mais férteis são utilizados pelo homem. Gliessman (1978) observou que a germinação dos esporos de *Pteridium* é favorecida em solos alcalinos, após a formação de clareiras abertas pela ação do fogo. Em relação à disponibilidade de água, a espécie prefere solos bem drenados, podendo se instalar em áreas alagadas, desde que a aeração do solo não seja comprometida (MARRS; WATT, 2006), e é capaz de restringir a perda de água de maneira mais eficiente do que outras samambaias (PAKEMAN; MARRS, 1992).

A revisão taxonômica mais recente do gênero *Pteridium* como um todo foi realizada por Thomson et al. (2005) apud Marrs e Watt (2006), na qual os autores distribuíram o gênero em quatro espécies. De acordo com essa revisão, na América do Sul são encontradas as espécies *Pteridium caudatum* e *Pteridium esculentum* ssp *arachnoideum*. Considerando que nem todos os taxonomistas aceitam essa nova classificação, no presente estudo optou-se por utilizar o

trabalho de Thomson e Alonso-Amelot (2002), que consideram *P. arachnoideum* como uma espécie e não como subespécie, o que foi confirmado em Prado (2004).

Estudos com esse gênero são concentrados na Inglaterra e Escócia, locais onde a espécie *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn invadiu vastas áreas, comprometendo a agricultura, florestas e pastos e, por isso, é considerada uma erva daninha extremamente nociva (ATKINSON, 1989; MARRS et al., 1992;1998; 2000; PAKEMAN E MARRS, 1992; PAKEMAN et al. 2000; 2002; TINKLIN;BOWLING, 1969). Essa expansão é atribuída, por diversos autores, principalmente às mudanças no uso da terra e às condições climáticas atuais (LE DUC et al., 2003; MARRS; WATT , 2006; PAKEMAN et al., 2000; 2002).

Embora no Brasil, assim como em outros países tropicais, esse gênero também venha invadindo e prejudicando a vegetação nativa, poucos estudos sobre a biologia e ecologia das espécies são encontrados na literatura, exceto aqueles voltados a estudos de doenças causadas pela sua ingestão, seja em humanos ou animais. Gleissman (1978) realizou estudo na Costa Rica e Silva e Matos (2006) estudaram a invasão por *Pteridium* na Floresta Nacional da Tijuca, no Rio de Janeiro, sendo que ambos os estudos mostraram influência positiva do fogo no processo de invasão. Portela et al. (2009) analisaram a produção de biomassa, necromassa e produção primária líquida de *Pteridium arachnoideum* em um fragmento de floresta tropical e verificaram que a produtividade é maior em baixas temperaturas e alta umidade, o que suporta os resultados de alguns estudos realizados na Grã-Bretanha (MARRS; WATT, 2006).

Devido às características morfológicas e fisiológicas acima mencionadas, as espécies do gênero *Pteridium* representam importante ameaça de invasão de áreas desprovidas de vegetação arbórea, estejam elas degradadas ou não. Uma vez instaladas, as samambaias competem ativamente com a vegetação nativa e, como se propagam rapidamente por meio do sistema de rizomas subterrâneos, sombreiam o terreno invadido, impedindo que espécies cuja

germinação dependa de luz intensa — característica típica de espécies de início de sucessão — se instalem, comprometendo, portanto, o processo natural de sucessão vegetal (MARRS et al., 2000; MARRS; WATT, 2006; PAKEMAN; MARRS, 1992). Corrêa (1975), em relato sobre a espécie *Pteridium aquilinum* publicado no início do século XX, já alertava para sua capacidade como espécie invasora: “*Encontra-se em todo o Brasil, vegetando de preferência nas capoeiras e terras cansadas... como planta social é de grande expansão, invasora dos terrenos cultivados*”.

Vale ressaltar ainda que a serapilheira de *Pteridium* possui efeito alelopático (GHORBANI et al., 2006) e que, mesmo em condição natural, áreas com proliferação de *Pteridium* geralmente apresentam baixa riqueza de espécies (PAKEMAN; MARRS, 1992). Com a presença do *Pteridium* por muito tempo em determinado ambiente, duas camadas de serapilheira são formadas: uma superior, na qual estão as frondes mortas mais recentes, e uma inferior, com decomposição parcial das frondes mortas anteriormente (WATT, 1947). Essas duas camadas impedem o estabelecimento da vegetação, constituindo-se em barreiras físicas, químicas e biológicas.

Atualmente, estudos que visam o controle da invasão por *Pteridium* apontam duas alternativas que muitas vezes devem ser aplicadas em conjunto: ação mecânica (cortando os rizomas) e aplicação de herbicida, sendo glifosato ou asulam os mais recomendados (COX et al., 2007; LE DUC et al., 2003; MARRS; WATT, 2006; PAKEMAN et al., 2000; 2002; PAKEMAN et al., 2005; PETROV; MARRS, 2000). Ambas as alternativas não conseguem destruir as plantas de *Pteridium* em longo prazo, de modo que é recomendado o manejo contínuo da espécie nas áreas invadidas, para controlar e evitar nova invasão (PAKEMAN et al., 2000; 2002).

Em levantamento de espécies invasoras em unidades de conservação (UC) no Estado de São Paulo, Guerin et al. (2007) observaram a presença de espécies do gênero *Pteridium* em

grande parte das unidades estudadas, ocorrendo em áreas de Cerrado, Floresta Estacional e Floresta Ombrófila. O levantamento efetuado por esses autores aponta a vasta distribuição do gênero no Estado e alerta sobre a dimensão do problema das invasões biológicas em áreas protegidas.

Uma vez que as invasões biológicas são uma das mais sérias ameaças à conservação, compreendê-las e buscar os caminhos para seu controle é altamente relevante. Hobbs e Huenneke (1992) já haviam mencionado a importância do conhecimento dos processos de invasão em áreas protegidas, para que seus administradores pudessem atuar ativamente na elaboração de estratégias que viabilizassem o controle das espécies invasoras.

OBJETIVOS

Este estudo teve por objetivo geral a compreensão do impacto da invasão por *Pteridium arachnoideum* sobre a vegetação de cerrado e a elucidação dos mecanismos por meio dos quais vem sendo lentamente revertido o processo de invasão na área de estudo.

A pesquisa foi desenvolvida em duas etapas, com objetivos específicos distintos, cujos resultados são apresentados em dois capítulos: no Capítulo 1 analisamos a estrutura e a composição florística dos estratos arbóreo e regenerante da comunidade na área invadida, em comparação com área não invadida, a fim de diagnosticar os impactos da invasão sobre a estrutura e a composição florística da vegetação. No Capítulo 2, buscamos compreender quais espécies conseguiram ultrapassar as barreiras físicas e químicas impostas pela presença da samambaia, proporcionando, lentamente, a reversão do processo de invasão. Com este objetivo, testamos quais atributos relativos às funções ecológicas e à arquitetura das espécies presentes no estrato arbóreo das áreas invadidas exercem influência sobre o estrato regenerante da vegetação, proporcionando interações e direcionando a dinâmica da comunidade. Os resultados obtidos poderão embasar propostas de manejo mais eficazes para a

recuperação de áreas degradadas invadidas por *Pteridium arachnoideum*, comumente encontradas em todo o Estado de São Paulo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ATKINSON, T. P. Seasonal and altitudinal variation in *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn: frond and stand types. *New Phytol.*, v.113, p.359-365, 1989.

CÉRÉGHINO, R.; SNTOUL, F.; COMPIN, A.; MASTORILLO, S. Using self-organizing maps to investigate spatial patterns of non-native species *Biol. Conserv.*, v.125, p. 459-465, 2005.

COLAUTTI, R.I.; MacISAAC A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity Distrib.*, v. 10, p.135–141, 2004.

COLAUTTI, R.I.; RICHARDSON, D.M. Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions*. v.11, n. 6, p. 1225-1229, 2009.

CORRÊA, M.P. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, v. 6, p. 41, 1975.

COX, E.S.; MARRS, R.H.; PAKEMAN, R.J.; LE DUC, M. Factors affecting the restoration of heathland and acid grassland on *Pteridium aquilinum*-infested land across the United Kingdom: a multisite study. *Restoration Ecology*, v. 16, n.4 p. 553-562, 2007.

D’ANTONIO C.M.; VITOUSEK, P.M. Biological invasions by exotica grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, v.23, p. 63-87, 1992.

DAEHLER, C.C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, v. 34, p.183–211, 2003.

DARK, S.J. The biogeography of invasive alien plants in California: an application of GIS and spatial regression analysis *Diversity Distrib.*, v.10, p. 1–9, 2004.

DURIGAN, G.; RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; SIQUEIRA, M.F.; FRANCO, G.A.D.C. Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea*, v.30, nº 1, p. 39-51, 2003.

DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M. F.; FRANCO, G.A.D.C.; RATTER J.A. Seleção de fragmentos prioritários para a criação de Unidades de Conservação do Cerrado no Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal*, v.18, nº único, p. 23-37, dez., 2006.

DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M.F.; FRANCO, G.A.D.C. Threats to the cerrado remnants of the State of São Paulo, Brazil. *Science Agrícola*, v.64, n.4, p. 355-363, 2007.

EITEN, G. Vegetação. 1993. In: PINTO, M.N. (org.) Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. 2º edição. Brasília: Editora Universidade de Brasília, Cap.1, p17-73, 1993.

ESPINDOLA, M.B.; BECHARA, F.C.; BAZZO, M.S.; REIS, A. Recuperação ambiental e contaminação biológica: aspectos ecológicos e legais. *Biotemas*, v.18, n.1, p. 27 - 38, 2005

GLIESSMAN, S.R. The establishment of bracken following fire in tropical habitats. *American Fern Journal*, v. 68, n. 2, p. 41-44, 1978.

GOODWING, B.J.; MacALLISTER, A.J.; FAHRIG, L. Predicting invasiveness of plants species based on biological information. *Conserv. Biol.*, v. 13, n. 2, p. 424-426, 1999.

GHORBANI, J.; LE DUC, M.G.; MacALLISTER, H.A.; PAKEMAN, R.J.; MARRS, R.H. Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Appl. Veg. Science*. v.9, p. 127- 136, 2006.

GUERIN, N.; POLISEL, R.T.; SANTOS, R.L.R ; FRANCO, G. A. D. C. ; DURIGAN, G. ; TONIATO, M.T.Z ; IVANAUSKAS, N. M. Exotic and native species with unbalanced populations in conservation units of São Paulo State. In: I Jornada sobre Espécies Invasoras. 2007. São Carlos, SP. Anais do I Jornada sobre Espécies Invasoras. São Carlos, SP, 2007.

HIGGINS, S.I.; RICHARDSON, D.M.; COWLING, R.M; TRINDER-SMITH, T.H. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conserv. Biol.* v.13, n.2, p.303-313, 1999.

HIGGINS, S.I.; RICHARDSON, D.M.; COWLING, R.M. Validation of a spatial simulation model of a spreading alien plant population. *Jour. Appl. Ecol.* v.38 , p.571-584, 2001.

HOBBS, R.J.; HUENNEKE, L.F. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conserv. Biol.* v. 6, n. 3, p.324-337, 1992.

HULME, P.E. Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Jour. Appl. Ecol.*, v.43, p. 835-847, 2006.

KLINK, C.A ; MACHADO, R.B. Conservation of the brazilian cerrado. *Conservation Biology*, v.19, n.3, p.707-713, 2005.

LE DUC, M.G.; PAKEMAN, R.J.; MARRS, R.H. Changes in the rhizome system of bracken subjected to long-term experimental treatment. *Jour. Appl. Ecol.*, v.40, p. 508–522, 2003.

LOCKWOOD, J.L.; SIMBERLOFF, S; MCKINNEY, M.L.; VON HOLLE, B. How many, and which, plants will invade natural areas? *Biol. Invas.*, v.3, p. 1–8, 2001.

MACDOUGALL, A.S.; TURKINGTON, R. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, v. 86, n. 1, p. 42-55, 2005.

MACHADO, R.B.; NETO, M.B.R.; PEREIRA, P.G.P.; CALDAS, E.F.; GONÇALVES, D.A.; SANTOS, N.S.; TABOR, K; STEININGER, M. Estimativas da perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório não publicado. Brasília: Conservação Internacional, 2004. Disponível em: <http://conservation.org.br/arquivo/RelatDematamCerrado.pdf>. Acesso em: 01 de janeiro, 2010.

MACK, R.N; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, M.; EVANS, H.; CLOUT, M.; BAZZAZ, F.A. Biotic Invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.*, v.10, n. 3, p. 689-710, 2000.

MARRS, R.H.; LOWDAY, J.E.; JARVIS, L.; GOUGH, M.W.; ROWLAND, A.P. Control of bracken and the restoration of heathland. IV. Effects of bracken control and heathland restoration treatments on nutrient distribution and soil chemistry. *Jour. Appl. Ecol.*, v. 29, n.1, p. 218-225, 1992.

MARRS, R.H.; JOHNSON, S.W.; LE DUC, M.G. Control of bracken and restoration of heathland. VI. The response of bracken fronds to 18 years of continued bracken control of 6 years of control followed by recovery. *Jour. Appl. Ecol.*, v.35, n. 4, p. 479-490, 1998.

MARRS, R.H.; LE DUC, M.G.; MITCHELL, R.J.; GODDARD, D.; PATERSON, S.; PAKERMAN, R.J. The ecology of bracken: its role in succession and implications for control *Annals Bot.*, v.85 (Supplement B), p. 3-15, 2000.

MARRS R.H.; WATT, A.S Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Jour. Ecol.*, 94, p. 1272-1321, 2006.

MOODY, M. E.; MACK, R.N. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent Foci. *Jour. Appl. Ecol.*, v.25, n.3, p. 1009-1021, 1988.

PAKEMAN, R.J.; MARRS, R.H. The conservation value of bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. *Biol. Conserv.*, 62, p.101-114, 1992.

PAKEMAN, R.J.; THWAITES, R.H.; Le DUC, M.G.; MARRS, R.H. Vegetation re-establishment on land previously subject to control of *Pteridium aquilinum* by herbicide. *Appl. Veg. Science*, v. 3, n.1., p. 95-104, 2000.

PAKEMAN, R.J.; THWAITES, R.H.; Le DUC, M.G.; MARRS, R.H The effects of cutting and herbicide treatment on *Pteridium aquilinum* encroachment. *Appl. Veg. Science*, v.5, p. 203-212, 2002.

PAKEMAN, R.J.; SMALL, J.L.; Le DUC, M.G.; MARRS, R.H. Recovery of moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with asulam. *Rest. Ecol.*, v.13. n.4, p.718-724, 2005.

PETERSON, A.T.; VIEGLAIS, D.A. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem. *BioScience*, v.51, n.5, p.363-371, 2001.

PETROV, P.; MARRS, R.H. Follow-up methods for bracken control following an initial glyphosate application: the use of weed wipping, cutting and reseeding. *Annals. of Botany*, v. 85 (supplemente B), p. 31-335, 2000.

PINHEIRO, E.S.; DURIGAN, G. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, v.32, n.3, p.441-454, 2009.

PIVELLO, V.R. Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade. *Ecologia. Info* 33. Disponível em <http://www.ecologia.info/cerrado>. Acessado em 13/08/2007.

PIVELLO, V.R.; SHIDA, C.N.; MEIRELLES, S.T. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodivers. Conserv.*, 8, p. 1281–1294, 1999a.

PIVELLO, V.R.; CAVALHO, V.M.C.; LOPES, P.F.; PECCININI, A.A.; ROSSO, S. Abundance and distribution of native and alien grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*, v. 31, n.1, p.71-82, 1999b.

PORTELA, R.C.Q.; MATOS, D.M.S.; SIQUEIRA, L.P.; BRAZ, M.I.G.; SILVA-LIMA, L.; MARRS, R.H. Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, southeast Brazil *Acta Bot. Bras.* v.23, n.2, 2009.

PRADO, J. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Pteridophyta: 5. Dennstaedtiaceae. *Hoehnea*, v. 31, n. 1, p.11-22, 2004.

REJMÁNEK, M.; RICHARDSON, D. M. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, v.77, n.6, p. 1655-1661, 1996.

REJMÁNEK, M. Invasive plants: approaches and predictions. *Aust. Ecol.*, v.25, p. 497–506, 2000.

RICHARDSON, D.M., PYSEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D.; WEST, C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distrib.*, v.6, p. 93–107, 2000.

SILVA, U. S.R.; MATOS, D.M.S. The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.*, v.15, p. 3035–3043, 2006.

THOMSON, J.A; ALONSO-AMELOT, M.E. Clarification of the taxonomic status and relationships of *Pteridium caudatum* (Dennstaedtiaceae) in Central and South America. *Bot. Jour. Linn. Soc.*, v.140, p. 237–248, 2002.

THOMSON, J.A. Taxonomy and evolutionary relationships in bracken: a worldwide perspective on the genus *Pteridium* for 2005. *International Bracken Group*, Liverpool, UK.2005.

TINKLIN, R.; BOWLING, D.J.F. The water relations of bracken: a preliminary study. *Jour. Ecol.*, v.57, n.3, p. 669-671, 1969.

WATT, A.S. Contributions on the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). IV. The structure of the community. *New Phytologist*, v. 46, n.1, p. 97-121, 1947.

WILLIAMSON, M. H.; FITTER, A. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.*, v.78, p. 163-170, 1996a.

WILLIAMSON, M; FITTER, A. Varying success of invaders. *Ecology*, v.77, n.6, p. 1661-1666, 1996b.

UNDERWOOD., E.C.; KLINGER, R.; MOORE, P.E. Predicting patterns of non-native plant invasions in Yosemite National Park, California, USA. *Diversity Distrib.*, 10, p. 447-459, 2004.

VALÉRY, L; FRITZ, H; LEFEUVRE, J.C.; SIMBERLOFF, D. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasion*, v.10, n.8; p.1345-1351, 2008.

ZANCHETTA, D.; DINIZ, F.V. Estudo da contaminação biológica por *Pinus* spp. em três diferentes áreas na estação ecológica de Itirapina (SP, Brasil). *Revista do Instituto Florestal*, São Paulo, v. 18, p. 1-14, 2006.

ZILLER, S.R. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. *Ciência Hoje*, v.178, p. 77-79, 2001.

CAPÍTULO 1

COMPOSIÇÃO FLORÍSTICA E ESTRUTURA DA VEGETAÇÃO EM ÁREA DE CERRADÃO INVADIDA POR *Pteridium arachnoideum* (KAULF.) MAXON (DENNSTAEDTIACEAE).

1.1 INTRODUÇÃO

Atualmente, a invasão biológica é considerada o segundo maior causador de perda de biodiversidade em escala mundial (KLINK; MACHADO, 2005) e o faz através de alterações estruturais e funcionais que provoca nos ecossistemas em que ocorre. A invasão acontece quando uma espécie apresenta uma vantagem competitiva que, associada à falta de obstáculos naturais que possam impedir sua proliferação, permite que ela se espalhe rapidamente conquistando novas áreas dentro de ecossistemas receptivos, nos quais ela se torna dominante (VALERY et al., 2008). O *threshold*, ou *limiar* biótico resultante da invasão biológica, dificilmente é revertido e gera conseqüências que devem ser avaliadas em longo prazo quando se almeja a restauração do ecossistema (NORTON, 2009).

