

MARIA CAROLINA NUNES ALVES DA SILVA

PROCESSOS ECOLÓGICOS E INVASÃO BIOLÓGICA POR *Acacia mangium* Willd. NOS ECOSSISTEMAS DE MUSSUNUNGAS

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

S586p
2016

Silva, Maria Carolina Nunes Alves da, 1984-

Processos ecológicos e invasão biológica por *Acacia mangium* Willd nos ecossistemas de Mussunungas / Maria Carolina Nunes Alves da Silva. – Viçosa, MG, 2016.
ix, 83f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexo.

Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Acacia mangium*. 2. Biodiversidade - Avaliação de riscos ambientais. 3. Ecossistema. 4. Competição (Biologia). I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-graduação em Botânica. II. Título.

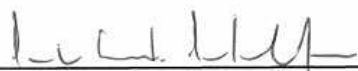
CDD 22 ed. 583.74809

MARIA CAROLINA NUNES ALVES DA SILVA

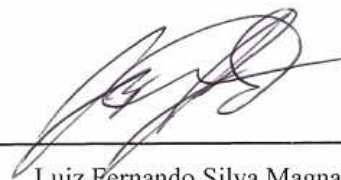
PROCESSOS ECOLÓGICOS E INVASÃO BIOLÓGICA POR *Acacia mangium* Willd. NOS ECOSISTEMAS DE MUSSUNUNGAS

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

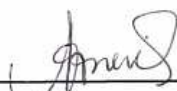
APROVADA: 25 de maio de 2016.



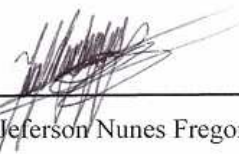
Carlos Ernesto G. R. Schaefer



Luiz Fernando Silva Magnago



Andreza Viana Neri



Jeferson Nunes Fregonezi



João Augusto Alves Meira Neto
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus. Ele que nas horas de fraqueza me deu forças para continuar a caminhada e seguir em frente.

Aos meus pais, Lúcio e Eliane, que sempre me apoiaram em tudo na minha vida, e desta vez não poderia ser diferente, sem essa fortaleza de amor e garra que vêm de vocês, não teria chegado até aqui. À minha irmã, Clara, também agradeço.

À toda minha família, em especial aos meus tios Lila e Raminho e aos meus primos agradeço o carinho.

À Universidade Federal de Viçosa, sobretudo ao Departamento de Biologia Vegetal, pela oportunidade de aprendizado e crescimento junto ao Programa de Pós-Graduação em Botânica. Ao querido secretário da Pós, Ângelo, pela dedicação, carinho e solicitude para com os alunos da Botânica, um anjo em nossas vidas.

Ao João Meira e à Cristina Máguas pela oportunidade, bem como a todos que nos ajudaram na Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa – Portugal, durante o estágio sanduíche.

À CAPES pela bolsa concedida durante o curso.

Aos membros da banca pela disponibilidade e sugestões.

Aos amigos e colegas, companheiros de campo, do LEEP e da Pós como um todo, obrigada pela ajuda e pelos momentos agradáveis que passamos juntos, especialmente à Dani Parma, Ronaldo, Alex, Nayara e Gustavo que me ajudaram bastante no laboratório. Ao querido Marcelo pela confecção dos mapas. À professora Aristéa Azevedo pela solicitude.

Aos amigos Ronaldo, Prímula, Júnia, Nayara, Romero, Genilson muito obrigada por tudo, não tenho como expressar o quão gratificante foi ter tido a oportunidade de incluí-los em minha vida de forma tão natural e tão certa, vocês certamente estarão comigo eternamente, meus amores.

Ao Fabio e ao Magnago, por nossa amizade e por hoje termos acumulado tantas histórias para contar.

Às irmãs de coração Gabriella, Mirella e Priscila, uma fortaleza de amor.

Aos técnicos do Laboratório de Solos pela atenção nas análises.

Aos funcionários do Herbário VIC e Horto Botânico, Fernanda e Celso, pela solicitude e gentileza sempre. Ao funcionário da UCP, Rogério, pelo auxílio com material de laboratório.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Botânica que contribuem todos os dias para o nosso crescimento intelectual e profissional.

BIOGRAFIA

MARIA CAROLINA NUNES ALVES DA SILVA, filha de José Lúcio Alves da Silva e Maria Eliane Nunes Alves da Silva, nascida aos 24 de maio de 1984, em Recife, Pernambuco.

Em dezembro de 2001, concluiu o ensino médio no Colégio Objetivo.

Em setembro de 2003, iniciou a graduação em Bacharelado em Ciências Biológicas, na Universidade Federal Rural de Pernambuco, onde concluiu o curso em dezembro de 2007.

Em março de 2009, ingressou no curso de Mestrado do Programa de Pós-Graduação em Botânica, na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.

Em março de 2011, ingressou no curso de doutorado do Programa de Pós-Graduação em Botânica, na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
I. INTRODUÇÃO GERAL	1
II. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	3
CAPÍTULO I	
EFEITOS DA INVASÃO BIOLÓGICA POR <i>Acacia mangium</i> Willd., SOBRE A ESTRUTURA E DIVERSIDADE DA VEGETAÇÃO DE MUSSUNUNGA	5
1. INTRODUÇÃO	5
2. MATERIAL E MÉTODOS	6
2.1. Áreas de estudo	6
2.2. Desenho amostral	9
2.3. Curvas de rarefação	12
2.4. Riqueza e diversidade de espécies	13
2.5. Partição aditiva da diversidade	13
2.6. Regime de luz	14
2.7. Análises estatísticas	14
3. RESULTADOS	15
3.1. Riqueza e diversidade de espécies	15
3.2. Estrutura da vegetação x fatores abióticos	19
4. DISCUSSÃO	21
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	24
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26
CAPÍTULO II	
INFLUÊNCIA DA INVASÃO POR <i>Acacia mangium</i> Willd. SOBRE AS REGRAS DE MONTAGEM DE MUSSUNUNGAS	35
1. INTRODUÇÃO	35
2. MATERIAL E MÉTODOS	37
2.1. Áreas de estudo	37
2.2. Desenho amostral	38
2.3. Estrutura e diversidade filogenética	40
2.4. Análises estatísticas	41

3. RESULTADOS	41
4. DISCUSSÃO	44
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
CAPÍTULO III	
RELAÇÃO SOLO-VEGETAÇÃO-LUZ EM FISIONOMIAS DE MUSSUNUNGA	55
1. INTRODUÇÃO	55
2. MATERIAL E MÉTODOS	56
2.1. Áreas de estudo	56
2.2. Desenho amostral	57
2.3. Curvas de rarefação	58
2.4. Regime de luz	58
2.5. Coleta e análise do solo	59
2.6. Análises de ordenação	59
2.7. Análises estatísticas	60
3. RESULTADOS	61
4. DISCUSSÃO	68
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	70
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	71
ANEXO	74

RESUMO

SILVA, Maria Carolina Nunes Alves, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2016. **Processos ecológicos e invasão biológica por *Acacia mangium* Willd. nos ecossistemas de Mussunungas.** Orientador: João Augusto Alves Meira Neto.