Embora já fizessem parte das comunidades vegetais antes da ocupação humana e da agricultura, as samambaias do gênero *Pteridium*, atualmente, são conhecidas como plantas-problema, uma vez que vêm se expandindo e ocupando grandes áreas em diversas partes do mundo (MARRS; WATT, 2006). Essas samambaias caracterizam-se pelas largas frondes e por um sistema de rizomas subterrâneos que possibilita sua rápida expansão e dificulta o estabelecimento de raízes de espécies nativas (DEN OUDEN; VOGELS, 1997; DOLLING, 1996 MARRS; WATT, 2006). Apresentam elevada produção de biomassa seca ao longo do ano, que aumenta a freqüência e intensidade de incêndios naturais, altera o banco de sementes no solo (GHORBANI et al., 2006; PORTELA et al., 2009; SILVA; MATOS, 2006) e ainda liberam substâncias químicas para defesa contra herbivoria, que podem ser alelopáticas e

assim comprometer o estabelecimento de outras espécies (GLIESSMAN, 1976; GLIESSMAN; MULLER, 1972, 1978).

Diversos estudos já demonstraram, principalmente na Grã-Bretanha, o impacto da expansão de *Pteridium*, especialmente em áreas de pastagem, comprometendo ecológica e economicamente os países onde isso vem ocorrendo (MARRS et al., 1997; MARRS; WATT, 2006) No Brasil, o samambaião, como é conhecido, já havia sido relatado como espécie comumente encontrada em áreas degradadas ou de cultivos abandonados (CORRÊA, 1975).

Os poucos estudos que avaliaram a invasão por *Pteridium* no Brasil não encontraram impacto negativo na composição florística e estrutura da vegetação em área de cerrado (MIATTO et al., 2008) e pouca interferência foi constatada no banco de sementes de floresta tropical e restinga (XAVIER, 2009). Em florestas tropicais, alguns estudos mostraram que o aumento da biomassa, especialmente nas épocas mais secas, pode aumentar a ocorrência de incêndios naturais, potencializando a invasão pelo *Pteridium*, uma vez que a regeneração natural de espécies nativas é prejudicada. (GLIESSMAN, 1978; PORTELA et al., 2009; SILVA; MATOS, 2006).

Nesse contexto, o objetivo deste capítulo foi investigar o efeito da presença de *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon sobre a composição florística e estrutura da comunidade vegetal em área de cerradão. Partimos da premissa, com base no conhecimento existente, de que a presença da samambaia dificulta os processos de sucessão secundária e, assim, a vegetação presente em área ocupada por *P. arachnoideum* seria distinta florística e/ou estruturalmente daquela onde a samambaia não se instalou. Assim, é de se esperar que a área invadida apresente composição florística diferente, com predomínio de espécies capazes de suplantarem a espécie invasora, menor riqueza e diversidade de espécies, e estrutura também diferente, com densidade e área basal inferiores à comunidade que não foi invadida pela samambaia.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1 ÁREA DE ESTUDO

A Estação Ecológica de Assis (EEcA) possui área de 1760,64 ha, localizada entre as coordenadas 22°33'20" a 22°37'41" S e 50°24'4,8" a 50°21'27" W no município de Assis, região Sudoeste do Estado de São Paulo (PINHEIRO; DURIGAN, 2009) (Figura 1). Nessa região, que é parte do Planalto Ocidental Paulista, a vegetação savânica constitui o limite sul do domínio Cerrado e forma um mosaico vegetacional com a floresta estacional semidecidual (ROSSATO et al., 2008).

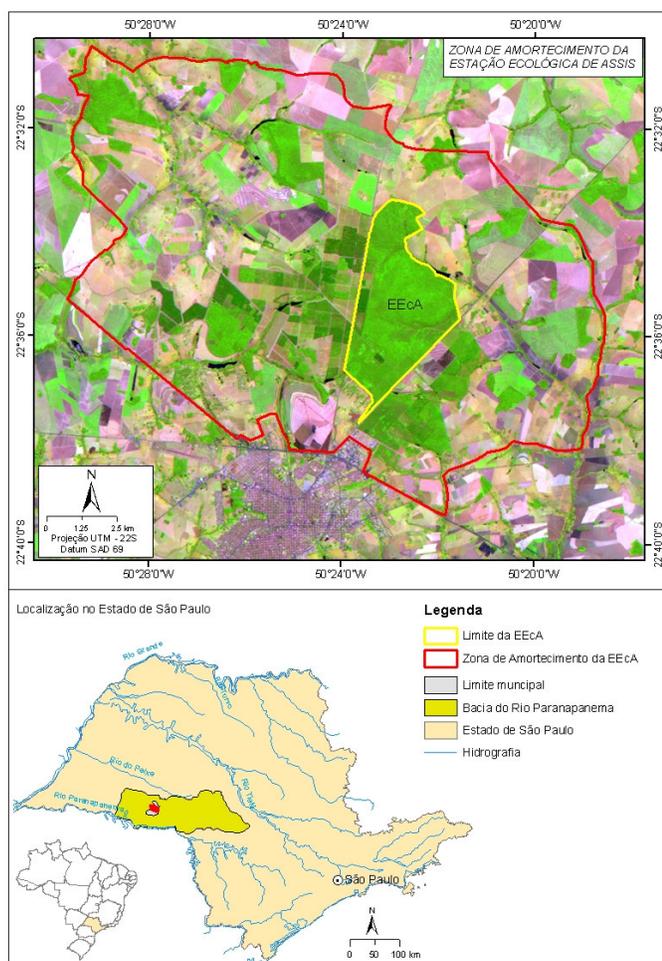


Figura 1 Mapa da localização da Estação Ecológica de Assis no Estado de São Paulo. (Elaboração: Eduardo da Silva Pinheiro, 2009).

A EECa apresenta relevo suave-ondulado, com altitudes entre 510 m e 596 m. Os solos são ácidos, com baixa fertilidade e elevados teores de alumínio. Em levantamento detalhado do solo no interior da unidade, Juhász et al. (2006) encontraram diferentes tipos de solo, segundo classificação da Embrapa (1999), a saber: Latossolo Vermelho distrófico típico (LVd); Latossolo Vermelho-Amarelo distrófico típico (LVAd); Latossolo Amarelo distrófico típico (LAd) e Gleissolo Háptico Tb distrófico argissólico (GXbd).

De acordo com a classificação de Köppen, Assis encontra-se numa zona de transição entre os tipos climáticos Cwa e Cfa, caracterizada como subtropical, com chuvas concentradas no verão e inverno seco. A temperatura média anual é de 21,8 °C e a pluviosidade média anual é de 1.400mm, sendo que o período de chuvas é concentrado entre os meses de outubro a abril. Durante o inverno podem ocorrer geadas, que modificam a paisagem e prejudicam boa parte das espécies (BRANDO; DURIGAN, 2004).

A vegetação da EECa é caracterizada como Cerrado *lato sensu*, com predomínio da fisionomia cerradão. Porém, também ocorrem manchas de cerrado *stricto sensu*, assim como fisionomias florestais associadas às áreas ripárias, nas quais encontram-se pequenos trechos de campo úmido (DURIGAN, 1999; ROSSATO et al., 2008). Ainda na unidade ocorrem áreas que apresentam um mosaico vegetacional, o qual possui elementos do bioma Cerrado e da floresta estacional semidecidual (DURIGAN et al., 1999), condição que resulta em alta diversidade. De acordo com Ratter et al. (2003) a unidade é a área de maior riqueza de espécies arbóreas entre as 376 áreas de Cerrado por eles estudadas em todo o Brasil.

Ao analisar a evolução fisionômica do cerrado na EECa em um período de 44 anos, Pinheiro e Durigan (2009) observaram o adensamento da vegetação, com o incremento da fisionomia florestal (cerradão) sobre as formações campestres (Figura 2). Esse aumento da biomassa na vegetação foi explicado pelas condições climáticas favoráveis, assim como pela

ausência de distúrbios antrópicos, como pastoreio e fogo, haja vista que essas áreas vêm sendo protegidas desses distúrbios desde 1959, quando passou a ser propriedade do Estado.

Os mesmos autores também observaram a dinâmica de ocupação de algumas áreas da unidade de conservação por *Pteridium arachnoideum*. A espécie invasora aumentou sua área de ocupação entre 1962 e 1984, mas desde 1994 a samambaia vem perdendo espaço para a vegetação nativa. A densidade e cobertura de copas das espécies nativas vêm aumentando consideravelmente, de modo que em 2006 a área ocupada pela samambaia representava menos da metade da ocupação em 1994.

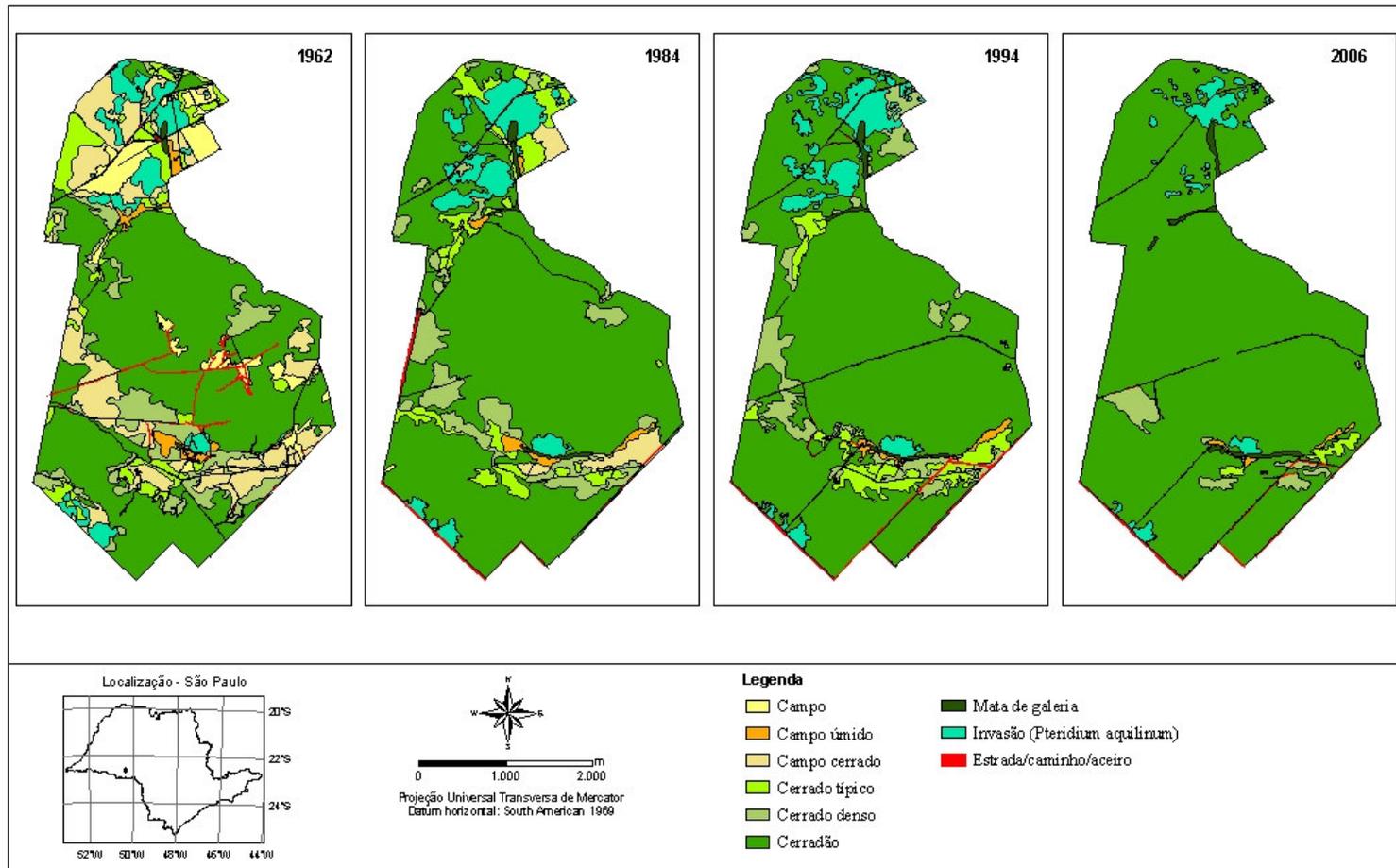


Figura 2 Evolução da cobertura vegetal da Estação Ecológica de Assis no período de 1962 a 2006 (Fonte: Pinheiro, 2008).

A fim de testar a hipótese de que as áreas invadidas seriam florística e/ou estruturalmente distintas de áreas não invadidas, escolhemos duas áreas dentro da unidade, as quais foram analisadas quanto à evolução fisionômica da vegetação desde 1962 até 2006 por Pinheiro (2008), que utilizou imagens de satélite e fotos aéreas. As duas áreas amostrais apresentam o mesmo histórico de ocupação, encontram-se sobre o mesmo tipo de solo e na mesma posição na vertente (terço inferior). Essas áreas serão denominadas de *sem* e *com Pteridium*, tratadas como área controle e área invadida, respectivamente. A área não invadida foi utilizada a fim de comparar os aspectos florísticos e estruturais das duas comunidades, para assim, testar o efeito da presença da samambaia sobre a vegetação.

A evolução da cobertura vegetal nos últimos 44 anos em ambas as áreas de amostragem pode ser visualizada na Figura 3 (área sem *Pteridium*) e na Figura 4 (área com *Pteridium*).

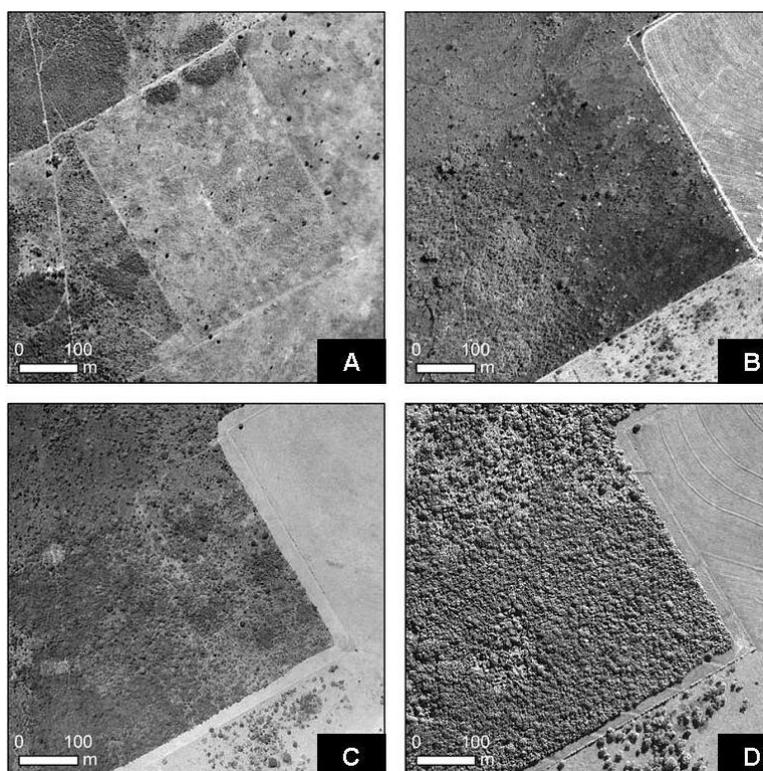


Figura 3 Alteração na cobertura vegetal da área que não foi invadida por *P. arachnoideum* na EECA. Campo antrópico em 1962 (A) evoluiu para cerrado ralo em 1984 (B), cerrado denso em 1994 (C) e cerradão em 2006 (D). Aerofotos (A, B, e C), imagem QuickBird (D) (adaptado de Pinheiro; Durigan, 2009).

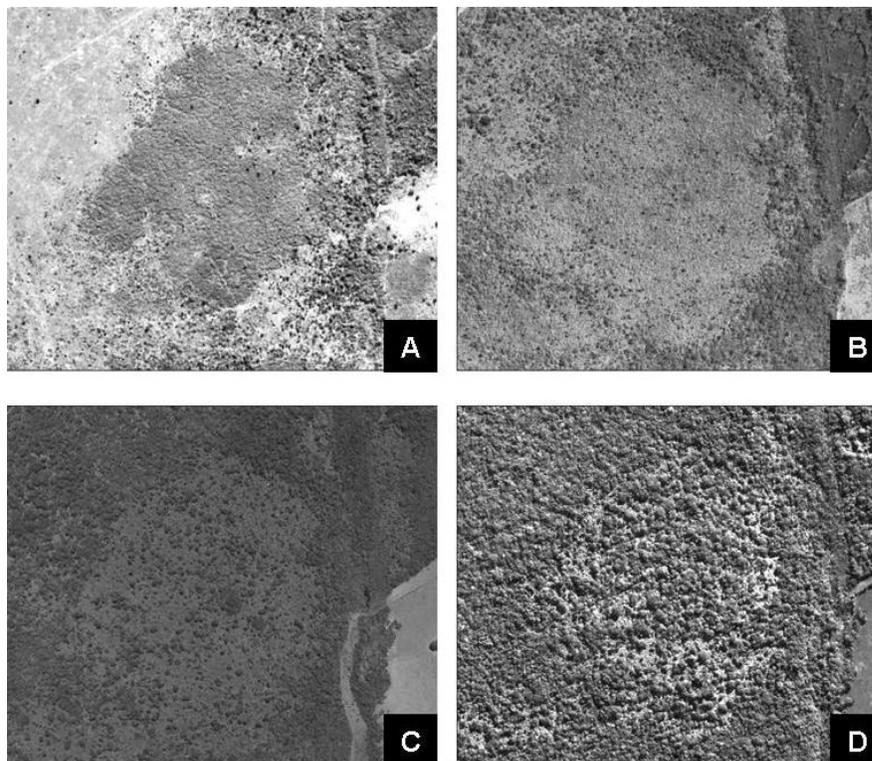


Figura 4 Alterações na cobertura vegetal da área que foi invadida por *P. arachnoideum* na EECA. A e B - área invadida pela samambaia (1962 e 1984, respectivamente); C- regressão da invasão (1994); D- reocupação da área pelas espécies nativas (2006). Aerofotos (A, B e C), imagem *QuickBird* (D). (adaptado de Pinheiro; Durigan, 2009).

1.2.2 AMOSTRAGEM DA VEGETAÇÃO

Foram efetuadas amostragens de composição florística e estrutura da comunidade de plantas lenhosas. Uma vez que estudos preliminares realizados (fotos aéreas e imagens, Pinheiro, 2008) mostraram que a densidade da vegetação é muito diferente entre áreas, foram utilizados métodos distintos para a composição florística e para a caracterização estrutural.

1.2.2.1 Composição Florística

A fim de amostrar as espécies que colonizaram as duas áreas realizamos uma amostragem florística utilizando o método de quadrantes (COTTAM; CURTIS, 1956). Amostramos 100 pontos em cada área (com e sem *Pteridium*) distribuídos em 10 transectos

paralelos. Na área com *Pteridium* a distância entre transectos foi de 30 m e na área sem *Pteridium* foi de 25 m, para possibilitar a instalação dos 10 transectos distribuídos em cada área, visto que elas não possuíam o mesmo tamanho.

Devido à baixa densidade de árvores na área com *Pteridium*, a distância entre os pontos no transecto foi de 20 m, o que evitou que o mesmo indivíduo fosse amostrado em pontos consecutivos. A mesma distância foi adotada para a área sem *Pteridium*. Em cada ponto amostramos os indivíduos lenhosos com diâmetro à altura do peito — DAP \geq 5 cm. Não foram efetuadas medições dos indivíduos e nem da distância árvore – ponto, convencionais ao método de quadrantes, uma vez que com base nesses dados foram analisadas somente a presença das espécies e sua abundância relativa em cada comunidade. Classificamos as espécies quanto à síndrome de dispersão (com base em VAN DER PIJL, 1982), quanto ao ritmo de crescimento, tolerância à geada e à sombra seguindo a classificação proposta por Durigan et al. (2004). Para algumas espécies não foram encontradas informações. A identificação das espécies foi efetuada em campo ou através de comparação com o material depositado na Coleção Botânica da Floresta Estadual de Assis.

1.2.2.2 Estrutura das comunidades

A fim de avaliar a estrutura das comunidades utilizamos o método de parcelas (MÜLLER; DOMBOIS, 1974). Para tanto, alocamos 15 parcelas em cada área, nas quais amostramos os estratos superior, intermediário e inferior da vegetação. Em vista da dificuldade de locomoção na área com *Pteridium*, as parcelas foram dispostas sistematicamente entre os transectos previamente abertos para a amostragem florística (Figura 5).

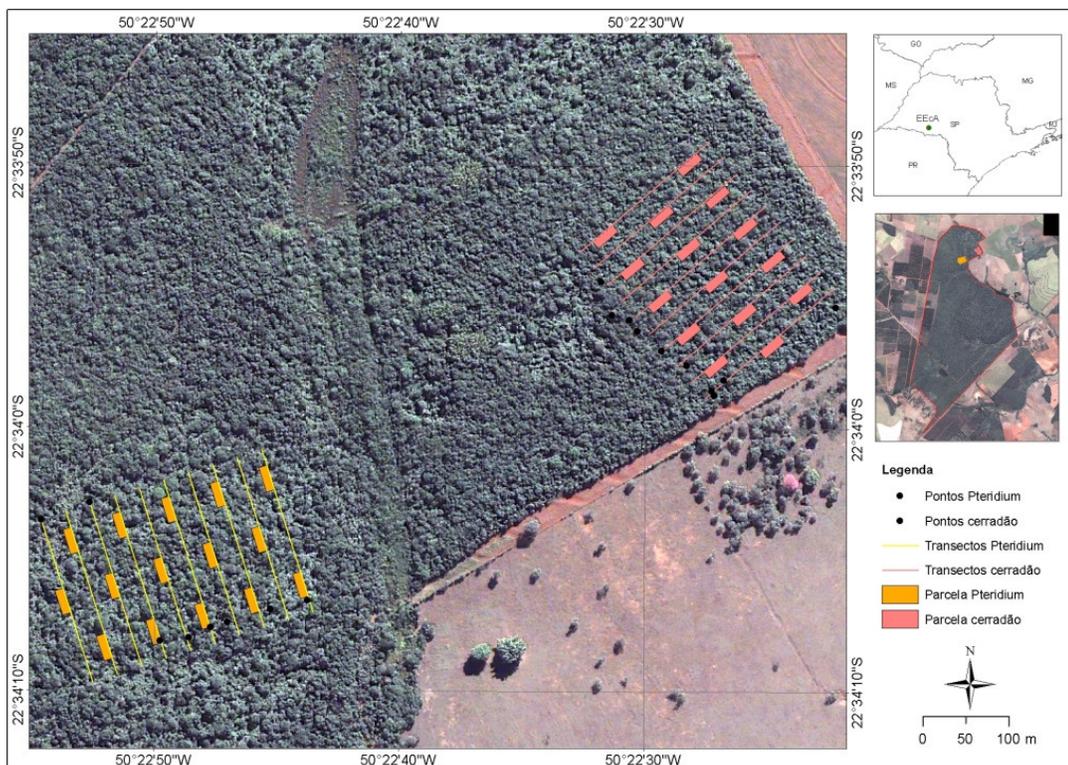


Figura 5 Localização dos transectos e parcelas utilizados para amostragem de áreas de cerrado invadida (em amarelo) e não invadida (em rosa) por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis (Elaboração: Eduardo da Silva Pinheiro, imagem *Quickbird* 2006).

O tamanho da parcela para amostragem do *estrato superior*, isto é, dos indivíduos lenhosos com $DAP \geq 5$ cm, foi de 10 m x 30 m. Esse tamanho e formato de parcela visou diminuir a variância entre as unidades amostrais na área com *Pteridium*, uma vez que nessa área a densidade de indivíduos é baixa e que parcelas retangulares são mais adequadas para amostragem em áreas heterogêneas (MÜLLER-DOMBOIS; ELLENBERG, 1974). Para amostragem do *estrato intermediário* utilizamos parcelas de 2 m x 30 m, alocadas sempre ao lado direito das parcelas de 10 m x 30 m, nas quais amostramos os indivíduos com $1 \text{ cm} \leq DAP \leq 5$ cm. Para o *estrato inferior* utilizamos quatro sub-parcelas de 2 m x 2 m, dispostas nos vértices de cada parcela de 10 m x 30 m, nas quais amostramos os indivíduos com altura ≥ 50 cm e $DAP < 1$ cm (Figura 6).

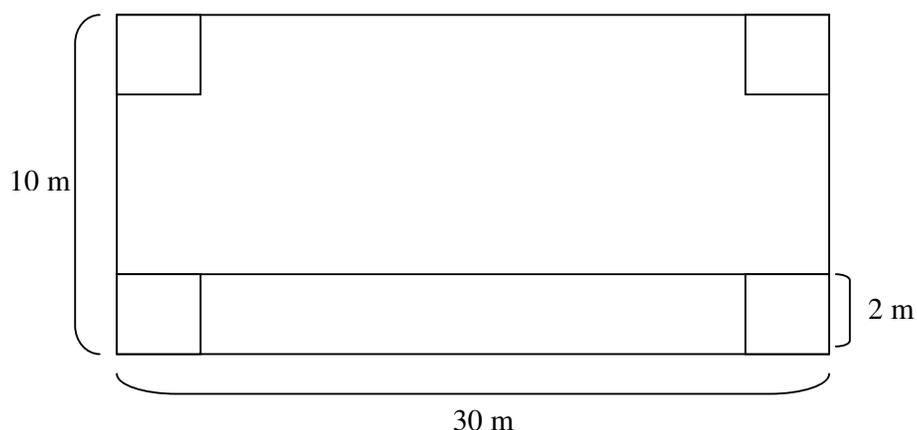


Figura 6 Croqui da parcela e sub-parcelas utilizadas para amostragem da vegetação na Estação Ecológica de Assis.

Medimos o DAP (com fita diamétrica) e a altura (com régua dendrométrica telescópica de 10 m de comprimento, graduada em cm) de todos os indivíduos lenhosos amostrados. Aqueles com altura superior a 10 m tiveram o excedente estimado visualmente e os indivíduos do estrato inferior só tiveram a altura mensurada. Visando testar a diferença entre a cobertura de copa nas duas áreas, dispusemos duas linhas paralelas longitudinais de 30 m por parcela, sobre as quais foi medida a projeção da copa dos indivíduos do dossel (CANFIELD, 1941). Nas parcelas do estrato inferior (2 m x 2 m), na área com *Pteridium* efetuamos adicionalmente a contagem de frondes da samambaia para estimativa de densidade e estimamos visualmente a porcentagem de cobertura da samambaia no solo, mesmo que estivesse morta (Figura 7).



Figura 7 Parcela de 2 m x 2 m utilizada para amostrar o estrato inferior da vegetação e a cobertura de *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis.

1.2.3 ANÁLISE DOS DADOS

Para comparação da diversidade e riqueza entre as duas áreas de amostragem, calculamos o índice de Shannon e o índice de similaridade de Jaccard (MAGURRAN, 1988). Foram elaboradas as curvas de acumulação de espécies seguindo algoritmo matricial proposto por Batista e Schilling (2006). Para comparar a frequência dos padrões funcionais, realizamos testes qui-quadrado utilizando o programa R 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009).

Comparamos as comunidades, quanto à estrutura, com base nos parâmetros *densidade* (ind. ha^{-1}) e *área basal* ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), que foram calculados através do programa Fitopac 2 (SHEPHERD, 2006). Analisamos a cobertura de dossel por meio de comparação de médias. Para comparar a distribuição espacial dos indivíduos nas comunidades calculamos o índice de agregação de Payandeh para todos os estratos (PAYANDEH, 1970).

A fim de testar o efeito da presença da samambaia na comunidade regenerante, realizamos uma análise de correlação de *Spearman* entre os parâmetros de densidade de regenerantes (densidade de indivíduos no estrato inferior), cobertura de samambaia no solo e densidade de frondes. Para comparar a distribuição dos indivíduos entre as classes de tamanho nas comunidades com e sem *Pteridium*, elaboramos histogramas com base em diâmetros e altura dos indivíduos, cujas classes foram analisadas por meio de estatísticas descritivas e comparação de médias. Para elaboração dos histogramas, optamos por dividir as comunidades em classes com intervalos de 2 m para o histograma de altura e de 5 cm para o histograma de diâmetro. Para elaboração do histograma com base no diâmetro, foram recalculados os diâmetros daqueles indivíduos que apresentavam mais de um DAP. Nesse caso, calculamos a área basal de cada tronco do indivíduo, somamos os valores obtidos e então o somatório da área basal daquele indivíduo foi convertido para um diâmetro único.

Todos os dados foram previamente analisados quanto à normalidade (SHAPIRO-WILK, 1965), de modo a direcionar a utilização de análises paramétricas ou não-paramétricas para cada caso.

1.3 RESULTADOS

A seguir são apresentados os resultados conforme as análises explicitadas anteriormente.

1.3.1 FLORÍSTICA DAS COMUNIDADES

Na área com *Pteridium* encontramos 56 espécies, pertencentes a 32 famílias botânicas, valores superiores àqueles encontrados na área sem *Pteridium*, na qual amostramos 45 espécies, pertencentes a 22 famílias botânicas (listas de espécies na Tabela 1). O mesmo

ocorreu quanto à diversidade, obtendo-se valores de 3,185 e 2,965 para o índice de Shannon, sendo o maior valor correspondente à área com invasão por *Pteridium*. As áreas podem ser consideradas floristicamente semelhantes ($S_j = 0,3488$), mediante o critério proposto por Müller-Dombois e Ellenberg (1974) para considerar semelhantes duas áreas distintas (0,25). Porém, dado o fato de que as duas áreas são parte de um continuum e a semelhança do histórico, esperava-se um valor de similaridade mais elevado, caso não houvesse influência da invasão.

As curvas de acumulação de espécies das duas comunidades indicam que a área com *Pteridium* apresenta maior diversidade, tanto em decorrência da maior riqueza quanto da maior equabilidade. Isso acontece devido a um "acúmulo" maior de espécies novas à medida que se aumenta o esforço, de forma que a distância entre as curvas aumenta com o esforço (Figura 8). Dentre as espécies amostradas, 28 ocorreram somente na área com *Pteridium* e 17 foram exclusivas da área não ocupada.

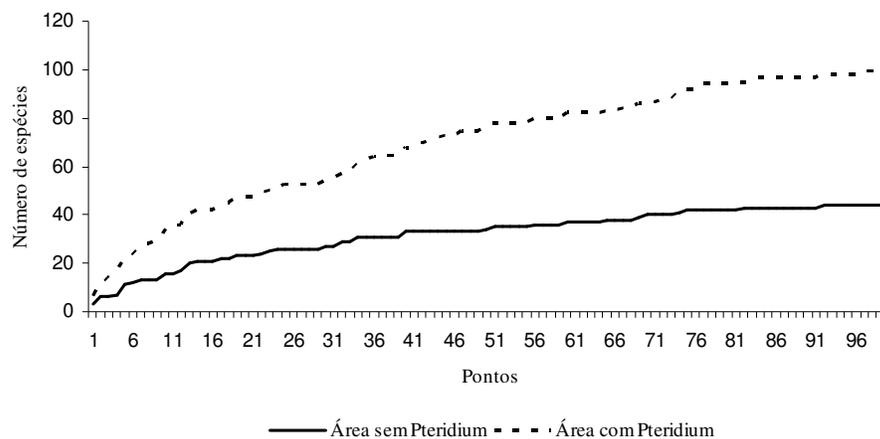


Figura 8 Curvas de acumulação de espécies com o aumento do número de pontos de amostragem pelo método de quadrantes, em áreas de cerrado invadida e não invadida por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP.

Tabela 1 Espécies encontradas na amostragem da composição florística de área invadida e não invadida por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. SD: síndrome de dispersão; ZOO- zoocórica, NZOO- não zoocórica; RC: ritmo de crescimento; RAP- rápido, MOD- moderado, LEN-lento; TS: tolerância à sombra; T- tolerante; I- intolerante; SG: suscetibilidade à geada; TG- tolerante à geada; SG- suscetível à geada. *Continua.*

Família/Espécie	Área sem samambaia	Área com samambaia	SD	RC	TS	SG
ANACARDIACEAE						
<i>Lithraea molleoides</i> (Vell) Engl.	X	X	ZOO	MOD	T	TG
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	X	X	ZOO	MOD	T	SG
ANNONACEAE						
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	X	X	ZOO	LEN	T	SG
APOCYNACEAE						
<i>Tabernaemontana hystrix</i> Steud.	X		ZOO	MOD	T	
ARECACEAE						
<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	X	X	ZOO	LEN	T	TG
ASTERACEAE						
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	X	X	AN	RAP	I	TG
<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker		X	AN	RAP	I	
BIGNONIACEAE						
<i>Tabebuia ochracea</i> (Cham.) Standl		X	AN	LEN	I	TG
<i>Zeyheria montana</i> Mart.		X	AN	MOD	I	TG
BORAGINACEAE						
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	X		ZOO	MOD	T	
BURSERACEAE						
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March.		X	ZOO	MOD	T	TG
CELASTRACEAE						
<i>Maytenus robusta</i> Reiss.		X	ZOO	MOD	T	
CLETHRACEAE						
<i>Clethra scabra</i> Pers.		X	AN	MOD	T	TG
COMBRETACEAE						
<i>Terminalia argentea</i> Mart.	X		AN	LEN	I	SG
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	X	X	AN	MOD	I	SG
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	X		AN	LEN	I	
ERYTHROXYLACEAE						
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.-Hil.		X	ZOO	LEN	T	TG
EUPHORBIACEAE						
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Muell. Arg.		X	AU	RAP	T	
<i>Croton floribundus</i> Spreng	X	X	AU	RAP	I	SG
<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Bail.		X	ZOO	MOD	T	TG
<i>Sebastiania</i> sp		X	AU			
FABACEAE						
<i>Acacia polyphylla</i> DC	X		AN	RAP	I	TG
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	X	X	AU	MOD	T	TG
<i>Inga uruguensis</i> Hook. & Arn.		X	ZOO	RAP	I	TG
<i>Machaerium aculeatum</i> Raddi		X	AN	MOD	I	TG
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	X	X	AN	MOD		SG

Família/Espécie	Área sem samambaia	Área com samambaia	SD	RC	TS	SG
<i>Machaerium brasiliense</i> Vog.	X	X	AN	MOD	I	TG
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms		X	AU	MOD	T	
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	X		AU	RAP	I	TG
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	X	X	AN	MOD	I	TG
<i>Stryphnodendron obovatum</i> Benth	X	X	AU	LEN	I	SG
LAURACEAE						
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng) Macbr		X	ZOO	MOD	T	
<i>Nectandra cuspidata</i> (Nees.) Rower	X	X	ZOO	MOD	T	TG
<i>Nectandra oppositifolia</i> Nees & Mart.		X	ZOO	MOD	T	SG
<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	X	X	ZOO	MOD	T	SG
<i>Ocotea velloziana</i> (Meisn.) Mez	X	X	ZOO	MOD	T	
<i>Ocotea velutina</i> (Nees) Rohwer	X		ZOO	MOD	T	
<i>Ocotea venulosa</i> (Nees) Benth & Hook. F.		X	ZOO			
<i>Persea willdenovii</i> Kosterm.	X	X	ZOO			
LOGANIACEAE						
<i>Strychnos brasilienses</i> (Spreng) Mart.	X		ZOO	MOD	I	
LYTHRACEAE						
<i>Lafoensia pacari</i> A. St.-Hil.		X	AN	MOD	T	
MALPIGHIACEAE						
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	X	X	ZOO			
<i>Byrsonima ligustrifolia</i> Juss.	X		ZOO			
MALVACEAE						
<i>Luehea candicans</i> Mart.	X		AU	MOD	T	TG
<i>Luehea grandiflora</i> M. & Zucc.		X	AU	MOD	T	TG
MELASTOMALACEAE						
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naud		X	ZOO	MOD	T	SG
MELIACEAE						
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	X	X	ZOO	MOD	T	TG
MYRSINACEAE						
<i>Rapanea ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Mez	X	X	ZOO	MOD	I	TG
<i>Rapanea umbellata</i> Mart.	X	X	ZOO	MOD	T	TG
MYRTACEAE						
<i>Calyphtrantes lucida</i> Mart. ex DC.		X	ZOO	LEN	T	TG
<i>Eugenia florida</i> DC.	X		ZOO	LEN	T	
<i>Myrcia fallax</i> (Rich) DC.		X	ZOO	LEN	T	TG
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	X	X	ZOO	LEN	T	
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	X	X	ZOO	LEN	T	TG
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.		X	ZOO	LEN	I	TG
<i>Myrcia venulosa</i> DC.		X	ZOO	LEN	T	TG
ROSACEAE						
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urb.	X	X	ZOO	LEN	T	TG
RUTACEAE						
<i>Citrus limonun</i> Risso	X		ZOO			

Família/Espécie	Área sem samambaia	Área com samambaia	SD	RC	TS	SG
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St.-Hil.) A.Juss. ex Mart.	X	X	AU	RAP	I	
<i>Helietta apiculata</i> Benth.		X	AN	MOD	T	
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	X	X	ZOO	MOD	T	TG
SALICACEAE						
<i>Casearia gossypiosperma</i> Briq.	X		AN	MOD	T	TG
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	X	X	ZOO	MOD	T	SG
SAPINDACEAE						
<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil.) Radlk	X	X	ZOO	LEN	T	
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk	X		ZOO	MOD	T	TG
SAPOTACEAE						
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.		X	ZOO	MOD	T	SG
SIPARUNACEAE						
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.		X	ZOO	MOD	T	SG
STYRACACEAE						
<i>Styrax camporum</i> Pohl	X		ZOO	LEN	I	TG
<i>Styrax pohlii</i> A. DC.		X	ZOO	LEN	I	TG
SYMPLOCACEAE						
<i>Symplocos mosenii</i> Brand		X	ZOO			
VOCHYSIACEAE						
<i>Qualea cordata</i> (Mart.) Spreng.	X		AN	LEN	I	TG
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	X		AN	LEN	I	SG
<i>Vochysia tucanorum</i> (Spreng.) Mart.	X	X	AN	LEN	I	SG

A distribuição da frequência dos grupos funcionais foi semelhante para as duas áreas. No entanto, a frequência de cada grupo entre as áreas foi diferente (Figura 9 e Tabela 2). Na área com *Pteridium*, a frequência de indivíduos com dispersão zoocórica, tolerantes à sombra, de crescimento rápido e suscetíveis à geada é maior em relação à área sem *Pteridium*. Já na área que não foi invadida, a frequência de espécies não-zoocóricas, intolerantes à sombra, tolerantes à geada e de crescimento médio a lento é maior. As espécies mais abundantes na área sem *Pteridium* foram *Gochnatia polymorpha* (17%) e *Xylopia aromatica* (14,5%), já na área ocupada foram *Croton floribundus* (22%) e *Vochysia tucanorum* (8,25%). Essas espécies, somadas, representam mais de um quarto dos indivíduos da comunidade para as duas áreas.