Invasões biológicas são consideradas uma das maiores ameaças à biodiversidade dos ecossistemas, atuando em mudanças nas regras de montagem das comunidades vegetais. Acácias australianas são frequentemente associadas à diminuição da riqueza de espécies nativas, pela inibição do estabelecimento de suas plântulas através da competição ainda na fase de estabelecimento, levando não só a uma redução do número de espécies, como também de suas abundâncias. As hipóteses levantadas neste trabalho foram as seguintes: a invasão biológica por *Acacia mangium* ocasiona perda de diversidade taxonômica de espécies nativas e diminuição da radiação solar no substrato herbáceo-arbustivo nas áreas invadidas com vegetação de Mussununga (cap i); a presença da *Acacia mangium* causa alterações sobre as regras de montagem das comunidades de Mussunungas (cap ii); e a riqueza e diversidade de espécies aumentará a medida que as condições ambientais restritivas (estresse hídrico, nutricional e de luz), ao longo do gradiente fisionômico, tornem-se mais amenas, aumentando o conjunto de estratégias que possibilitam o estabelecimento e permanência das espécies na vegetação de Mussununga (cap iii). O estudo foi conduzido em áreas com vegetação de Mussununga, nos municípios de Alcobaça, Caravelas e Linhares, constituindo um tipo de vegetação savânica sobre solos arenosos, pobres em nutrientes, associados à Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, restritas ao sul da Bahia e norte do Espírito Santo. Foram selecionadas seis áreas com fisionomia gramíneo-lenhosa, sendo três invadidas (BA) e três não-invadidas (ES) por *Acacia mangium*. Na Bahia, foram alocadas 10 parcelas circulares com três metros de raio, em cada Mussununga, sendo cinco com *Acacia* no centro e cinco com *Marcetia taxifolia* (espécie controle), constituindo 30 parcelas. No Espírito Santo, a amostragem foi idêntica, porém, em substituição à leguminosa invasora, a *Andira* cf. *ormosioides* foi selecionada (controle da *Acacia* no ES), por apresentar características estruturais semelhantes à *Acacia*, além de ser uma leguminosa pertencente a um gênero fixador de nitrogênio atmosférico (N₂). Nossos resultados revelaram que: (i) a *Acacia mangium* elevou os níveis das diversidades taxonômica e filogenética da vegetação de Mussununga quando comparados às áreas não invadidas; (ii) a estrutura filogenética revelou agrupamento das áreas invadidas, indicando que as

comunidades são estruturadas por filtros ambientais, apresentando maior quantidade de nichos vagos; (iii) a sobredispersão nas áreas não-invasidas, apontou uma maior quantidade de nichos preenchidos nas comunidades, com a facilitação atuando na estruturação das comunidades; (iv) o regime de luz revelou que a *Acacia mangium* aumenta o nível de sombreamento, prejudicando às espécies nativas adaptadas à forte radiação de luz solar. Dessa maneira, concluímos que: (i) a invasão por *Acacia mangium* aumentou a diversidade de comunidades nativas, provavelmente pelo tempo de residência da espécie na Mussununga; (ii) as leguminosas invasora e nativa são facilitadoras das espécies nativas de Mussununga pelo aumento das diversidades taxonômica e filogenética, bem como pelo sombreamento das espécies nativas, adaptadas à alta incidência de luz solar, ocasionados pela copa densa da *Acacia mangium*. Relacionado às fisionomias, foram alocadas cinco parcelas circulares em cada uma das áreas, constituindo 25 parcelas. Foi realizado contagem de indivíduos das espécies, bem como coleta de solo nas parcelas. Os resultados apontaram para formação de três grupos distintos, separados por aspectos abióticos edáficos e de luz: (i) Arborizada Típica e Florestada; (ii) Arborizada Aberta e Gramíneo lenhosa de Bonnetia; (iii) Ilhas. Apesar da diversidade taxonômica não ter revelado diferenças significativas entre as fisionomias, pudemos observar que: (i) a riqueza de espécies está concentrada nas áreas que apresentam maior complexidade estrutural e que sofrem menor estresse abiótico por luz, nutrientes e escassez ou excesso de água; (ii) a proporção de areia grossa em comparação com areia fina do solo, constitui um fator determinante da distribuição das espécies nas fisionomias; e (iii) os fatores abióticos de luz e água, são filtros ambientais severos que limitam o estabelecimento das espécies que não são adaptadas às condições adversas da Mussununga.

ABSTRACT

SILVA, Maria Carolina Nunes Alves, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, May, 2016. **Ecological processes and biological invasion by *Acacia mangium* Willd. in the Mussununga ecosystem.** Adviser: João Augusto Alves Meira Neto.

Biological invasions are considered one of the greatest threats to biodiversity in ecosystems, acting on changes in the assembly rules of plant communities. Australian Acacias are often associated with low richness of native species, by inhibiting their establishment of plantlets through competition still in the establishment phase, leading not only to a reduction in the number of species as well as their abundance. The hypotheses raised in this work were as follows: the biological invasion by *Acacia mangium* causes taxonomic diversity loss of native species and decreased solar radiation in the herbaceous and shrub substrate in areas invaded with Mussununga vegetation (i); the presence of *Acacia mangium* causes changes on the assembly rules of the communities of Mussunungas (ii); and (iii) the richness and diversity of species will increase as the restrictive environmental conditions (water stress, nutritional and light) along the physiognomic gradient, become warmer, increasing the set of strategies that enable the establishment and permanence of species in Mussununga vegetation. The study was conducted in areas with Mussununga vegetation in the municipalities of Alcobaca, Caravelas and Linhares, being a type of savanna vegetation on sandy soils poor in nutrients, associated with dense rain forest of Lowlands, restricted to the south of Bahia and north the Holy Spirit. Six areas were selected with grassy-woody face, three invaded (BA) and three non-invaded (ES) by *Acacia mangium*. In Bahia, they were allocated 10 circular plots with three meters radius in each Mussununga, five with *Acacia* in the center and five *Marcetia taxifolia* (control species), constituting 30 plots. In the Espírito Santo, the sample was identical, however, to replace the invasive legume, the *Andira* cf. *ormosioides* was selected (*Acacia* control in ES) due to structural features similar to *Acacia*, besides being a legume belonging to a genre fastener atmospheric nitrogen (N₂). Our results showed that: (i) the *Acacia mangium* raised levels of taxonomic and phylogenetic diversity of Mussununga vegetation when compared to areas not invaded; (ii) the phylogenetic structure revealed grouping of the invaded areas, indicating that communities are structured by environmental filters, with higher amount of vacant niches; (iii) the over-dispersion in the areas non-invaded, pointed a greater amount of filled niches in communities, facilitating working in the structuring of communities; (iv) the light regime revealed that the *Acacia mangium* increases shading