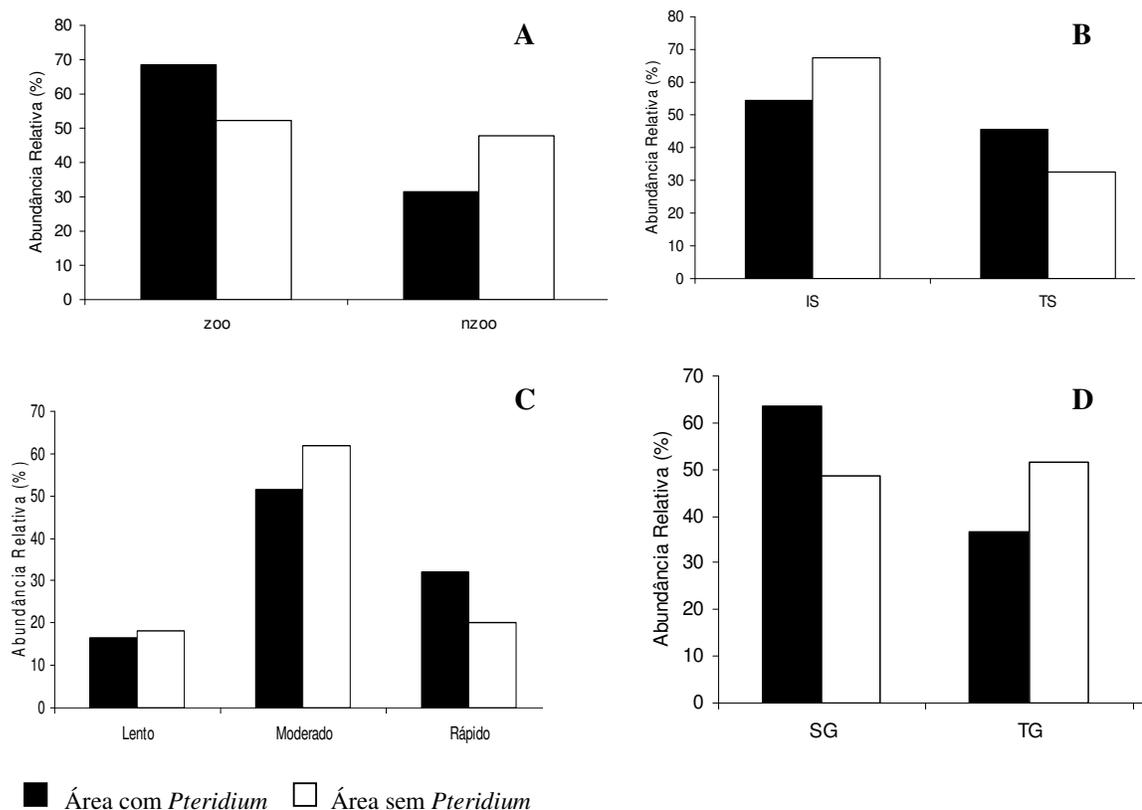


Figura 9 Abundância relativa por grupo funcional testado para as duas áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. (A – síndrome de dispersão: Zoo- zoocórica; NZoo- não- zoocórica; B- tolerância à sombra: IS- intolerante à sombra; TS- tolerante à sombra; C- ritmo de crescimento; D- suscetibilidade à geada: SG- suscetível; TG- tolerante).

Tabela 2 Valores χ^2 da análise de Kruskal-Wallis para os grupos funcionais entre as áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis.

<i>Grupos funcionais</i>	χ^2	<i>gl</i>	<i>P</i>
Ritmo de crescimento	14,5195	2	<0,05
Suscetibilidade à geada	15,1261	1	<0,05
Tolerância à sombra	13,1292	1	<0,05
Síndrome de dispersão	21,9387	1	<0,05

1.3.2 ESTRUTURA DAS COMUNIDADES

Em todos os estratos, as médias da densidade absoluta de indivíduos (ind. ha⁻¹) e da área basal (m² ha⁻¹) são maiores na área sem *Pteridium*. No estrato superior a densidade é 2,5 vezes maior e a área basal 1,6 vezes maior que na área invadida. No estrato intermediário, a densidade é quatro vezes maior e a área basal cinco vezes maior na área sem *Pteridium*. No estrato inferior a densidade de indivíduos é 1,6 vezes maior na área sem *Pteridium*. A distribuição dos indivíduos no estrato superior e intermediário e inferior é agregada nas duas áreas (P>1) (Tabela 3; Figura 10 e 11). A porcentagem de cobertura do dossel na área com *Pteridium* é de 74,34% ± 13,87%, enquanto que na área sem *Pteridium* é de quase 99,62% ± 0,7% (Figura 12).

Tabela 3 Valores médios dos parâmetros estruturais das áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. (P= Índice de Payandeh).

	Área com <i>Pteridium</i>			Área sem <i>Pteridium</i>		
	Inferior	Intermediário	Superior	Inferior	Intermediário	Superior
Número de Indivíduos	1,13	5,2	17,4	7,33	24,8	47,33
Densidade Absoluta (ind ha ⁻¹)	708,33 ± 511	866,66 ± 441,86	580,00 ± 211,89	4583,33 ± 1641,6	4133,32 ± 1048, 82	1577,77 ± 352,91
Área basal (m ² ha ⁻¹)	-	0,55 ± 0,813	12,8 ± 5,40	-	2,66 ± 1,05	20,4 ± 4,52
P	2,197	1,35	2,32	4,06	1,6	2,4

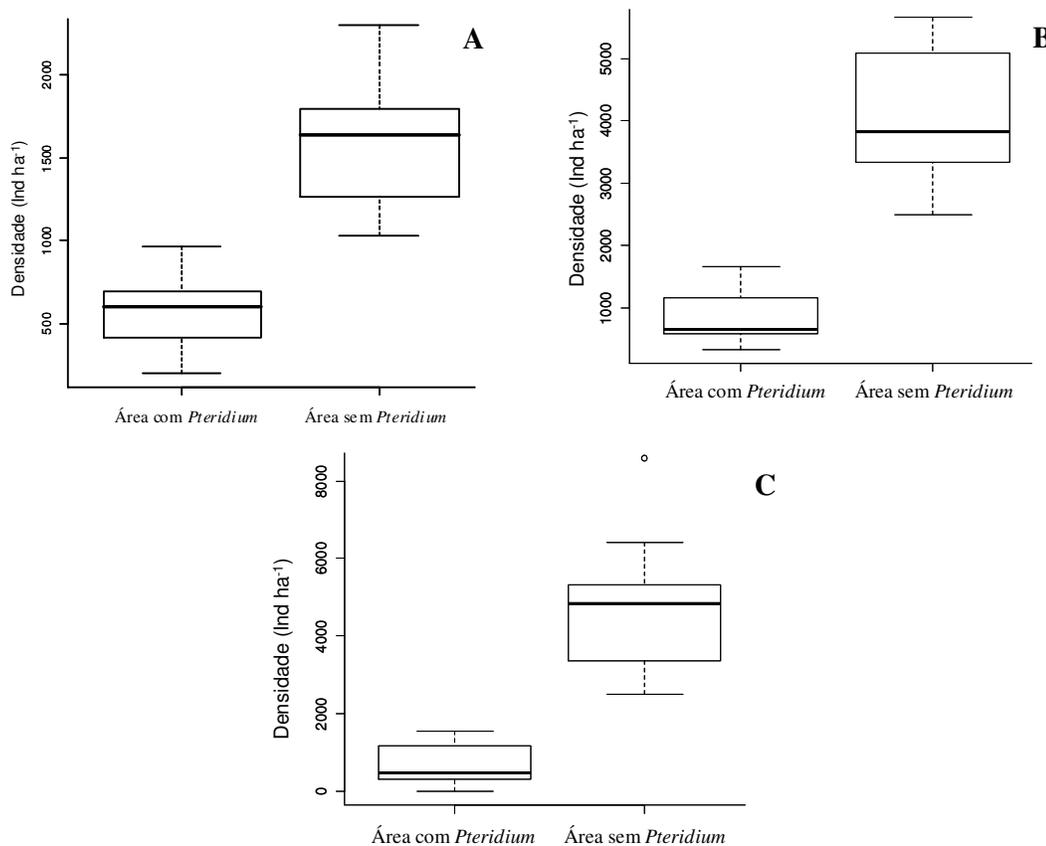


Figura 10 Comparação da densidade absoluta (ind ha^{-1}) de indivíduos nas áreas com e sem *Pteridium* na Estação Ecológica de Assis. A – estrato inferior; B - estrato intermediário; C - estrato superior. Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%).

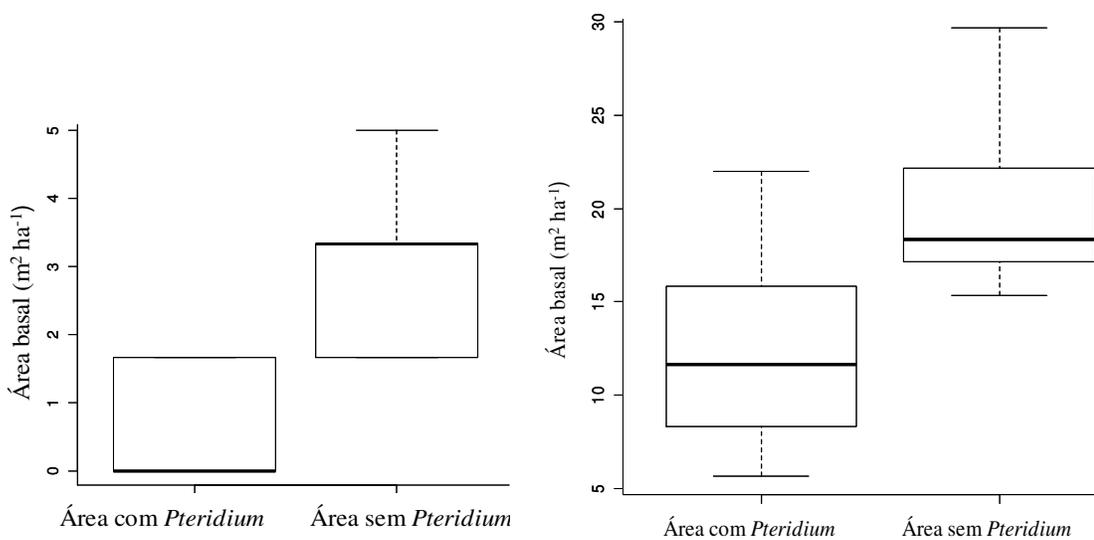


Figura 11 Comparação da área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) nas áreas com e sem *Pteridium* na Estação Ecológica de Assis. Estrato intermediário à esquerda, Estrato superior à direita. Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%).

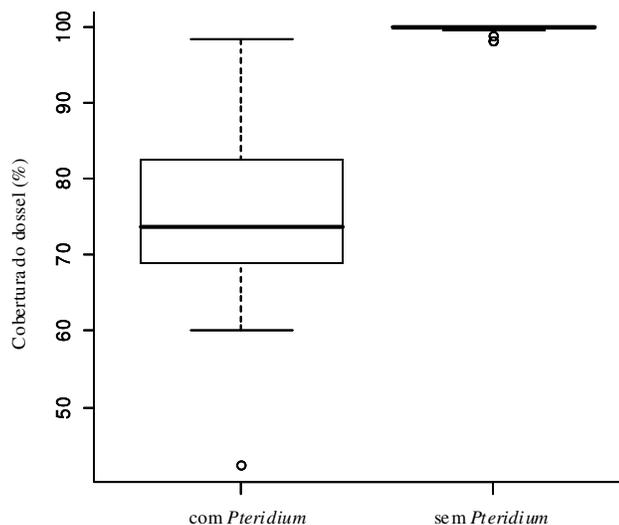


Figura 12 Cobertura do dossel (em média) entre as áreas estudadas na Estação Ecológica de Assis. ($\chi^2=22,0931$; $gl=1$; $p<0,01$). Os traços escuros representam as médias, os quadrados representam os quantis, os círculos representam os outliers e os traços tracejados representam os intervalos de confiança (95%).

A densidade de regenerantes diminui com o aumento da cobertura do solo por *Pteridium* (Tabela 4), porém não tem correlação com a densidade de frondes. Embora a densidade de frondes apresente correlação com a cobertura do solo por *Pteridium*, esta não foi uma boa variável preditora para avaliar o efeito da presença da samambaia sobre a vegetação regenerante.

Tabela 4 Valores da r_s obtidos na correlação de Spearman entre a densidade de regenerantes, a densidade de frondes de *Pteridium* e a cobertura de *Pteridium* no solo na Estação Ecológica de Assis. Os valores em negrito apresentaram $p<0,05$.

	Densidade de regenerantes (ind ha ⁻¹)	Densidade de frondes (ind ha ⁻¹)	<i>Pteridium</i> no solo (%)
Densidade de regenerantes (ind ha ⁻¹)	1,000		
Densidade de frondes (ind ha ⁻¹)	-0,2246	1,000	
<i>Pteridium</i> no solo (%)	-0,3815	0,5515	1,000

Na área sem *Pteridium* os estratos são floristicamente similares, principalmente os estratos superior e inferior. Já na área com *Pteridium* a similaridade do estrato inferior com o superior e intermediário é baixa, com 13% e 27% de espécies comuns, respectivamente, o que significa que as espécies que estão se regenerando são diferentes daquelas que ocuparam a

área no passado, quando as samambaias revestiam toda a área. Entre as áreas, mais de 55% das espécies são semelhantes nos estratos intermediário e inferior. Já para o estrato superior encontramos somente 37% de similaridade florística, o que corrobora o resultado da amostragem florística, que aponta que as espécies que ocuparam as áreas no passado são diferentes (Tabela 5).

Tabela 5 Valores do Índice de Similaridade de Jaccard entre os estratos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis (SP- área sem *Pteridium*; CP- área com *Pteridium*).

	SP_superior	SP_intermediário	SP_inferior	CP_superior	CP_intermediário	CP_inferior
SP_superior	-	-	-	-	-	-
SP_intermediário	0,25	-	-	-	-	-
SP_inferior	0,49	0,25	-	-	-	-
CP_superior	0,37	-	-	-	-	-
CP_intermediário	-	0,57	-	0,51	-	-
CP_inferior	-	-	0,59	0,13	0,27	-

Ambas as áreas apresentam distribuição de indivíduos entre classes de tamanho, tanto para altura quanto para diâmetro, em J invertido, com acúmulo da porcentagem dos indivíduos nas classes de tamanhos menores e uma diminuição gradativa da porcentagem de indivíduos conforme aumenta o tamanho das classes (Figura 13 e Figura 14).

A área com *Pteridium* apresenta, em média, indivíduos maiores em altura ($6,17 \text{ m} \pm 3,66 \text{ m}$; $\chi^2 = 77,0935$; $df=1$; $p<0,01$; Tabela 6) e maiores em diâmetro ($11,48 \text{ cm} \pm 9,35 \text{ cm}$; $\chi^2 = 52,871$; $df= 1$; $p<0,01$; Tabela 7). Analisando as classes separadamente, a área com *Pteridium* apresenta, em média, indivíduos maiores na classe de 0,5 m a 2,5 m ($1,37 \text{ m} \pm 0,66 \text{ m}$; $\chi^2 = 77,0935$; $df=1$; $p<0,01$). Para as outras classes de tamanho, não houve diferença entre as áreas.

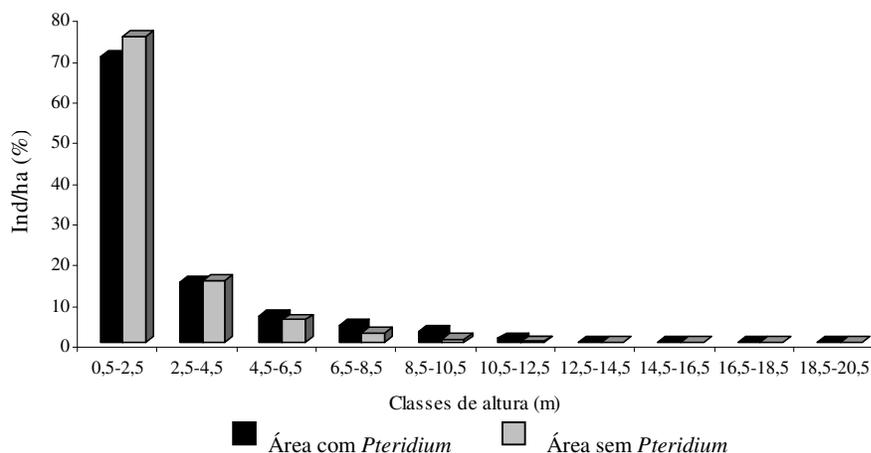


Figura 13 Histograma das classes de tamanho com base na altura dos indivíduos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis.

Tabela 6 Valores da estatística descritiva para as classes de altura das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. (* valores significativamente diferentes; $p < 0,05$).

Classes (m)	Média \pm DP		CV	
	Sem <i>Pteridium</i>	Com <i>Pteridium</i>	Sem <i>Pteridium</i>	Com <i>Pteridium</i>
0,5-2,5	1,21 \pm 0,65 *	1,37 \pm 0,66*	53,74 %	48,07 %
2,5-4,5	3,56 \pm 0,53	3,66 \pm 0,47	14,97 %	12,78 %
4,5-6,5	5,57 \pm 0,51	5,60 \pm 0,49	9,13 %	8,68 %
6,5-8,5	7,44 \pm 0,5	7,51 \pm 0,51	6,72 %	6,79 %
8,5-10,5	9,42 \pm 0,5	9,50 \pm 0,5	5,27 %	5,26 %
10,5-12,5	11,41 \pm 0,5	11,44 \pm 0,5	4,39 %	4,37 %
12,5-14,5	13,18 \pm 0,5	13,25 \pm 0,44	3,07 %	3,35 %
14,5-16,5	-	15,00 \pm 0	-	-
16,5-18,5	-	0,00 \pm 0	-	-
> 18,5	-	19,00 \pm 0	-	-
Total	4,34 \pm 3,07*	6,17 \pm 3,66*	70,71 %	59,27 %

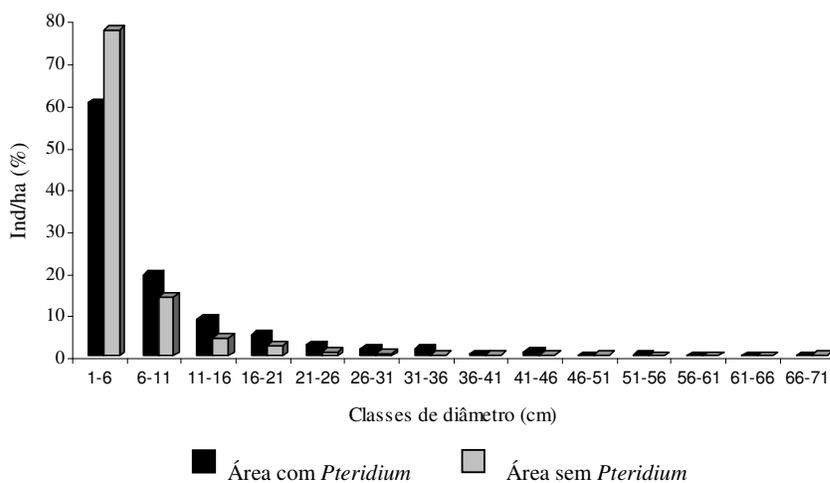


Figura 14 Histograma das classes de tamanho com base no diâmetro dos indivíduos das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis.

Tabela 7 Valores da estatística descritiva para as classes de diâmetro das comunidades estudadas na Estação Ecológica de Assis. (* valores significativamente diferentes; $p < 0,05$).

Classes (cm)	Média ± DP		CV	
	Sem <i>Pteridium</i>	Com <i>Pteridium</i>	Sem <i>Pteridium</i>	Com <i>Pteridium</i>
1-6	3,26 ± 1,61	3,26 ± 1,55	49,43 %	47,58 %
6-11	7,98 ± 1,44	8,20 ± 1,48	18,08 %	18,07 %
11-16	13,21 ± 1,55	13,27 ± 1,47	11,72 %	11,05 %
16-21	18,18 ± 1,42	18,00 ± 1,39	7,81 %	7,75 %
21-26	23,74 ± 1,31	23,44 ± 1,48	5,52 %	6,33 %
26-31	28,47 ± 1,45	28,07 ± 1,57	5,09 %	5,59 %
31-36	32,05 ± 1,1	32,90 ± 1,16	3,45 %	3,51 %
36-41	37,73 ± 0,74	39,45 ± 0,04	1,97 %	0,09 %
41-46	42,35 ± 0,02	45,46 ± 2,76	0,05 %	6,07 %
> 46	47,47 ± 0,2	54,22 ± 0	0,42 %	-
Total	7,83 ± 6,79*	11,48 ± 9,35*	86,79 %	81,47 %

1.4 DISCUSSÃO

A presença da samambaia exerce impacto na florística e na estrutura da vegetação, assim como nos processos ecológicos que direcionam a dinâmica na área invadida. Contudo, nem todas as diferenças encontradas corresponderam àquelas esperadas inicialmente.

A diferença estrutural é acentuada, uma vez que a samambaia ocupa grande parte da área, reduzindo substancialmente a densidade e área basal de espécies lenhosas. Essa redução de densidade, por sua vez, diminui a sobreposição de copas, aumentando a entrada de luz, o que modifica os processos ecológicos desse ecossistema.

A baixa densidade também permite que os indivíduos atinjam maior porte, tanto em altura quanto em diâmetro, uma vez que depois que as árvores ultrapassam a samambaia, a competição por luz diminui e, assim, as árvores conseguem investir em tamanho, tanto em altura quanto em sustentação. Na área não invadida, uma vez que a densidade é maior, a competição por recursos entre as plantas aumenta, resultando em indivíduos com menor porte (SCHULZ et al. 2002).

Analisando-se aspectos florísticos das comunidades comparadas, as espécies presentes no estrato superior, que conseguiram se estabelecer em meio à samambaia no início da invasão, são distintas daquelas que ocuparam a área não invadida, especialmente se

consideradas as espécies mais abundantes. Na área invadida, predominam espécies cujos atributos funcionais lhes permitiram ultrapassar a barreira física imposta pelas frondes da samambaia, como a tolerância ao sombreamento e o crescimento rápido. O fato da área com *Pteridium* possuir mais espécies suscetíveis à geada pode diminuir a resiliência na área. Brando e Durigan (2004) verificaram que a ocorrência de geadas severas na EEcA faz diminuir a cobertura de copas do estrato superior de 88% para 19%, e de 48% para 8,5% para o estrato inferior. Naquele estudo, os autores verificaram que *Vochysia tucanorum*, uma das espécies mais abundantes na área invadida, é uma das que mais sofrem com o efeito da geada.

As espécies no estrato inferior na área com *Pteridium*, que são indivíduos jovens em regeneração natural, são semelhantes às da área não invadida, o que pode ser um indício de que futuramente essas áreas venham a ser mais semelhantes floristicamente. Contudo, na área com *Pteridium*, esses indivíduos são maiores em altura do que na área não invadida, o que reflete o efeito da presença da samambaia, que exige dessas plantas juvenis um crescimento vertical mais rápido, para transpor a camada das frondes em busca de luz.

A área não invadida, por sua vez, apresentou composição florística semelhante à de outros trechos de cerradão já estudados na EEcA. Inicialmente, essa área apresentava fisionomia campestre, e ao longo da sucessão, a ausência de distúrbios como o fogo ou o pastoreio, promoveu o aumento em biomassa e a vegetação evoluiu para uma fisionomia florestal (PINHEIRO; DURIGAN, 2009).

Na EEcA, particularmente, houve aumento significativo na área ocupada por fisionomia de cerradão nos últimos 44 anos, que passou de 53% para 91% da área total da unidade, acompanhado pelo decréscimo das fisionomias campestres, que passaram de 23% para 1% da área (PINHEIRO; DURIGAN, 2009). Estudos realizados na unidade demonstraram que o adensamento da vegetação é acompanhado pela diminuição da densidade

ou até extinção local de algumas espécies de cerrado, que dão lugar às espécies da floresta estacional semidecidual (GIAMPIETRO, 2005; ROSSATO et al., 2008).

Ainda que a regeneração natural na área invadida seja um processo lento, tendo em vista a baixa densidade de indivíduos nos estratos inferiores, os resultados obtidos indicam que a área invadida apresenta capacidade de se regenerar naturalmente, mesmo sofrendo o impacto contínuo da invasão pela samambaia. Provavelmente, nesta área está ocorrendo o mesmo que já foi observado para os outros trechos do mosaico fisionômico da EECA, que estavam invadidos por *P. arachnoideum*, e atualmente, encontram-se recuperados. Em 1994, as áreas invadidas correspondiam a 90,73 ha e em 2006 elas se restringiram a 39,18 ha, que corresponde a uma redução em mais de 40% da área invadida (PINHEIRO; DURIGAN, 2009).

Marrs et al. (2000) propõem que em áreas invadidas por *Pteridium*, a colonização das espécies lenhosas pode ocorrer no início da invasão, quando a samambaia não está vigorosa – seguindo o modelo de tolerância de Connel e Slatyer (1977) – ou devido a distúrbios capazes de causar a diminuição do *Pteridium*, mesmo que temporariamente. Em Assis, as geadas muito severas que foram capazes de prejudicar a vegetação nativa (BRANDO; DURIGAN, 2004) podem também ter atingido o *Pteridium*, ocasionando o enfraquecimento da samambaia (WATT, 1954), que, associado ao modelo cíclico de Watt (1945), teria permitido que houvesse a recolonização das áreas por espécies lenhosas nativas.

A dinâmica cíclica do *Pteridium* proposta por Watt (1945) sugere que a samambaia tenha períodos de aumento e diminuição de densidade. O autor sugeriu que ao longo do tempo os indivíduos jovens da samambaia se desenvolvem sobre a densa camada de serapilheira que vai se formando e se tornam mais suscetíveis a secas e geadas. As novas frondes formadas são cada vez menores, diminuindo gradativamente a camada de serapilheira. A taxa de mortalidade então aumenta, formando áreas abertas que permitem o estabelecimento de

plantas lenhosas, que antes não eram capazes de se instalar devido ao sombreamento. O autor sugere que esse processo demora anos para acontecer e, considerando que a invasão na EECA já tem comprovadamente mais de 40 anos, é possível que isso venha ocorrendo.

Hartig e Beck (2003) encontraram, em área invadidas por samambaias no Equador, um padrão de vegetação semelhante à área analisada na EECA, com arbustos, principalmente de Asteraceae e Melastomataceae, permeando as manchas de *Pteridium*. Contudo, devido à baixa resiliência da floresta nativa, provocada pelo constante uso do fogo para agricultura, a estrutura da vegetação estagnou-se e não consegue se regenerar sozinha, necessitando de intervenção.

Na EECA, a chegada de propágulos não parece ser um fator impeditivo da regeneração na área com samambaias, que apresentou maior riqueza que a área não invadida. Além disso, as espécies presentes são em sua maioria zoocóricas, o que indica que a área é freqüentada pela fauna local. O fato de dispersores freqüentarem a área invadida aumenta a chance da chegada de novas espécies, vindas de trechos de cerrado mais distantes e até mesmo de fragmentos florestais, o que contribui para o aumento da riqueza e diversidade, como foi encontrado. Outra causa possível da alta diversidade e riqueza de espécies arbóreas encontrada na área invadida é uma heterogeneidade ambiental induzida, ainda que em pequena escala, pelo próprio estabelecimento de árvores nativas de grande porte com características estruturais distintas, em meio à samambaia. Isto pode ter permitido que se criassem diferentes condições ambientais, principalmente no que se refere à luminosidade e temperatura, proporcionando o estabelecimento de espécies que ocupam diferentes guildas na comunidade (GANDOLFI et al., 2007), ao contrário da área não invadida, que apresenta um ambiente muito mais homogêneo em microescala.

É interessante observar que este resultado é oposto a diversos estudos que encontraram uma diminuição na riqueza e diversidade provocada por espécies invasoras e que, geralmente,

são impactos irreversíveis, resultando em estados alternativos que apresentam estrutura e dinâmica distinta do original, porém estáveis ao longo do tempo (SUDING et al., 2004). Particularmente, as invasões de áreas naturais de Cerrado por capins africanos, como o capim-gordura (*Melinis minutiflora*), a braquiária (*Urochloa decumbens*), o capim-jaraguá (*Hyparrhenia rufa*), o capim-colonião (*Panicum maximum*) e o capim-napier (*Pennisetum purpureum*) são os principais causadores de perda de biodiversidade desse Bioma (D'ANTONIO; VITOUSEK, 1992; DURIGAN et al., 2007; PIVELLO et al., 1999a; PIVELLO et al., 1999b; PIVELLO, 2007). Klink e Machado (2005) alertaram sobre a substituição das gramíneas nativas pelas africanas, que já cobrem uma área de pelo menos 500.000 km² dentro do domínio do Cerrado. D'Antonio e Vitousek (1992) confirmaram os impactos negativos dessas gramíneas nos processos ecológicos do cerrado, que comprometem os ecossistemas severamente.

Contudo, Miatto et al. (2008) também não constataram impacto severo na composição e estrutura da comunidade arbustiva-arbórea de um cerrado *sensu stricto* invadido por *Pteridium aquilinum* no Brasil central. Os autores atribuíram a resistência das espécies a distúrbios comumente ocorrentes no cerrado, como o fogo e pastagem, como fator importante na resposta da vegetação mediante a invasão da samambaia.

Mediante esses resultados, alguns cenários futuros podem ser delineados. Em vista de a regeneração natural caminhar vagarosamente, e do rápido crescimento em biomassa do *Pteridium* (ALONSO-AMELOT; RODULFO-BAECHLER, 1996), as espécies lenhosas não conseguirão sobrepor a densidade da samambaia em curto prazo. Assim, é possível que a área continue invadida por mais um longo período de tempo, a menos que outros distúrbios venham a ocorrer.

Por outro lado, a aceleração da regeneração natural é possível, por meio de intervenção de manejo nas áreas invadidas, eliminando a população de *Pteridium* por meio de

técnicas já explicitadas na literatura, como roçada mecânica e uso de herbicidas (MARRS et al., 1992; PACKEMAN; MARRS, 1992; PACKEMAN et al., 2005; STEWART et al., 2007). Alguns estudos avaliaram quando a relação custo-benefício da eliminação do *P. arachnoideum* é vantajosa ou quando é menos custoso lidar com a lenta regeneração e recuperação da vegetação (DUTKOWSKI; BOOMSMA, 1990; MARRS 1998, MARRS, 2000). Considerando que existe regeneração natural, Ghorbani et al. (2006) recomendam que a serapilheira produzida pela samambaia seja perturbada, pois, provavelmente, ela retém grande parte dos propágulos e, portanto, cria um banco de sementes distinto daquele existente no solo.

Esses cenários dependerão de novos estudos, quer seja com monitoramento quer seja com experimentos de técnicas de manejo que venham as ser realizados futuramente. Estudos que avaliam a invasão de *Pteridium arachnoideum* ainda são escassos no Brasil e a necessidade da compreensão da dinâmica desse processo é premente, visto que já foram feitos relatos da invasão de *P. arachnoideum* em diversas regiões do país, inclusive em diversas áreas protegidas (GUERIN et al., 2007; MATOS; PIVELLO, 2009).

1.5 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

ALONSO-AMELOT, M.E., RODULFO-BAECHLER, S. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in a neotropical montane habitat *Plant Ecology*, v. 125, n. 2, p. 137-147, 1996.

BATISTA, J.L.; SCHILLING, A.C. Um algoritmo matricial para a construção da curva de acumulação de espécies. *METRVIM*, n.3, abril, 2006.

BRANDO, P.M. ; DURIGAN, G.. Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). *Plant Ecology*, v. 175, n. 175, p. 205-215, 2004.

CANFIELD, R.H. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, v.39, p.388-394, 1941.

CONNEL, J.H.; SLATYER, L.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization *The American Naturalist*, v. 111, n. 982, p. 1119-1144, 1977.

CORRÊA, M.P. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, v. 6, p. 41, 1975.

COTTAM, G.; CURTIS, J.T. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology*, v.37, p. 451-460, 1956.

D'ANTONIO C.M.; VITOUSEK, P.M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, v.23, p. 63-87, 1992.

DEN OUDEN, J; VOGELS, D. Mechanical resistance by an ectorganic soil layer on root development of seedling *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil*, v. 197, p. 209-217, 1997.

DOLLING, A. H.U. Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) seedling establishment. *Forest Ecology and Management*, v.88, p. 227-235, 1996.

DURIGAN, G., BACIC, M. C., FRANCO, G. A. D. C.; SIQUEIRA, M. F. Inventário florístico do cerrado na Estação Ecológica de Assis. *Hoehnea*, v. 26, p.149-172, 1999.

DURIGAN, G., SIQUEIRA, M.F., FRANCO, G.A.D.C., CONTIERI, W.A. A flora arbustivo-arbórea do Médio-Paranapanema: bases para a restauração dos ecossistemas naturais. In: VILAS BOAS, O; DURIGAN, G. (Org.). *Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no Oeste Paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão*. São Paulo: Páginas & Letras, p. 199-239, 2004.

DURIGAN, G.; SIQUEIRA, M.F.; FRANCO, G.A.D.C. Threats to the cerrado remnants of the State of São Paulo, Brazil. *Science Agrícola*, v.64, n.4, p. 355-363, 2007.

GANDOLFI, S; JOLY, C.A.; RODRIGUES, R.R. Permeability-Impermeability: canopy trees as biodiversity filters. *Science Agrícola*, v.64, n.4, p. 433-438, 2007.

GLIESSMAN, S.R. The establishment of bracken following fire in tropical habitats *American Fern Journal*, v. 68, n. 2, p. 41-44, 1978.

GLIESSMAN, S.R. Allelopathy in a broad spectrum of environments as illustrated by bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v.73, p. 95–104, 1976.

GLIESSMAN, S.R.; MULLER, C.H. The phytotoxic potential of bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Madroño*, v.21, p. 299–304, 1972.

GLIESSMAN, S.R.; MULLER, C.H. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken in southern California. *Journal of Chemical Ecology*, v.4, p.337–362, 1978.

GHORBANI, J.; LE DUC, M.G.; MacALLISTER, H.A.; PAKEMAN, R.J.; MARRS, R.H. Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Appl. Veg. Science*. v.9, p. 127- 136, 2006.

GIAMPIETRO, R. Modificações na estrutura e composição florística de matas ciliares na região do Médio Paranapanema (1992-2004). 2005. 118 f.Dissertação (Mestrado em Ciências da Engenharia Ambiental) - Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos. 2005.

GUERIN, N.; POLISEL, R.T.; SANTOS, R.L.R ; FRANCO, G. A. D. C. ; DURIGAN, G. ; TONIATO, M.T.Z ; IVANAUSKAS, N. M. Exotic and native species with unbalanced populations in conservation units of São Paulo State. In: *I Jornada sobre Espécies Invasoras*. 2007. São Carlos, SP. Anais do I Jornada sobre Espécies Invasoras. São Carlos, SP, 2007.

HARTIG, K; BECK, E. The bracken fern (*Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon) dilemma in the andes of southern Ecuador *Ecotropica*, v., 9, p.3–13, 2003.

KLINK, C.A ; MACHADO, R.B. Conservation of the brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, v.19, n.3, p.707-713, 2005.

MAGURRAN, A.E. Ecological diversity and its measurements. Princeton, Princeton University Press. 179p., 1988.

MATOS, D.M.S., PIVELLO, V.R. O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres: alguns casos brasileiros. *Cienc. Cult.* v. 61, n.1, p. 27-30, 2009.

MARRS, R.H.; LOWDAY, J.E.; JARVIS, L.; GOUGH, M.W.; ROWLAND, A.P. Control of bracken and the restoration of heathland. IV. Effects of bracken control and heathland restoration treatments on nutrient distribution and soil chemistry. *Jour. Appl. Ecol.*, v. 29, n.1, p. 218-225, 1992.