level damaging to native species adapted to the strong radiation of sunlight. Thus, we conclude that: (i) invasion by *Acacia mangium* increased diversity of native communities, probably due to the species residence time in Mussununga; (ii) the invasive and native legumes are facilitative of native species Mussununga by higher taxonomic and phylogenetic diversity, as well as the shading of native species adapted to the high incidence of sunlight, caused by dense canopy of *Acacia mangium*. Related to physiognomy, five circular plots were allocated to each of the areas, constituting 25 installments. Count was conducted of individuals of the species, and soil collected in installments. The results indicated formation of three distinct groups, separated by abiotic edaphic aspects and light: (i) Closed Savanna and Woodland; (ii) Open Savanna and Savanna; (iii) Park Savanna. Despite the taxonomic diversity have not revealed significant differences between the physiognomies, we observed that: (i) the species richness is concentrated in areas with greater structural complexity and suffer less stress abiotic for light, nutrients and shortage or excess of water; (ii) the proportion of coarse sand in comparison with fine sand soil, is a determining factor in the distribution of species in the physiognomies; and (iii) the abiotic factors of light and water, are severe environmental filters that limit the establishment of species that are not adapted to the harsh conditions of Mussununga.

I. INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade vem sendo dramaticamente afetada por ações antropogênicas que levam à alteração de ecossistemas inteiros (Baillie et al. 2004). Invasões biológicas são uma das maiores ameaças à biodiversidade e conservação dos ecossistemas, atuando em mudanças nas regras de montagem das comunidades vegetais, seja pela variação do regime de distúrbios (Mack & D'Antonio 1998), ou pelas interações ecológicas entre espécies (D'Antonio et al. 1998), modificando a estrutura e funcionamento desses ambientes em todo o globo (Gaertner et al. 2009; Lazzaro et al. 2015).

A esse respeito, as acácias Australianas foram movidas extensivamente por seres humanos, ao longo dos últimos 250 anos, em todo o mundo (Richardson et al. 2011). Tais espécies são leguminosas arbóreas perenes que apresentam crescimento rápido, alto potencial de invasibilidade e, uma vez que são adaptadas a ambientes com alta radiação solar e solos pobres em nutrientes, causam alterações na dinâmica de nutrientes do solo através entrada de nitrogênio atmosférico (N_2) advindo da fixação biológica realizada por estas plantas (Wilson et al. 2011; Tye & Drake 2012). As invasoras Australianas são frequentemente associadas à diminuição da riqueza de espécies nativas (Gaertner et al. 2009), por meio da substituição competitiva direta ocorrente ainda na fase de estabelecimento de plântulas, principalmente sob altas condições de luz solar, podendo levar a uma redução não só do número de espécies, mas também da abundância das espécies nativas (Davis 2003; Osunkoya et al. 2005).

Apesar do impacto que as espécies exóticas invasoras exercem em diferentes aspectos do funcionamento dos ecossistemas, a necessidade global de produção de madeira tem levado à plantação de tais espécies baseando-se na sua capacidade de adaptação às condições locais severas, bem como em seu rápido crescimento, alcançando altos níveis de produção onde as arbóreas nativas não apresentam bom desempenho (Wilson et al. 2011; Dodet & Colet 2012). Estas características conferem habilidade destas espécies à invasão de ecossistemas locais, com as arbóreas constituindo um grupo numeroso de espécies invasoras em habitats naturais e seminaturais, quando comparadas às outras formas de vida (Richardson 1998; Dodet & Colet 2012).

Em escala global, ao longo das próximas décadas a invasão por acácias Australianas estarão susceptíveis a um aumento (Richardson et al. 2011). Algumas destas espécies que são reconhecidamente invasoras generalizadas, ainda não foram

introduzidas em números significativos em torno do globo, sendo esperado que àquelas que ocorrem em baixas densidades se tornem generalizadas no futuro, simplesmente pelo seu potencial de disseminação e crescimento populacional (Wilson et al. 2011).

Embora a Floresta Atlântica esteja em evidência nas pesquisas atuais (Silva & Tabarelli 2000; Marques et al. 2011; Guerra et al. 2013), são escassos os estudos acerca das formações a ela associadas, por exemplo as Mussunungas, havendo poucos trabalhos que tratam, geralmente, de aspectos florísticos, estruturais e componentes edáficos (Simonelli 1998; Meira-Neto et al. 2005; Saporetti-Júnior 2009; Saporetti-Júnior et al. 2012; Ferreira et al. 2014). Desta forma, a Mussununga constitui um tipo de vegetação savânica arenícola que ocorre associada às Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas, (IBGE 1987; Veloso et al. 1991; Saporetti-Júnior 2009). Suas comunidades vegetais, possuem características florísticas e fisionômicas bastante distintas entre si (Buso-Júnior 2010), agregando um complexo de formações que variam de campestres a florestais ao longo de toda região da Floresta de Tabuleiros (Simonelli 1998; Meira-Neto et al. 2005).

Considerando que este tipo de vegetação apresenta características singulares, estando sujeita a condições ambientais bastante severas e conseqüentemente restritivas, faz-se extremamente necessário mais estudos que abordem além de suas características estruturais, também suas potenciais fragilidades, como os distúrbios antrópicos e subsequente introdução de espécies exóticas invasoras. Portanto, o conhecimento da susceptibilidade de diferentes ambientes à invasão, sobre como essas espécies se dispersam, bem como, o papel delas em áreas perturbadas e não perturbadas, são informações de fundamental importância para adoção de medidas eficazes na gestão destas áreas (Marchante 2001).

II. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baillie, J.E.M., Hilton-Taylor C., Stuart, S.N. 2004. IUCN Red List of Threatened Species: A Global Species Assessment. Gland (Switzerland): IUCN.
- Buso-Júnior, A.A. Dinâmica ambiental holocênica (vegetação, clima e nível relativo marinho) baseada em estudos interdisciplinares de alta resolução, no litoral norte do estado do Espírito Santo. Piracicaba: Universidade de São Paulo, 2010. Dissertação (Mestrado em Ciências) 190p.
- D’Antonio, C.M., Flint, H.R., Mack, M., Hitchcock, D. & Vitousek, P.M. 1998. The response of native species to removal of invasive exotic grasses in a seasonally dry Hawaiian woodland. *J. Veg. Sci.*, 9:699–712.
- Davis, M.A. 2003. Does competition from new species threaten long-term residents with extinction? *Bioscience* 53, 481–489.
- Dodet, M. & Collet, C. 2012. When should exotic forest plantation tree species be considered as an invasive threat and how should we treat them? *Biol Invasions*, 14:1765–1778.
- Gaertner, M.; Den Breeyen, A.; Hui, C. & Richardson, D.M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33:319-338.
- Guerra, T.N.F., Rodal, M.J.N., Lins e Silva, A.C.B., Alves, M., Silva, M.A.M. & Mendes, P.G.A. (2013). Influence of edge and topography on the vegetation in an Atlantic Forest remnant in northeastern Brazil. *J For Res*, 18:200–208.
- IBGE. (1987). Folha SE.24 Rio Doce: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra/Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro. 548p.
- Lazzaro, L.; Giuliani, C.; Benesperi, R.; Calamassi, R. & Foggi, B. (2015). Plant species loss and community nestedness after leguminous tree *Acacia pycnantha* invasion in a Mediterranean ecosystem. *Folia Geobot.*, 50:229-238.
- Mack, M.C. & D’Antonio, C.M. 1998. Disturbance Regimes. *Tree*, 97:195-198.
- Marchante, H. 2001. Invasão dos ecossistemas dunares portugueses por *Acacia*: uma ameaça para a biodiversidade nativa. Tese de doutorado. FCTUC, Coimbra.
- Marques, M.C.M., Swaine, M.D. & Liebsch, D. (2011). Diversity distribution and floristic differentiation of the coastal lowland vegetation: implications for the conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.*, 20:153–168.

- Meira-Neto, J.A.A.; Souza, A.L.; Lana, J.M. & Valente, G.E. (2005). Composição florística, espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de Muçununga nos municípios de Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore*, 29:139–150.
- Osunkoya, O.O.; Othman, F.E. & Kahar, R.S. (2005). Growth and competition between seedlings of an invasive plantation tree, *Acacia mangium*, and those of a native Borneo heath-forest species, *Melastoma beccarianum*. *Ecol. Res.*, 20:205-214.
- Richardson, D. M.; Carruthers, J.; Hui, C.; Impson, F. A. C.; Miller, J. T.; Robertson, M. P.; Rouget, M.; Le Roux, J. J. & Wilson, J. R. U. (2011). Human-mediated introductions of Australian acacias – a global experiment in biogeography. *Diversity and Distributions*, 17:771–787.
- Richardson, D.M. (1998) Forest trees as invasive aliens. *Conserv Biol* 12:18–26.
- Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. (2000). Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72–74.
- Simonelli, M. Composição florística e estrutura do estrato arbóreo de uma Muçununga na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1998. Dissertação (Mestrado em Botânica). 101p.
- Tye, D.R.C. & Drake, D.C. (2012). An exotic Australian *Acacia* fixes more N than a coexisting indigenous *Acacia* in a South African riparian zone. *Plant Ecol.*, 213:251–257.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R & Lima, J. C. A. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. 123p.
- Wilson, J.R.U., Gairifo C, Gibson MR, Arianoutsou M, Bakar BB, Baret S, Celestini G, Grapow L, DiTomaso JM, Dufour-Dror JM, Kueffer C, Kull CA, Hoffmann JH, Impson FAC, Loope LL, Marchante E, Marchante H, Moore JL, Murphy DJ, Tassin J, Witt A, Zenni RD, Richardson DM (2011) Risk assessment, eradication, and biological control: global efforts to limit Australian acacia invasions. *Divers Distrib* 17:1030-1046. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00815.x

CAPÍTULO I

EFEITOS DA INVASÃO BIOLÓGICA POR *Acacia mangium* Willd., SOBRE A ESTRUTURA E DIVERSIDADE DA VEGETAÇÃO DE MUSSUNUNGA

1. INTRODUÇÃO

A conservação da biodiversidade em Florestas Tropicais é altamente dependente da capacidade de modificação da paisagem pelo homem (Dent et al. 2013). Atividades antrópicas têm sido uma das maiores causas de alterações ambientais, seja por ocasionar limitação de dispersão das espécies nativas ou pela introdução de novas espécies no ambiente (Benayas et al. 2009). A Floresta Atlântica brasileira abriga uma das biotas mais diversas dentre as Florestas Tropicais, caracterizada por apresentar altos níveis de endemismo (Myers et al. 2000; Joly et al. 2014). No entanto, esta biodiversidade vem sendo ameaçada pela perda de habitat (Tabarelli et al. 2010; Leão et al. 2014; Magnago et al. 2014), e mais recentemente, pela invasão biológica por espécies exóticas (Silva & Matos 2006; Tabarelli et al. 2012; Nascimento et al. 2013).

A taxa de espécies exóticas introduzidas e os impactos de sua invasão sobre comunidades e ecossistemas vêm sendo bem documentados (Daehler 2003; Santoro et al. 2012; Correia et al. 2014; Moran & Alexander 2014), sendo dada grande atenção a tais plantas em diferentes ecossistemas (Powell et al. 2011; Rascher et al. 2011; Drenovsky et al. 2012; Yang et al. 2013; Higgins & Richardson 2014; Hui et al. 2014), principalmente às acácias australianas (Hellman et al. 2011; Boudiaf et al. 2013; Fernandes et al. 2015).

Acácias australianas estão entre as invasoras mais problemáticas em todo o mundo e representam um grupo de espécies com pelo menos 23 invasoras bem conhecidas, constituindo um dos componentes de alteração ambiental de maior relevância (Rascher et al. 2011; Richardson et al. 2011; Badalamenti et al. 2014; Hernández et al. 2014; Lazzaro et al. 2015). Estas espécies apresentam alta taxa de crescimento, provavelmente pela habilidade superior que suas mudas exibem na captação de água e nutrientes, aumentando a competição por recursos com as espécies nativas (Morris et al. 2011; Tye & Drake 2012).

Reconhecidamente, estas leguminosas invasoras possuem elevada capacidade relacionada à fixação biológica de nitrogênio, acarretando mudanças na ciclagem de nutrientes e influenciando a estrutura, composição e funcionamento dos ambientes terrestres limitados a escassez desse nutriente (Vitousek et al. 1987; Chapin et al. 2000;

Higgins et al 2000; Rice et al 2004; Osunkoya et al. 2005; Pintó-Marijuan & Munné-Bosch 2013). A entrada de nitrogênio no solo aliada ao sombreamento que a copa larga das acácias proporciona, faz estas espécies serem designadas como “benfeitoras” (*nurse plants*) das plantas de sub-bosque (Yang et al. 2009), uma vez que a variação na estrutura do dossel, bem como a distribuição da folhagem, influenciam profundamente a disponibilidade de luz para as plantas do estrato inferior, fornecendo melhores condições de temperatura, umidade e menor radiação solar em ambientes estressantes (Nicotra et al. 1999).