MARRS, R.H., PAKEMAN, R.J., LE DUC, M.G., PATERSON, S. Bracken invasion in Scotland. *Botanical Journal of Scotland*. v. 49, n.2, p.347-356, 1997.

MARRS, R.H.; JOHNSON, S.W.; LE DUC, M.G. Control of Bracken and restoration of heathland. vi. the response of bracken fronds to 18 years of continued bracken control of 6 years of control followed by recovery. *Jour. Appl. Ecol.*, v.35, n. 4, p. 479-490, 1998.

MARRS, R.H.; LE DUC, M.G.; MITCHELL, R.J.; GODDARD, D.; PATERSON, S.; PAKEMAN, R.J. The ecology of bracken: its role in succession and implications for control *Annals Bot.*, 85 (Supplement B), p. 3-15, 2000.

MARRS R.H.; WATT, A.S Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Jour. Ecol.*, 94, p. 1272-1321, 2006.

MIATTO, R.C., SILVA, I.A., MATOS, D.M.S. Estrutura e composição de espécies arbóreas em uma área de Cerrado dominada por *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae), Brasil Central. In: II Simpósio Internacional de Savanas Tropicais, Brasília, 2008. Anais do II Simpósio Internacional de Savanas Tropicais, Brasília, 2008.

MÜLLER-DOMBOIS, D.; ELLENBERG, H. Aims and methods of vegetation ecology. New York, Willey and Sons, 574p., 1974.

NORTON, D.A Species invasions and the limits to restoration: learning from the New Zealand Experience. *Science*, v.325, p. 569-570, 2009.

PAKEMAN, R.J.; MARRS, R.H. The conservation value of bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn-dominated communities in the UK, and an assessment of the ecological impact of bracken expansion or its removal. *Biol. Conserv.*, 62, p.101-114, 1992.

PAKEMAN, R.J.; SMALL, J.L.; Le DUC, M.G. ; MARRS, R.H. Recovery of moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with asulam. *Rest. Ecol.*, v.13. n.4, p.718-724, 2005.

PAYANDEH, B. Comparison of method for assessing special distribution of trees. *Forest Science*, 16, p.312-317, 1970.

PIJL, L. VAN DER Principles of dispersal in higher plants. Berlin Springer, 214 p, 1982.

PINHEIRO, E.S. Análises ecológicas e sensoriamento remoto aplicados à estimativa de fitomassa de cerrado na Estação Ecológica de Assis, SP. Doutorado (Tese). Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo. São Carlos, 2008.

PINHEIRO, E.S.; DURIGAN, G. Dinâmica espaço-temporal (1962-2006) das fitofisionomias em unidade de conservação do Cerrado no sudeste do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, v.32, n.3, p.441-454, 2009.

PIVELLO, V.R.; SHIDA, C.N.; MEIRELLES, S.T. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodivers. Conserv.*, 8, p. 1281–1294, 1999a.

PIVELLO, V.R.; CAVALHO, V.M.C.; LOPES, P.F.; PECCININI, A.A.; ROSSO, S. Abundance and distribution of native and alien grasses in a “Cerrado” (Brazilian Savanna) Biological Reserve. *Biotropica*, v. 31, n.1, p.71-82, 1999b.

PIVELLO, V.R. Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade. *Ecologia. Info* 33. Disponível em <http://www.ecologia.info/cerrado>. Acessado em 13/08/2007.

PORTELA, R.C.Q., MATOS, D.M.S, SIQUEIRA, L.P., BRAZ, M.I.G., SILVA-LIMA, L., MARRS, R.H. Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, southeast Brazil *Acta Bot. Bras.* v.23, n.2, 2009.

RATTER, J.A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J.F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation III: comparison of the woody vegetation of 376. *Edinb. Jour. Bot.*, v.60, n.1, p. 57–109, 2003.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2009.

ROSSATO, D.R., TONIATO, M.T.Z., DURIGAN, G. Flora fanerogâmica não-arbórea do cerrado na Estação Ecológica de Assis, Estado de São Paulo *Revista Brasil. Bot.*, v.31, n.3, p.409-424, 2008.

SCHULZ, E.D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. *Plant Ecology*. Springer Netherlands. 2002.

SHEPHERD, G.J. Fitopac Shell 1.6: manual do usuário. Departamento de Botânica, UNICAMP, Campinas. 2006.

SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. (1965). An analysis of variance test for normality complete samples). *Biometrika*, n.52, p.591-611.

SILVA, U. S.R.; MATOS, D.M.S. The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.*, v.15, p. 3035–3043, 2006.

STEWART, G.B.; PULLIN, E.S., TYLER, C. The effectiveness of asulam for bracken (*Pteridium aquilinum*) control in the United Kingdom: a meta-analysis *Environ. Manage.*, v.40, p.747–760, 2007.

SUDING, K.N.; GROSS, K.L.; HOUSEMAN, G.R. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, Cambridge, v. 19, n. 1, p.46-53, Jan, 2004.

VALÉRY, L; FRITZ, H; LEFEUVRE, J.C.; SIMBERLOFF, D. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasion*, v.10, n.8, p.1345-1351, 2008.

WATT, A.S. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) III. Frond types and the make-up of the population. *New Phytologist*, v.44, p.156–178, 1945.

WATT, A.S. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) VI. Frost and the advance and retreat of bracken. *New Phytologist*, v.53, p.117–130, 1954.

WATT, A.S. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). VIII. The marginal and the hinterland plant: a study in senescence. *New Phytologist*, v. 70, n. 5, p. 967-986, 1971.

XAVIER, R.O. Impacto da presença de *Pteridium arachnoideum* no banco de sementes em diferentes ambientes do estado de São Paulo, Brasil. In: IX Congresso de Ecologia do Brasil. *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*, São Lourenço, 2009.

CAPÍTULO 2

ATRIBUTOS FUNCIONAIS E ARQUITETURA DAS ÁRVORES FACILITAM A REGENERAÇÃO NATURAL DE ÁREAS INVADIDAS POR *Pteridium arachnoideum* (KAULF.) MAXON (DENNSTAEDTIACEAE).

2.1 INTRODUÇÃO

Por muito tempo as relações de competição, predação e parasitismo entre espécies dominaram a discussão acerca das relações interespecíficas, na tentativa de explicar a estrutura e organização trófica das comunidades, principalmente em florestas tropicais, que são caracterizadas pela alta biodiversidade. A teoria da facilitação, embora tenha sido considerada nas discussões de sucessão ecológica (CLEMENTS, 1916; CONNELL; SLATYER, 1977), só começou a ser testada e amplamente discutida há menos de 30 anos (BROOKER et al., 2008; BRUNO et al., 2003; CALLAWAY, 1995; CALLAWAY; WALKER, 1997; HUNTER; AARSSSEN, 1988).

As relações positivas ou *facilitação* são interações entre organismos, que beneficiam ao menos um deles e não prejudicam nenhum dos envolvidos (BRUNO et al., 2003). Um indivíduo “facilitador” pode beneficiar outros organismos diretamente, alterando o ambiente, ou indiretamente, controlando competidores ou predadores. A relação pode envolver diversos mecanismos, dentre os quais podem ser citados a atração de polinizadores, modificação do substrato e dos recursos, proteção contra herbívoros, concentração de propágulos (CALLAWAY, 1995) ou as chamadas “*nurse plants*” (WENT, 1942; REN; NAN-LIU, 2008).

A frequência de interações positivas aumenta com o estresse abiótico e, de acordo com a severidade do ambiente, as relações de facilitação podem se fortalecer (BERTNESS; CALLAWAY, 1994). Desse modo, as interações entre os indivíduos dependem do ambiente

em que se encontram. Em ambientes que permitem a aquisição de recursos rapidamente, as relações de competição aumentam. Quando em condições físicas extremas, a habilidade dos organismos em adquirir recursos básicos é restringida, de modo que qualquer melhoria no ambiente proporcionada pelo vizinho pode favorecer o crescimento do indivíduo (CALLAWAY, 1995).

Nesse contexto, Jones et al. (1994) propuseram o termo *engenheiros do ecossistema*, para aqueles organismos que direta ou indiretamente modulam a viabilidade de recursos para outras espécies (exceto eles mesmos), por meio de mudanças físicas nos meios bióticos ou abióticos, podendo modificar, manter ou criar habitats. Logo, a presença desses engenheiros aumentaria a riqueza das espécies no ambiente (JONES et al., 1997).

Em ecossistemas alterados, como aqueles afetados por espécies invasoras, diferentes filtros bióticos e abióticos atuam na comunidade, alterando sua estrutura e organização ao longo do processo de sucessão. Encontrar quais filtros se relacionam com a resistência do ambiente à restauração auxilia na determinação de quais medidas devem ser tomadas para superar a resistência (HOBBS; NORTON, 2004) e fazer com que o ecossistema saia de um estado alterado para ser considerado restaurado (MAY, 1977; SUDING et al., 2004). Nesse sentido, analisar a comunidade do ponto de vista de grupos funcionais é pertinente, uma vez que espécies diferentes apresentam respostas semelhantes aos filtros ambientais, podendo ser agrupadas de acordo com as características que desempenham nos processos ecológicos (BLONDEL et al., 2003, DÍAZ; CABIDO, 2001).

Após analisar a regeneração natural em área invadida por *Pteridium* (Capítulo 1), notamos que a sucessão ecológica procede de maneira peculiar. A regeneração natural ocorre entre focos abertos em meio à samambaia e as árvores que conseguem ocupar inicialmente essas áreas, aparentemente facilitam o estabelecimento de outras espécies, atuando como *nurse plants* (WENT, 1942). A facilitação pode ocorrer devido ao sombreamento

proporcionado pelas copas das árvores, já que a samambaia é sensível à baixa luminosidade (MARRS; WATT, 2006). Dring (1965) apud Marris e Watt (2006) encontrou uma redução em mais de 55% da produção de esporos de *Pteridium* quando se encontravam sob sombra densa.

Com base nas observações de campo e nos resultados obtidos na etapa inicial da pesquisa (Capítulo 1), desenvolvemos a segunda etapa da pesquisa, com o objetivo de verificar se a densidade e riqueza de espécies arbóreas em regeneração estão relacionadas com atributos funcionais e/ou estruturais das árvores que conseguiram se estabelecer nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum*.

Testamos modelos que melhor explicassem a densidade e a riqueza de regenerantes sob as copas de árvores com diferentes características estruturais e funcionais. Para tanto, levamos em consideração a síndrome de dispersão, o ritmo de crescimento, a deciduidade das árvores e a capacidade de sombreamento da copa. Esperávamos que árvores zoocóricas atraíssem mais propágulos e, conseqüentemente, fariam aumentar a densidade de regenerantes. Árvores com copas mais densas e não-caducifólias, por sua vez, diminuiriam a competição com o *Pteridium*, uma vez que o sombreamento inibe a propagação da samambaia, e o crescimento mais lento manteria o ambiente favorável por mais tempo, contribuindo para o estabelecimento dos regenerantes.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

Realizamos a amostragem nos trechos da Estação Ecológica de Assis invadidos por *Pteridium arachnoideum* (Figura 15).

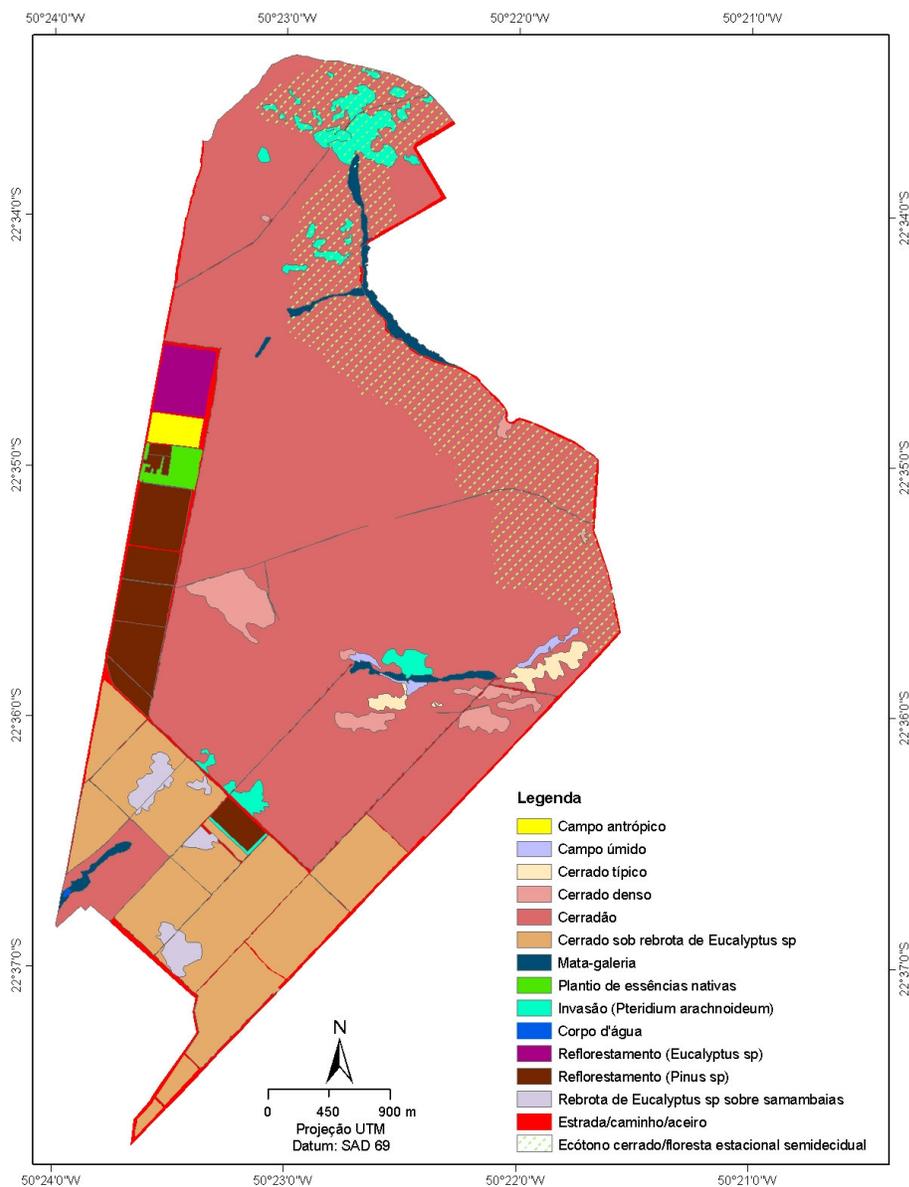


Figura 15 Tipos fitofisionômicos na Estação Ecológica de Assis, SP. Destaque para as áreas em verde água, invadidas por *Pteridium arachnoideum*. (Elaborado por: Eduardo Pinheiro).

2.2.1 AMOSTRAGEM DA REGENERAÇÃO

Amostramos as plantas lenhosas acima de 50 cm de altura em regeneração sob a copa de árvores adultas existentes em meio à samambaia, denominadas *árvores nucleadoras*.

As *árvores nucleadoras* foram sistematicamente selecionadas segundo critérios pré-estabelecidos, de maneira a amostrar o máximo de indivíduos de cada um dos seguintes grupos:

- Síndrome de dispersão - *zoocóricas* e *não-zoocóricas* (com base em VAN DER PIJL, 1982);
- Característica da árvore – caducifólia, semi-caducifólia e não caducifólia (LORENZI, 2002);
- Ritmo de crescimento (segundo classificação de DURIGAN et al., 2004) - *rápido, moderado e lento*.

Buscando amostrar as árvores mais velhas, selecionamos aquelas de maior porte, assumindo o tamanho como indicador da idade. Os indivíduos deveriam estar o mais isolado possível de outras árvores de grande porte, de modo a não haver sobreposição de copa, mascarando a influência de cada árvore.

Realizamos a amostragem na área correspondente à metade da projeção da copa de cada árvore, sempre na face leste, sistematizando o levantamento. Amostramos a regeneração sob a copa de 57 indivíduos, com diâmetro à altura do peito (DAP) acima de 20 cm. Medimos a altura das *árvores nucleadoras* com régua dendrométrica telescópica de 10 m de extensão, estimando-se a altura excedente. Para a copa, obtivemos a média entre o maior e o menor diâmetro, medidos com trena de 50 m de extensão.

2.2.2 ANÁLISE DOS DADOS

Testamos modelos que melhor explicassem a densidade e riqueza de indivíduos regenerantes. Os testes multivariados são mais indicados do que uma série de testes univariados, pois diminuem as taxas de erro tipo um, que envolve encontrar um resultado significativo quando na realidade as médias comparadas vêm da mesma população (MANLY,

2008). Além disso, em análises de relações ecológicas, o acúmulo dos efeitos de diferentes variáveis preditoras pode ser significativo, enquanto que o efeito isolado de cada variável pode não representar uma relação significativa, mascarando interações.

Desse modo, empregamos o procedimento dos Modelos Lineares Generalizados - GLMs (NELDER; WEDDERBURN, 1972), que representam uma extensão matemática dos modelos lineares baseados numa relação entre a média da variável resposta e a combinação linear das variáveis preditoras, chamada de função de ligação. Esse tipo de análise aceita que a variável resposta apresente outras distribuições que não seja a normal, tais como a de poisson, a binomial, a binomial negativa e a gamma. Ao mesmo tempo, é mais flexível quanto às variáveis preditoras e acomoda mais variáveis qualitativas e semi-qualitativas. Devido a essa flexibilidade, GLMs são mais indicados para análise de relações ecológicas, que são pobremente explicadas pela distribuição clássica gaussiana (GUISAN et al. 2002).

Utilizamos GLMs com distribuição de *Poisson* para a variável resposta e a função de ligação logarítmica, utilizando o programa R 2.10.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2009). Testamos o ajuste dos resíduos para todos os modelos gerados. Os modelos foram comparados quanto ao Critério de Informação de Akaike (AIC), de modo que aquele que apresentou o menor valor de AIC foi o selecionado.

Empregamos como variável resposta o número de indivíduos e a riqueza por árvore nucleadora, e enquanto variáveis explicativas empregamos as características estruturais: *área da copa* e a *razão copa/ altura* e os atributos funcionais: *ritmo de crescimento*, *deciduidade* e *síndrome de dispersão*. Incorporamos a variável *área da copa* no modelo, uma vez que cada árvore sob a qual foi amostrada a regeneração, independente do atributo funcional, tem uma área de copa distinta e, assim, pode exercer uma maior ou menor interferência sobre a samambaia e, por conseguinte, sobre a regeneração. Ao mesmo tempo, a relação entre a área da copa e a altura da árvore afeta o quanto de luz atinge o solo, de modo que um valor alto

para esta relação significa ou que a copa é ampla independente da altura da árvore e, portanto, pouca luz atinge o solo diretamente, ou a copa é baixa, dificultando a entrada de luz solar, o que aumenta o sombreamento.