A diversidade de espécies é distribuída heterogeneamente através de habitats e paisagens, havendo mudanças nos padrões espaciais quando analisados em diferentes escalas (Crist et al. 2003). Desta forma, podemos encontrar dentro de uma comunidade padrões completamente distintos daqueles observados em áreas maiores (Crist et al. 2003). Neste contexto, a partição aditiva da diversidade nos auxilia a analisar estes padrões de diversidade e a configuração da distribuição destas espécies, ao longo de uma paisagem, podendo contribuir para o entendimento dos processos que geram estes padrões, aumentando seu potencial de aplicação na biologia da conservação (Veech et al. 2002).

Tendo em vista que estudos acerca das formações associadas à Floresta Atlântica, como as Restingas (Santos-Filho et al. 2013), os Campos de Altitude (Tinti et al. 2015), e sobretudo as Mussunungas (Saporetti-Júnior et al. 2012; Ferreira et al. 2014; Lima et al. 2015) ainda são escassos, o entendimento do efeito da invasão biológica por *Acacia mangium* na vegetação de Mussununga representa uma valiosa fonte de informações necessárias para estabelecer a base para qualquer generalização sobre o cenário das invasões biológicas. Diante disso, neste estudo hipotetizamos que a invasão biológica por *Acacia mangium* ocasiona 1) perda de diversidade taxonômica de espécies nativas e 2) diminuição da radiação solar no substrato herbáceo-arbustivo nas áreas invadidas com vegetação de Mussununga.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Áreas de estudo

O estudo das áreas invadidas por *Acacia mangium* foi realizado em vegetação de Mussununga, que apresenta como matriz talhões de *Eucalyptus* spp., em áreas pertencentes ao Grupo Suzano Papel e Celulose, localizadas no Município de Caravelas (17°39' S; 39°14' O), sul da Bahia (Figuras 1 e 2). As áreas controle foram amostradas

na Reserva Natural Vale, que abrange parte da bacia hidrográfica do Rio Doce, localizada no Município de Linhares (19°06' para 19°18'S; 39°45' para 40°19'W), norte do Espírito Santo, compreendendo 22.000 ha, distando aproximadamente 250 km das áreas invadidas (Figura 2). O controle foi realizado neste ambiente por ser preservado, mantendo sua matriz de Floresta Ombrófila Densa associada, não havendo invasão por *Acacia mangium* ou distúrbios antrópicos (Figura 1).

A Mussununga constitui uma vegetação associada às Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas, se desenvolvendo sobre manchas de Espodossolos que são solos arenosos compostos principalmente por quartzo, em sua maioria hidromórficos, extremamente pobres e ricos em ácido húmico (IBGE 1987; Veloso et al. 1991; Santos et al. 2004; Saporetti-Júnior 2009). Suas comunidades vegetais possuem características florísticas e fisionômicas bem diferenciadas entre si (Buso-Júnior 2010), agregando um complexo de formações que variam de graminóides a florestais ao longo de toda região da Floresta de Tabuleiros (Meira-Neto et al. 2005; Simonelli et al. 2008). Este complexo vegetacional, está situado sobre sedimentos continentais costeiros do Terciário, denominado Grupo Barreiras, caracterizado pela ocorrência quase contínua e regularidade geomorfológica, constituindo uma unidade que ocorre ao longo da faixa costeira do Brasil, desde o Estado do Amapá até o Rio de Janeiro (IBGE 1987; Arai 2006). Na região de Caravelas, o clima de acordo com o proposto por Köppen é caracterizado como Af – tropical sem estação seca, apresentando precipitação média anual de 1377mm e temperatura média de 29,3°C (Alvares et al. 2013). Em Linhares, o clima segundo Köppen é AW – tropical com verões secos, com precipitação e temperatura médias anuais de 1291 mm e 23,5 °C, respectivamente (Alvares et al. 2013).

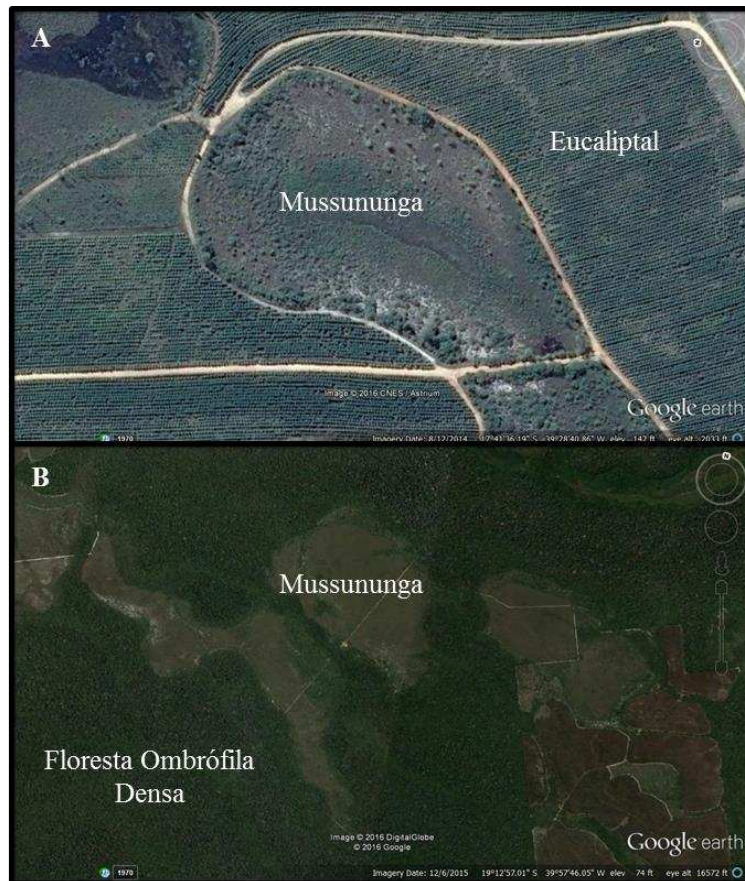


Figura 1. Matriz de *Eucaliptus* spp. (A) e Floresta Ombrófila Densa (B) nas áreas de estudo presentes nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo, respectivamente. Imagens: Google Earth.

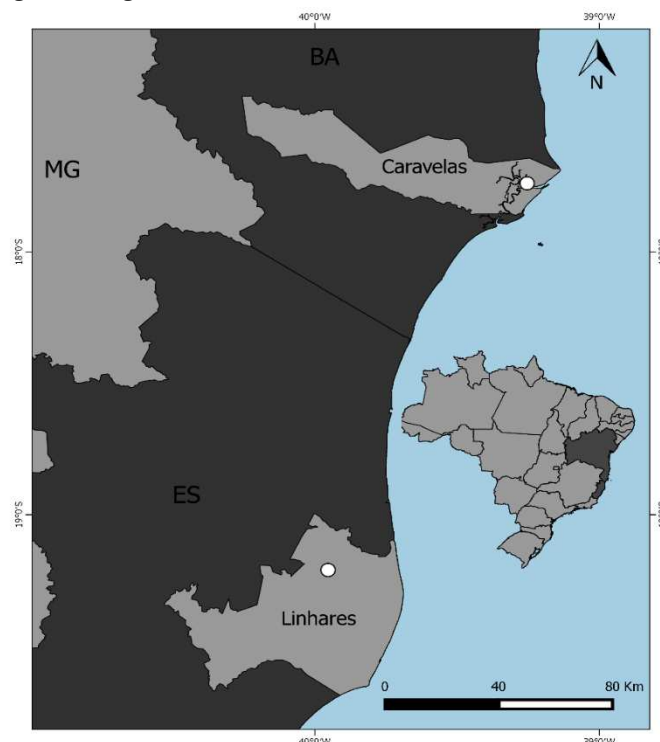


Figura 2. Mapa da localização geográfica do Município de Caravelas, sul da Bahia e da Reserva Natural Vale, Município de Linhares, norte do Espírito Santo. Criação: Marcelo Henrique de Oliveira.

2.2. Desenho amostral

Para avaliar o efeito da invasão por *Acacia mangium* na vegetação de Mussununga, foram alocadas 60 parcelas circulares com três metros de raio e 28,27 m² cada, distribuídas em seis Mussunungas que apresentam fisionomia gramíneo-lenhosa, sendo três Mussunungas invadidas no Município de Caravelas (BA) e três não-invadidas no Município de Linhares (ES) (Figura 3). Com base em uma observação prévia da associação da *A. mangium* com as espécies nativas de Mussununga nas regiões de Caravelas e Linhares, *Marcetia taxifolia* Triana foi selecionada como espécie controle, uma vez que é naturalmente abundante na vegetação, se fazendo presente tanto em ambientes com *Acacia* quanto nos ambientes sem *Acacia* (Figura 4). Esta espécie pertence à família Melastomataceae, e é representada por arbustos e subarbustos eretos que podem alcançar até 3,0m de altura, exibindo ampla distribuição geográfica, indo desde as Restingas na costa brasileira até o topo das montanhas mais altas da Venezuela, situadas a 3.000m de altitude (Silveira et al. 2004). Visto que a *Acacia mangium* não está presente nas áreas controle, para fins comparativos, foi selecionada uma espécie de leguminosa nativa, *Andira* cf. *ormosioides*, cujo gênero possui representantes fixadores de Nitrogênio (Sprent 2009), apresentando porte lenhoso, sendo morfológica e estruturalmente semelhante à *Acacia*. Portanto, em Caravelas, 15 parcelas tiveram como referência uma *A. mangium* no centro e 15 uma *M. taxifolia*, constituindo 10 parcelas em cada uma das três Mussunungas invadidas (cinco focadas em *Acacia*; cinco focadas em *Marcetia*), e em Linhares, 15 parcelas tiveram a *Andira* cf. *ormosioides* como referência no centro e 15 parcelas a *Marcetia taxifolia*, constituindo 10 parcelas em cada Mussununga (cinco focadas em *Andira*; cinco focadas em *Marcetia*). Tais parcelas formaram pares que distam aproximadamente 12m entre si (Figuras 5 e 6). Independente da sua forma de vida, as espécies amostradas nas parcelas tiveram seus indivíduos contados para obtenção dos parâmetros de abundância.