2.3 RESULTADOS

No total, amostramos 1118 indivíduos regenerantes sob as 57 árvores nucleadoras

(Tabela 8), os quais somaram 81 espécies, que estão listadas no Anexo A.

Tabela 8 Espécies arbóreas sob as quais foi amostrada a regeneração natural em áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. (Zoo - Zoocóricas; NZoo – Não Zoocóricas; NC-não-caducifolia; SC- Semicaducifolia; C- caducifolia).

Família	Espécie	Nome popular	Caducifolia	Síndrome de dispersão	Ritmo de Crescimento	Nº indivíduos
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	peito-de-pombo	NC	Zoo	Moderado	4
Asteraceae	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Candeia	C	Nzoo	Rápido	7
Bignoniaceae	<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo	ipê-roxo	C	Nzoo	Moderado	1
	<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bureau	ipê-tabaco	SC	Nzoo	Moderado	1
Combretaceae	<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	Capitão	SC	Nzoo	Moderado	5
Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Capixingui	C	Zoo	Rápido	8
	<i>Pera obovata</i> (Klotzsch) Baill		NC	Zoo	Moderado	1
Fabaceae	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Copaíba	C	Zoo	Lento	2
	<i>Inga uruguensis</i> Hook. & Arn.	Ingá	SC	Zoo	Rápido	1
	<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	jacarandá	C	Nzoo	Rápido	3
	<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	olho-de-cabra	SC	Zoo	Moderado	3
	<i>Platypodium elegans</i> Vogel	amendoim	SC	Nzoo	Moderado	4
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	canelinha	NC	Zoo	Moderado	4
	<i>Ocotea corymbosa</i> (Meisn.) Mez	canela-preta	SC	Zoo	Moderado	3
	<i>Ocotea velloziana</i> (Meisn.) Mez		NC	Zoo	Moderado	1
Lecythidaceae	<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze	jequitibá-rosa	SC	Nzoo	Lento	1
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> (Lam.)	mutambo	SC	Nzoo	Rápido	2
Sapotaceae	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	Leiteiro-preto	SC	Zoo	Moderado	1
Vochysiaceae	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Cinzeiro	NC	Zoo	Lento	5

A densidade de indivíduos sob as árvores nucleadoras foi de 4154,60 ind ha⁻¹, superior às densidades encontradas para os estratos inferior e intermediário apresentadas no capítulo 1, que somadas corresponderam a 3700 ind ha⁻¹. A variância das áreas das copas foi homogênea entre as árvores nucleadoras zoocóricas e não zoocóricas (F (1,55)= 0,2191; p>0,05) e entre as de crescimento rápido, moderado e lento (F (2,54)= 1,2171; p>0,05). O contrário foi

observado entre as espécies caducifólias, semi-caducifólias e não-caducifólias ($F(2,54)=2,775$; $p<0,05$). Em média, as árvores não caducifólias possuem áreas de copa duas vezes maior que as caducifólias (56,52 e 28,33 m², respectivamente, $\chi^2 = 6,6649$; $gl=2$; $p<0,05$), isso porque a deciduidade interfere no tamanho da copa, uma vez que a perda das folhas acarreta na diminuição da mesma. Para a razão copa/altura também houve diferença entre as árvores caducifólias e não caducifólias (5,53 e 8,91, respectivamente, $\chi^2 = 7,9889$; $gl=2$; $p<0,05$).

O modelo gerado através do GLM demonstrou que o número de indivíduos é influenciado pelas características estruturais, ou seja, área da copa e razão copa/altura, assim como pela deciduidade e ritmo de crescimento (Tabela 9). O único atributo que não afetou o número de indivíduos sob as árvores foi a síndrome de dispersão.

Já o modelo gerado para a riqueza indicou que ela sofre influência da área da copa e deciduidade e independe da razão copa/altura e dos outros atributos funcionais, quando esses são considerados isoladamente. Contudo, quando os atributos deciduidade e ritmo de crescimento estão associados, existe variação na riqueza. Do mesmo modo, quando associado às características estruturais, o ritmo de crescimento também influencia a riqueza (Tabela 10).

O número de regenerantes e a riqueza aumentam conforme as características estruturais das árvores nucleadoras. Entretanto, essas variáveis explicam somente cerca de 40% da variação dos dados quando analisados para todas as árvores, independente dos atributos funcionais (Figura 16 e 17). Quando os atributos são analisados individualmente por classe, encontramos um acréscimo nos valores do R^2 para alguns deles.

A razão copa/altura explica 69% da variação do número de indivíduos regenerantes sob árvores de crescimento moderado, e a área da copa explica 62% da riqueza (Figuras 18 e 20). Já sob árvores não caducifólias, tanto área da copa, como razão copa/altura explicam cerca de 50% da variação do número de regenerantes, e a área da copa explica 68% da riqueza

(Figura 19 e 20). Para as outras classes dos atributos deciduidade e ritmo de crescimento, não houve um acréscimo expressivo no valor do R^2 .

Tabela 9 Valores obtidos através do procedimento GLM para o modelo que explica o número de indivíduos por árvore nucleadora nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP.

	gl	Desvio resíduo	P
Modelo nulo	56	680,19	
Área da copa	55	467	<0,01*
Razão Copa/Altura	54	458,69	<0,01*
Deciduidade	52	424,66	<0,01*
Ritmo de crescimento	50	406,55	<0,01*
Área da copa e Razão Copa/Altura	49	405,61	>0,05
Área da copa e Deciduidade	47	398,18	<0,05*
Razão Copa/Altura e Deciduidade	45	392,6	>0,05
Área da copa e Ritmo de crescimento	43	390,49	>0,05
Razão Copa/Altura e Ritmo de crescimento	41	323,97	<0,01*
Deciduidade e Ritmo de crescimento	38	295,86	<0,01*
Área da copa e Razão Copa/Altura e Deciduidade	36	281,3	<0,01*
Área da copa e Razão Copa/Altura e Ritmo de crescimento	34	229,43	<0,01*

Tabela 10 Valores obtidos através do procedimento GLM para o modelo que explica a riqueza de espécies por árvore nucleadora nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis, SP.

	gl	Desvio resíduo	P
Modelo nulo	56	202,562	
Área da copa	55	118,683	<0,01*
Razão Copa/Altura	54	117,292	>0,05
Deciduidade	52	109,961	<0,05*
Ritmo de crescimento	50	107,851	>0,05
Área da copa e Razão Copa/Altura	49	107,849	>0,05
Área da copa e Deciduidade	47	102,193	>0,05
Razão Copa/Altura e Deciduidade	45	101,471	>0,05
Área da copa e Ritmo de crescimento	43	101,134	>0,05
Razão Copa/Altura e Ritmo de crescimento	41	85,706	<0,01*
Deciduidade e Ritmo de crescimento	38	75,943	<0,05*
Área da copa e Razão Copa/Altura e Deciduidade	36	71,615	>0,05
Área da copa e Razão Copa/Altura e Ritmo de crescimento	34	64,647	<0,05*

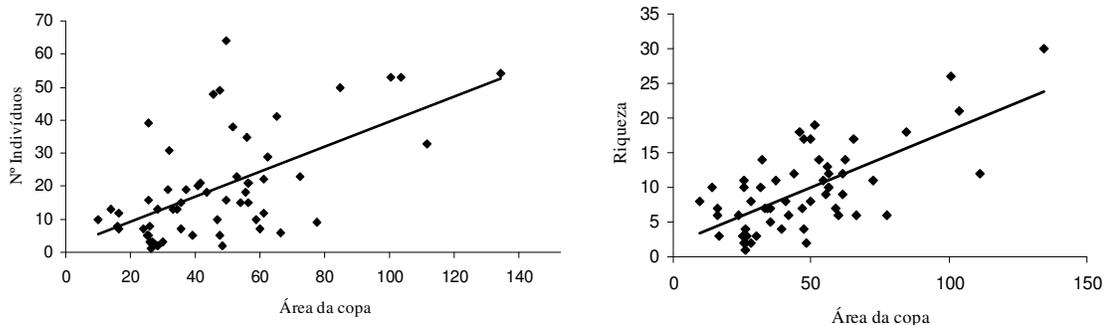


Figura 16 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da área da copa sob a copa das árvores nucleadoras, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,3779x + 1,7741$; $R^2 = 0,346$ (reta à esquerda); $y = 0,1643x + 1,8128$; $R^2 = 0,461$ (reta à direita).

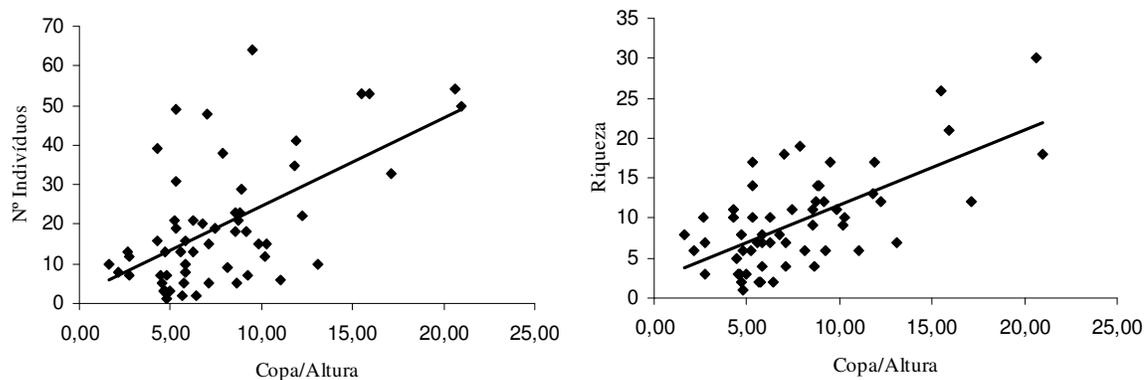


Figura 17 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da razão copa/altura sob a copa das árvores nucleadoras, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 2,3344x + 2,1730$; $R^2 = 0,3408$ (reta à esquerda); $y = 0,9429x + 2,2204$; $R^2 = 0,4275$ (reta à direita).

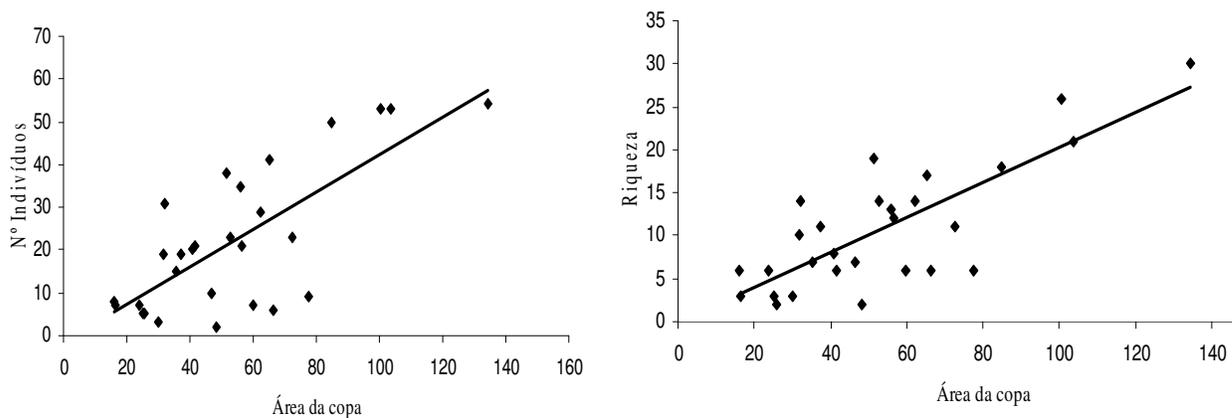


Figura 18 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da área da copa sob a copa das árvores nucleadoras com ritmo de crescimento moderado, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EECA. ($y = 0,4395x - 1,5458$; $R^2 = 0,5482$ (reta à esquerda); $y = 0,2033x - 0,1088$; $R^2 = 0,6234$ (reta à direita).

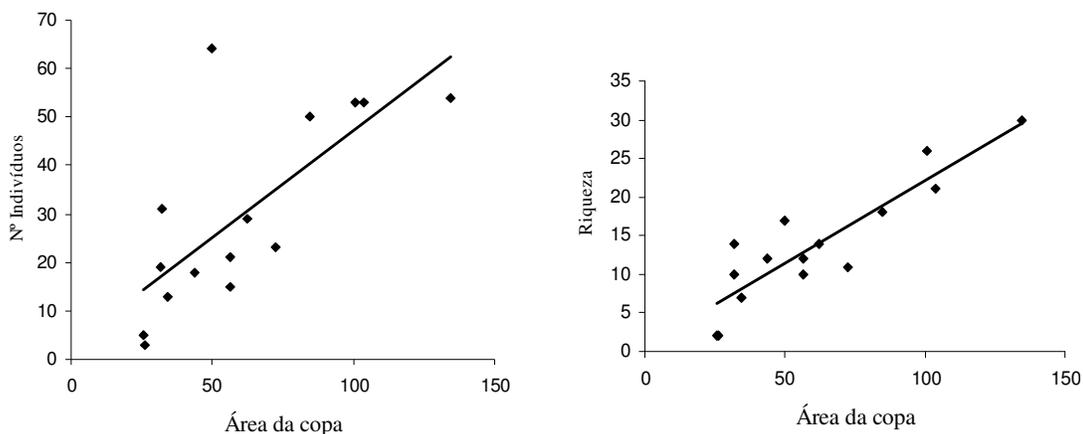


Figura 19 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da área da copa sob a copa das *árvores nucleadoras* não caducifólias, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EEcA. ($y = 0,4422x + 3,1079$; $R^2 = 0,5304$ (reta à esquerda); $y = 0,2149x + 0,6345$; $R^2 = 0,7953$ (reta à direita).

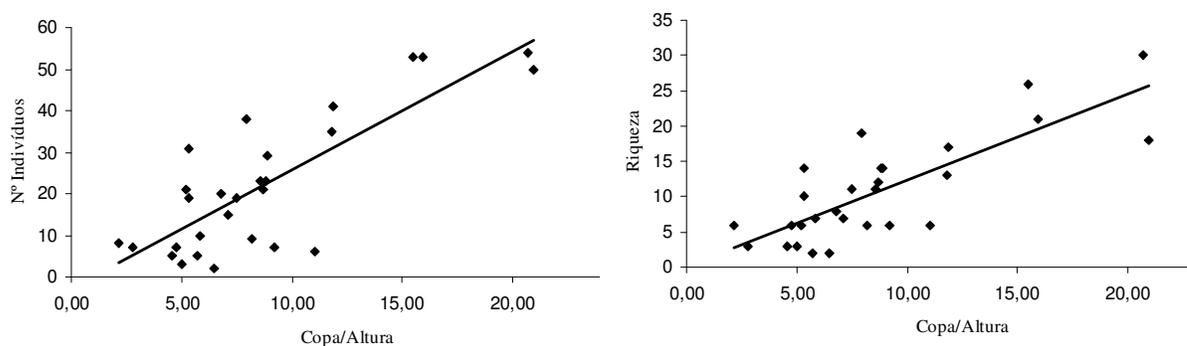


Figura 20 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da razão copa/altura sob a copa das *árvores nucleadoras* com ritmo de crescimento moderado, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EEcA. ($y = 0,2465x + 2,9381$; $R^2 = 0,6952$ (reta à esquerda); $y = 0,5267x + 2,8567$; $R^2 = 0,5442$ (reta à direita).

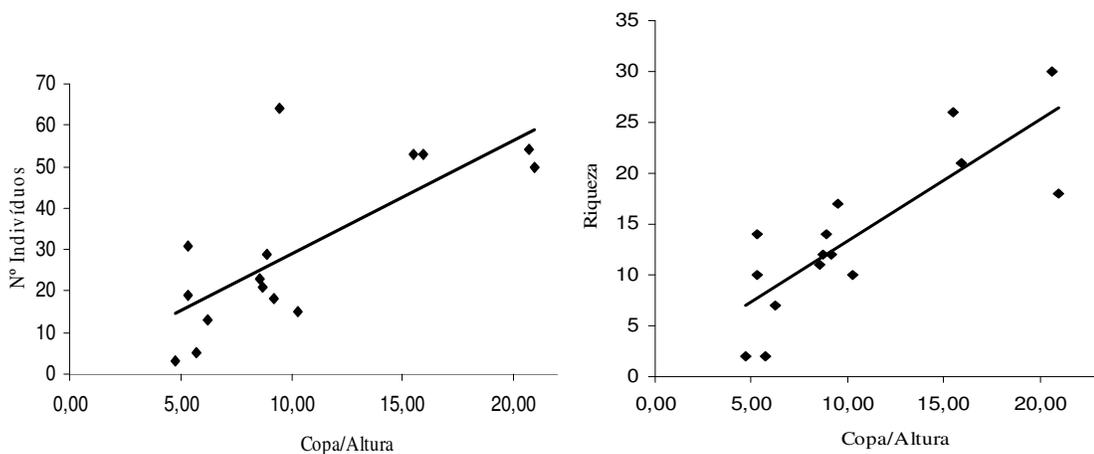


Figura 21 Gráfico de dispersão da densidade e riqueza de regenerantes em função da razão copa/altura sob as copas das *árvores nucleadoras* não caducifólias, nas áreas invadidas por *P. arachnoideum* na EEcA. ($y = 2,7213x + 1,875$; $R^2 = 0,5522$ (reta à esquerda); $y = 1,2998x + 1,292$; $R^2 = 0,6829$ (reta à direita).

2.4 DISCUSSÃO

Os resultados encontrados apontam algumas características estruturais e atributos funcionais das *árvores nucleadoras* que podem conduzir o aumento significativo da riqueza e da densidade da regeneração natural nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum*. As variáveis testadas não explicam completamente a densidade e riqueza da regeneração, mas mostraram-se relevantes para a compreensão do processo de construção dessas comunidades.

Com relação à probabilidade da chegada de propágulos, esta parece ser igual para todas as *árvores nucleadoras*, independentemente da sua síndrome de dispersão. Além disso, as espécies mais abundantes na regeneração são zoocóricas, independentemente da árvore sob a qual se encontram. As espécies *Siparuna guianensis* e *Nectandra cuspidata* ambas zoocóricas que ocorrem no cerradão, mas são comumente encontradas também em fragmentos de floresta estacional semidecidual, somaram 24 % da abundância da regeneração. Provavelmente, a proximidade com os vizinhos zoocóricos facilita indiretamente a chegada dos propágulos sob todas as árvores, já que a regeneração se dá de forma agregada, conforme relatado no Capítulo 1. Tudo indica que as aves utilizam igualmente todas as árvores em seu deslocamento na paisagem ou como poleiros, quer ofereçam alimento ou não. O mesmo resultado foi observado por Costa (2008) ao analisar a regeneração em plantios com espécies que apresentavam diferentes síndromes de dispersão e por Souza (2007) ao analisar a relação entre a regeneração e as árvores do dossel de uma floresta estacional semidecidual.