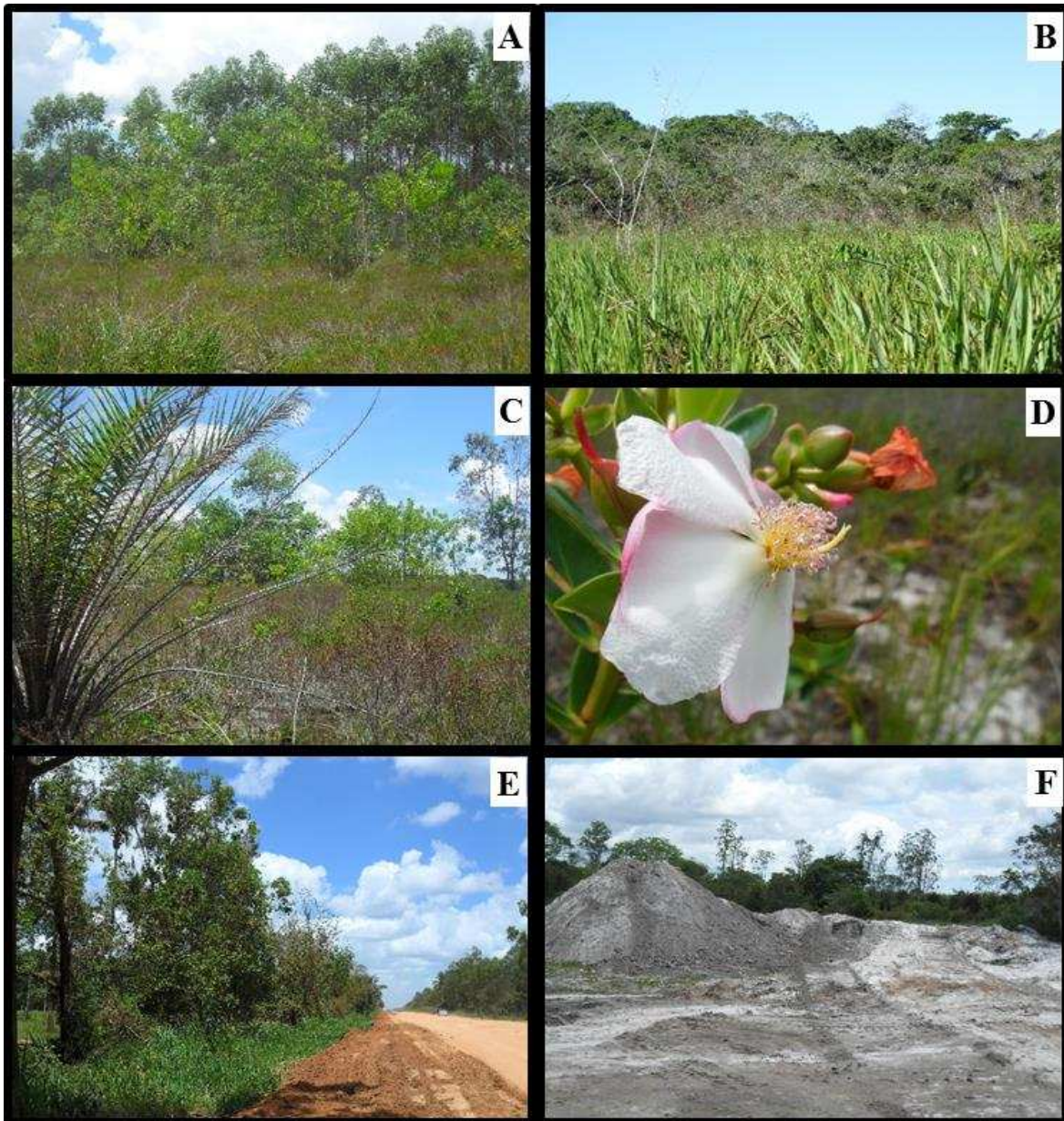


Figura 3. Fotos das áreas de estudo, espécies nativas e exóticas, e distúrbios ocorrentes próximo às áreas invadidas. **A.** Mussununga invadida por *Acacia mangium* (acácias e plantação de eucalipto); **B.** Mussununga sem invasão (matriz de Floresta Ombrófila Densa); **C.** Presença da exótica *Elaeis guineenses* Jacq. (dendê), acácias e eucaliptos em Mussununga invadida (ao fundo); **D.** Nativa *Bonnetia stricta*; **E, F.** Distúrbios na paisagem próximo às áreas invadidas, construção de estrada (BR-418) e retirada de solo, respectivamente.

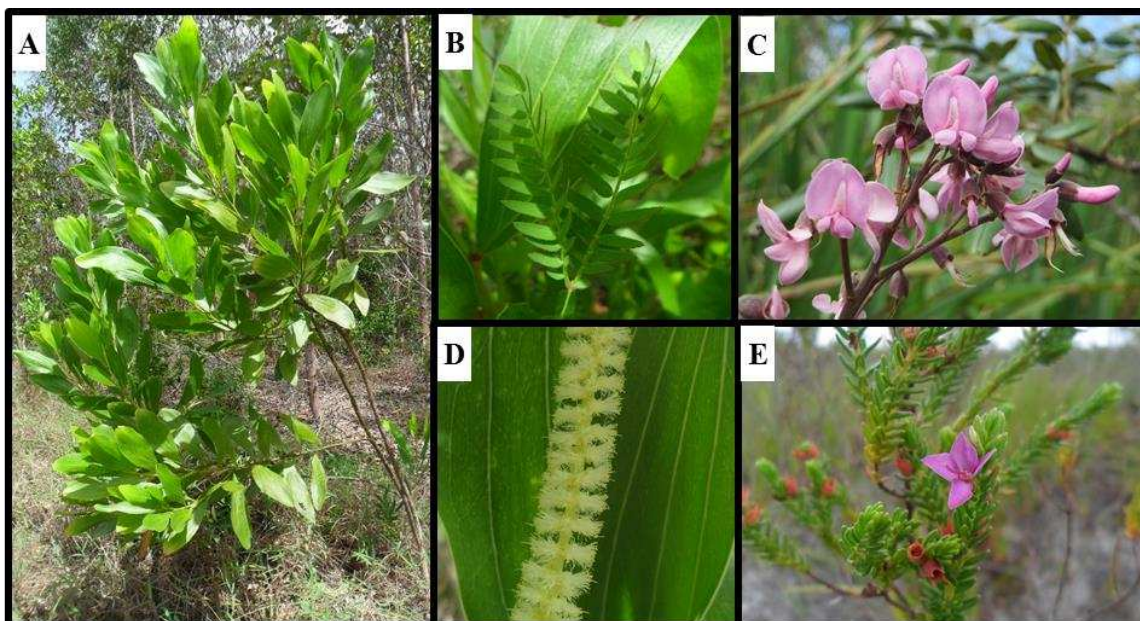


Figura 4. Fotos das três espécies de referência neste estudo. **A.** Indivíduo de *Acacia mangium*; **B.** Folha de *Acacia mangium*; **C.** Flores de *Andira cf. ormosioides* Benth; **D.** Inflorescência de *Acacia mangium*; **E.** *Marcetia taxifolia*.

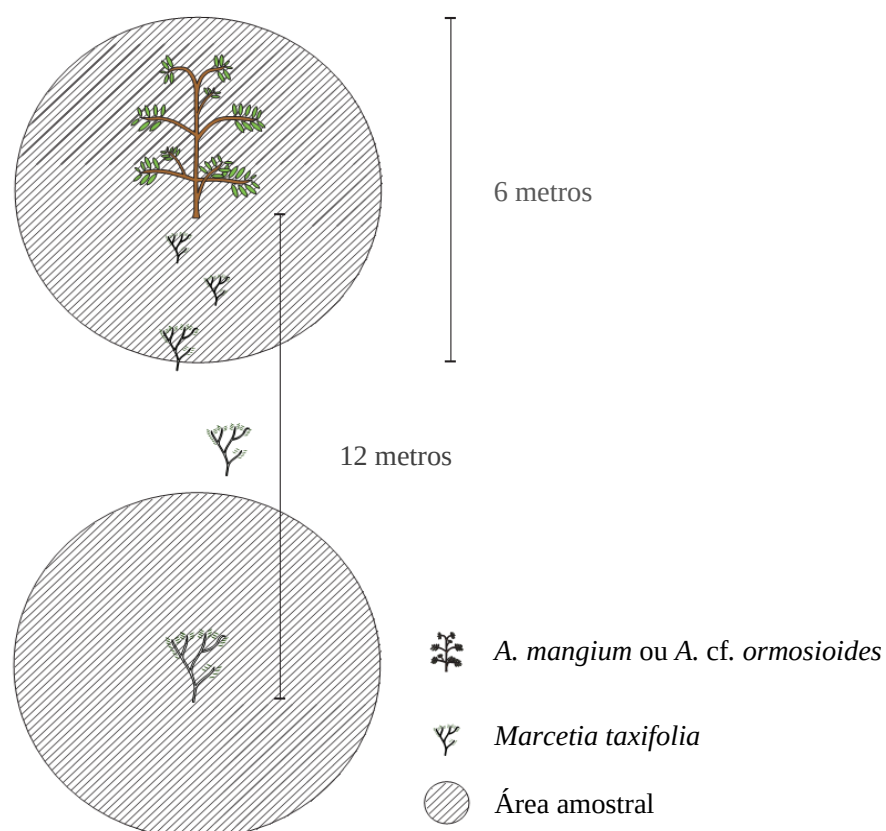


Figura 5. Esquema da amostragem das parcelas de *Acacia mangium*/*Andira cf. ormosioides* e *Marcetia taxifolia* nas áreas com vegetação de Mussununga, Município de Caravelas, sul da Bahia e Município de Linhares, norte do Espírito Santo. Criação: Florian Ulm.