A diferença encontrada no número e riqueza de regenerantes sob as copas das árvores adultas decorre, possivelmente, de facilitação nas etapas de germinação e estabelecimento de plântulas. Árvores que projetam copa mais ampla e que não perdem as folhas nos períodos mais secos têm menor disponibilidade de luz sob suas copas influenciando negativamente o desenvolvimento das samambaias e, assim, facilitando a regeneração das espécies nativas. Este resultado corrobora a observação de Marrs e Watt (2006), de que a disponibilidade de luz

afeta profundamente a densidade do *Pteridium*, permitindo ou não sua presença, aumentando ou diminuindo seu vigor.

Conforme constatado no capítulo 1, a barreira física imposta pelo *Pteridium* atua como um filtro biótico, impedindo que a regeneração ocorra e, assim, diminuindo a densidade de indivíduos arbóreos na comunidade. Logo, as copas das poucas árvores que conseguiram se estabelecer, ao inibirem o desenvolvimento da samambaia, fornecem condições para que outras espécies se estabeleçam. A eliminação natural da samambaia, por meio do sombreamento proporcionado pelas copas das árvores, parece ser crítica para a germinação e estabelecimento das espécies regenerantes, que dificilmente conseguem ocupar os espaços em meio à samambaia, haja vista a densidade encontrada sob essas árvores comparada à dos estratos inferior e intermediário amostrados nas parcelas do capítulo 1, que foram alocadas de forma independente da copa das árvores, e por vezes estavam em meio à samambaia.

A relação da área da copa e do quanto a copa se projeta no solo com o número e riqueza de regenerantes, para árvores de crescimento moderado e não caducifólias foi particularmente significativa. Árvores com copas densas e perenifólias como *Tapirira guianensis* e *Vochysia tucanorum*, ou semi-caducifólias, que não perdem totalmente suas folhas nos períodos de seca, como *Terminalia glabrescens*, mostraram-se importantes na facilitação da regeneração, já que sob suas copas se encontra cerca de 40 % da densidade de regenerantes. Outro fator importante para o estabelecimento das plântulas em regeneração, não analisado no presente estudo, é a matéria orgânica depositada sob as árvores, provinda do acúmulo de serapilheira, que melhora a estrutura do solo, pois aumenta a capacidade de troca catiônica e a retenção de água (HUNTER; AARSSSEN, 1988).

A dinâmica de reocupação das áreas de cerradão invadidas por *Pteridium* segue o caminho oposto das comunidades em florestas maduras, nas quais a deciduidade das árvores do dossel é um fator benéfico, pois cria mudanças microambientais no subosque

(GANDOLFI et al., 2007; SOUZA, 2007) relacionadas com a menor competição por água e luz entre as árvores adultas e os regenerantes. Estudos em ecologia da restauração também ressaltam a importância da caducifolia na dinâmica da sucessão, uma vez que a perda das folhas diminui a interceptação e o consumo de água pela planta adulta e aumenta a entrada de luz, facilitando a germinação e estabelecimento de plântulas (COSTA, 2008; GANDOLFI et al., 2007, SOUZA, 2007).

Uma vez que as relações de facilitação entre espécies tendem a aumentar conforme a severidade das condições ambientais (BERTNESS; CALLAWAY, 1995, BROOKER et al., 2008; TEWKSBURY ; LLOYD, 2001) e que espécies invasoras tornam os lugares mais inóspitos, podemos inferir que em áreas ocupadas por *Pteridium*, as árvores que conseguem ultrapassar a samambaia atuam como *engenheiras autogênicas do ecossistema*, pois modificam estruturalmente o ambiente. Por meio de suas densas copas, essas árvores criam condições para que outras espécies possam sobreviver nas áreas invadidas, como foi observado por Tewksbury e Lloyd (2001) ao estudarem a facilitação por uma árvore perene em um deserto do México. Desse modo, elas direcionam a sucessão de um estado de degradação para uma restauração natural do ambiente, ainda que lentamente (BYERS, et al., 2006; HOBBS; NORTON, 2004).

As espécies que estão se regenerando sob as copas das *árvores nucleadoras* são diferentes das espécies dessas árvores. Ao longo da sucessão, essas plantas que modificaram o ambiente tornando-o habitável para outras espécies, podem desaparecer, uma vez que os novos indivíduos que ocupam as áreas modificadas acabam sendo melhores competidores nas novas condições (HUNTEN; AARSEN, 1988).

A facilitação da regeneração pelas *árvores nucleadoras* que atuam nas áreas invadidas pode envolver diferentes mecanismos, como a facilitação indireta, sombreando o *Pteridium*, que compete por espaço e luz com os regenerantes (BROOKER et al., 2008; CALLAWAY;

ASCHEHOUG, 2000; CONNEL & SLATYER, 1977) e/ou a alteração de outros atributos do ecossistema, como a disponibilidade de nutrientes no solo e as condições hídricas, tornando-as mais favoráveis ao estabelecimento das espécies sob a área de influência de suas copas, neste caso atuando como engenheiras do ecossistema (JONES et al., 1994, 1997). Estudos futuros que testem a relação da regeneração com as características das árvores nucleadoras e variáveis abióticas (luz, solo, água) devem ser conduzidos para testar efetivamente essas novas hipóteses. Da mesma forma são desejáveis estudos que analisem a regeneração sob as *árvores nucleadoras* em nível de espécie, testando se essas árvores atuam como filtros da biodiversidade de maneira espécie-específica, como proposto por Gandolfi et al. (2007). Os resultados desses estudos contribuirão ainda mais para a compreensão das regras de montagem das comunidades em áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum*, subsidiando as ações de restauração dessas áreas.

2.5 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

BETERNESS, M., CALLAWAY, R.M. Positive interaction in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. v.9, p. 191-193, 1994.

BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, v.100, n.2, p. 223- 231, 2003.

BROOKER, R.W., et al. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology*, v. 96, p. 18-34, 2008.

BRUNO, J.F., STACHOWICZ, J.J., BETERNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*. v. 18, p. 119-125, 2003.

BYERS, J.E.; CUDDINGTON, K.; JONES, C.G.; TALLEY, T.S.; HASTING, A.; LAMBRINOS, J.G.; CROOKS, A.; WILSON, W.G. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution*, v.21, n.9, p. 493 -500, 2006.

CALLAWAY, R.M. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, v.61, p. 306-349, 1995.

CALLAWAY, R.M.; WALKER, L.R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interaction in plant communities. *Ecology*, v. 78, p.1958- 1965, 1997.

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

CLEMENTS, F.E. Plant succession. Washington, Carnegie Institute Publication, Carnegie Institute.242p, 1916.

CONNEL, J.H.; SLATYER.L.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization *The American Naturalist*, v. 111, n. 982, p. 1119-1144, 1977.

COSTA, J. N.M.N. Efeito de diferentes modelos de plantios de restauração e dos grupos funcionais das espécies plantadas na estrutura da comunidade e suas contribuições na riqueza e diversidade da paisagem agrícola. 2008. Dissertação de mestrado. Escola de Engenharia de São Carlos. Universidade de São Paulo, São Carlos, 2008.

DÍAZ, S; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, Cambridge, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DRING, M.J. The influence of shaded conditions on the fertility of bracken. *British Fern Gazette*, 9, 222–227, 1965.

DURIGAN, G., SIQUEIRA, M.F., FRANCO, G.A.D.C., CONTIERI, W.A. A flora arbustivo-arbórea do Médio-Paranapanema: bases para a restauração dos ecossistemas naturais. In: VILAS BOAS, O; DURIGAN, G. (Org.). *Pesquisas em conservação e recuperação ambiental no Oeste Paulista: resultados da cooperação Brasil/Japão*. São Paulo: Páginas & Letras, p. 199-239, 2004.

GANDOLFI, S; JOLY, C.A.; RODRIGUES, R.R. (2007). Permeability-Impermeability: canopy trees as biodiversity filters. *Science Agrícola*, Piracicaba, v.64, n.4, p. 433-438, Jul.

GUISAN, A.; EDWARDS, T.C.; HASTIE, T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, v.157, p.89-100, 2002.

HOBBS, R.J.; NORTON, D.A. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: TEMPERTON, V.M. et al.(Ed.). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. New York: Island Press. Cap.5, p.72-95, 2004.

HUNTER, A.F; AARSSSEN, W. Plants Helping Plants. *BioScience*, v. 38, n. 1, p. 34-40, 1988.

JONES, C.G., LAWTON, J.H., SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers *Oikos*, v. 69, p.373-386,1994.

JONES, C.G., LAWTON, J.H., SHACHAK, M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, v. 78, n. 7, p. 1946–1957, 1977.

LORENZI, H. Árvores Brasileiras – Manual de Identificação e cultivos de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa, Instituto Plantarum, v. 1 e 2, 2ºed., 2002.

MANLY, B.F.J. Testes de significância com dados multivariados. In: *Métodos Estatísticos Multivariados: Uma introdução*. Porto Alegre, Bookman, 3º ed, cap.4. 2008.

MARRS R.H.; WATT, A.S Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Jour. Ecol.*, v. 94, p. 1272-1321, 2006.

MAY, R.M. Threshold and breackpoints in ecosystem with a multiplicity of stable states. *Nature*, v.269, 1977.

NELDER, J.A.; WEDDERBURN, R.W.M. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society*, v. 135, n. 3, p. 370-384, 1972.

PIJL, L. VAN DER Principles of dispersal in higher plants. Berlin Springer, 214 p, 1982.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing.R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2009.

REN, H.; NAN-LIU, L.Y. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science*. v.18, p.137–142, 2008.

SOUZA, F.M. Associação entre as espécies arbóreas do dossel e do subosque em uma floresta estacional semidecidual. 2007. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 2007.

SUDING, K.N.; GROSS, K.L.; HOUSEMAN, G.R. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, Cambridge, v. 19, n. 1, p.46-53, 2004.

TEWKSBURY, J.J.; LLOYD, J.D. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, v. 127, p.425-434, 2001.

WENT, F.W. The dependence of certain annual plants on shrubs in southern California deserts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, v.69, p.110-114, 1942.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Após mais de quatro décadas do início da invasão, a presença do *Pteridium arachnoideum* ainda afeta a dinâmica nas áreas em que se encontra, criando um ecossistema distinto daqueles não invadidos. A samambaia altera a vegetação, tanto na composição florística quanto na estrutura da comunidade. A baixa densidade e área basal das espécies nativas refletem nas poucas sobreposições de copas, visto que são esparsas em meio à samambaia, o que diminui a competição entre os indivíduos jovens e adultos, que por sua vez, conseguem investir em aumento de tamanho, em altura e sustentação.

As espécies que conseguiram ocupar a área no início da invasão diferem daquelas encontradas na área não invadida. São espécies tolerantes à sombra e com crescimento rápido, características que as possibilitaram ultrapassar a samambaia e se estabelecer na área. Contudo, está havendo uma substituição das espécies, visto que aquelas do estrato inferior, que refletem a regeneração atual, são mais semelhantes às da área não invadida.

Os indivíduos que atualmente ocupam o estrato superior da comunidade estão facilitando o estabelecimento da regeneração. As árvores que possuem copas capazes de aumentar o sombreamento na área apresentam regeneração mais abundante e mais rica em espécies sob suas copas. Essas árvores podem estar atuando como facilitadoras indiretas, caso a influência da copa seja somente no sombreamento da samambaia, ou como engenheiras autogênicas do ecossistema, se houver uma alteração no ambiente para outras variáveis, como disponibilidade de nutrientes e água no solo.

Aparentemente, a resiliência característica do cerrado que evolutivamente suporta grandes distúrbios, como o fogo e o pastoreio, tem feito com que o ecossistema consiga se recuperar, mesmo que lentamente. Futuramente, as áreas invadidas na EECa poderão se assemelhar às áreas de cerradão, como ocorreu em outros trechos da área protegida que foram

invadidos no passado por *Pteridium*. Acreditamos que o mesmo processo de reversão da invasão pode vir a ocorrer em outras regiões com características ambientais semelhantes.

Ações de manejo que almejam a restauração dessas áreas devem focar seus esforços na aceleração dos processos de regeneração natural da vegetação nativa, quer seja pela eliminação do *Pteridium*, quer seja pela introdução de espécies que possuam as características das árvores que se mostraram facilitadoras da regeneração.

ANEXO A - Lista das espécies regenerantes e suas respectivas abundâncias para cada árvore nucleadora, amostradas nas áreas invadidas por *Pteridium arachnoideum* na Estação Ecológica de Assis. **1-** *Cariniana legalis*; **2-** *Copaifera langsdorffii*; **3-** *Croton floribundus*; **4-** *Gochnatia polymorpha*; **5-** *Guazuma ulmifolia*; **6-** *Inga uruguensis*; **7-** *Machaerium aculeatum*; **8-** *Nectandra megapotamica*; **9-** *Ocotea corymbosa*; **10-** *Ocotea veloziana*; **11-** *Ormosia arborea*; **12-** *Pera obovata*; **13-** *Platypodium elegans*; **14-** *Pouteria ramiflora*; **15-** *Tabebuia heptaphylla*; **16-** *Tapirira guianensis*; **17-** *Terminalia glabrescens*; **18-** *Vochysia tucanorum*; **19-** *Zeyheria tuberculosa*. *Continua.*

Espécies dos regenerantes	Árvores nucleadoras																			Nº Ind.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Aegiphila sellowiana</i>			1	1													1			3
<i>Alchornea triplinervia</i>			1					2			1					1	1	1		7
<i>Alibertia sessilis</i>	5				3												1			9
<i>Allophylus edulis</i>			3	4	5		1			1			1		1	1	1			18
<i>Annona cacans</i>																1				1
<i>Balfourodendron riedelianum</i>				3																3
<i>Byrsonima laxiflora</i>		1	1				1	1						1		3		1		9
<i>Cabralea canjerana</i>									1											1
<i>Campomanesia guazumifolia</i>	1																			1
<i>Campomanesia xantocarpa</i>	1				1															2
<i>Casearia gossypiosperma</i>			1																	1
<i>Casearia sylvestris</i>				2				1		1						1				5
<i>Cedrela fissilis</i>			2		3															5
<i>Cestrum sendthnerianum</i>				13									10							23
<i>Copaifera langsdorffii</i>			4	2				1			1					3	3	2		16
<i>Cordia ecalyculata</i>					3								1							4
<i>Croton floribundus</i>			6	7		1	5	9	3		7		1			15	4	6	1	65
<i>Cupania tenuivalves</i>					1								1			3				5
<i>Dalbergia frutescens</i>						1														1
<i>Endlicheria paniculata</i>			16		6						1					4				27
<i>Erythroxylum deciduum</i>													1		1	2		1		5
<i>Esenbeckia febrífuga</i>						1									2					3
<i>Eugenia florida</i>				2		1			1							3	1			8
<i>Eugenia hiemalis</i>					1															1
<i>Gochnatia polymorpha</i>	3				1	1										2	6	3		16
<i>Guapira hirsuta</i>																1				1

Espécies dos regenerantes	Árvores nucleadoras																			Nº Ind.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Inga uruguensis</i>			1													1				2
<i>Jacaranda cf. micrantha</i>																		1		1
<i>Lacistema hasslerianum</i>	1		2	2	5		1			4		1	4			3	2			25
<i>Lafoensia pacari</i>								2					1			1	1			5
<i>Luehea grandiflora</i>																1				1
<i>Machaerium acutifolium</i>				1							4							3		8
<i>Machaerium brasiliense</i>			5	7										2		3	1			18
<i>Maprounea guianensis</i>																		1		1
<i>Matayba elaeagnoides</i>	1							2				1				5		1		10
<i>Maytenus evonymoides</i>								1	1		1							1	1	5
<i>Maytenus robusta</i>								4								2	1			7
<i>Miconia albicans</i>				2				2	5							4		5		18
<i>Miconia ligustroides</i>		1														1				2
<i>Miconia SP</i>				4									3			4				11
<i>Myrcia fallax</i>			2				2	1			4			1	1	12	7		1	31
<i>Myrcia guianensis</i>	2		1	6	2		2	5			2		2			6		3		31
<i>Myrcia multiflora</i>				1	1		2	3			2		1			3	1	1		15
<i>Myrcia venulosa</i>							1		1							1	1			4
<i>Myrciaria floribunda</i>					2						1							1		4
<i>Nectandra cuspidata</i>	2	6	17	8	4		8	16		7	11		1		2	20	12	22		136
<i>Nectandra megapotamica</i>	1			1			1	1			2					2				8
<i>Nectandra oppositifolia</i>																1				1
<i>Ocotea corymbosa</i>				4	9			2		1	1		1			6	1	7		32
<i>Ocotea vellozziana</i>			1		2													1		4
<i>Pera obovata</i>		2	1	2				4			1		1			2	2	1		16
<i>Persea willdenovii</i>		4	1				1	2			1					3	2	2		16
<i>Piper arboreum</i>	7			1																8
<i>Piptadenia gonoacantha</i>			2		1						1									4
<i>Platypodium elegans</i>	2			2			2	1					1					1		9
<i>Pouteria ramiflora</i>							1	3								1	2			7
<i>Protium heptaphyllum</i>			2					4			5					7	2			20
<i>Prunus myrtifolia</i>		1																1		2

Espécies dos regenerantes	Árvores nucleadoras																			Nº Ind.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Pseudolmedia laevigata</i>								1												1
<i>Rapanea ferruginea</i>	2	1	4	5			4	1		3			1		1	10	2	3		37
<i>Rapanea umbellata</i>		1		2	7			2	1	2	3					8	1	2		29
<i>Roupala montana</i>																1				1
<i>Sebastiania klotzschiana</i>	5		3			3											4			15
<i>Senna macranthera</i>			1																	1
<i>Siparuna guianensis</i>	8	2	10	3		2	3	20	9		9			1		23	25	15	5	135
<i>Sloanea monosperma</i>				1																1
<i>Sthryphnodendron obovatum</i>				1										1		3	1	1		7
<i>Strychnos brasiliensis</i>								1								1				2
<i>Styrax camporum</i>											4					2	1	5		12
<i>Syagrus romanzoffiana</i>			1					1	1									1		4
<i>Symplocos mosenii</i>											2					3				5
<i>Tabebuia cf. impetiginosa</i>																	2			2
<i>Tabernaemontana hystrix</i>	1		2		2					1										6
<i>Tapiria guianensis</i>		3	1	5			2	3	7	1	8			1		2	4	10		47
<i>Terminalia glabrescens</i>	1			1				1								2		3		8
<i>Trichilia pallida</i>	2	5	1	1	5				1				2					5		22
<i>Vochysia tucanorum</i>		3		1				1								8	1	3		17
<i>Xylopia aromática</i>	3	1	4	2			4	2	2		3					11	12	7		51
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>				1												1	2	1		5
Total geral	48	31	97	98	65	10	42	100	33	23	69	5	34	7	8	210	118	113	7	1118

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)