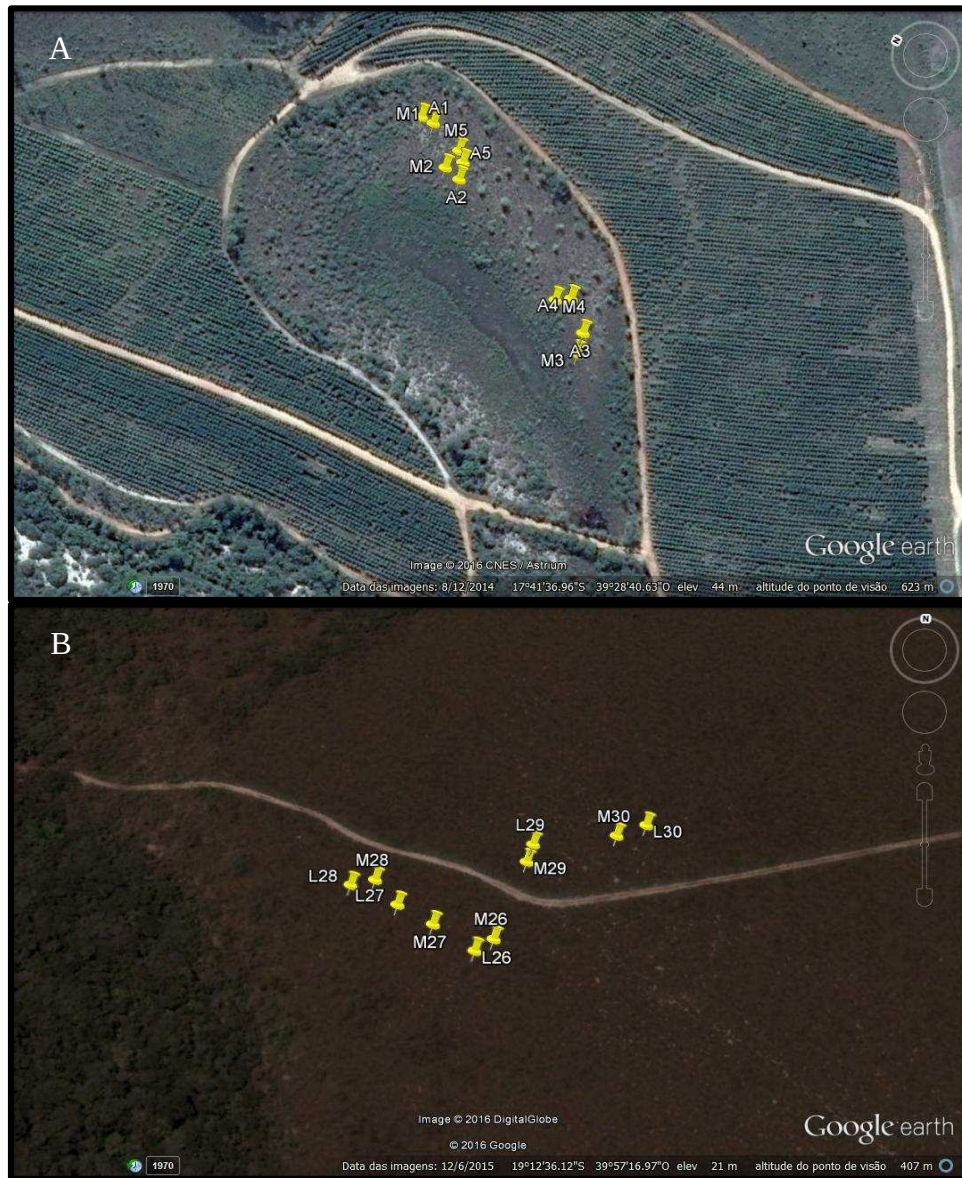


Figura 6. Distribuição dos pares de parcelas em uma Mussununga invadida (A) e uma não-invadida (B), nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo, respectivamente. **A.** Pontos de A1-A5 representam parcelas de *Acacia mangium*; M1-M5 parcelas de *Marcetia taxifolia*. **B.** L26-L30 parcelas de *Andira cf. ormosioides*; M26-M30 parcelas de *Marcetia taxifolia*. Imagens: Google Earth.

2.3. Curvas de rarefação

A fim de relacionar a riqueza das parcelas focadas em *Acacia* e *Andira*, com suas respectivas parcelas de *Marcetia*, bem como entre as leguminosas invasora e nativa, foram comparadas as seguintes situações: i) parcelas de *Acacia* e *Marcetia* amostradas nas três áreas de Mussununga invadidas; ii) parcelas de *Andira* e *Marcetia* nas Mussunungas não-invadidas; e iii) parcelas de *Acacia* e *Andira* nas Mussunungas invadidas e não-invadidas, respectivamente. Os cálculos para obtenção da riqueza

observada (Sobs) e seus respectivos intervalos de confiança, foram realizados utilizando o *software* EstimateS version 9.1.0 (Colwell 2013).

Além disso, a rarefação para obtenção das curvas espécie-indivíduo (escala log-log) foi ajustada ao modelo *power-law* ($S = c \cdot A^z$), tendo os dados da expressão de potência linearizados “ $\log_{10}(S) = \log_{10}(c) + z \cdot \log_{10}(I)$ ”, onde “S” é o número total de espécies da amostragem, “I” é o número de indivíduos, e as constantes “c” (α -diversidade) e “z” (β -diversidade) são o intercepto e a inclinação da reta, respectivamente (Arrhenius 1921, Preston 1960, Hubbell 2001, Doležal 2013). Os parâmetros de intercepto (α -diversidade) e inclinação (β -diversidade) das curvas de rarefação, com seus respectivos intervalos de confiança, foram calculados utilizando a função PROJ.LIN do Microsoft Office Excel 2013.

2.4. Riqueza e diversidade de espécies

Foram calculados os índices de diversidade de Shannon-Wiener (H') e Simpson (D), e a Equabilidade de Pielou (J) para cada uma das 60 parcelas distribuídas nas áreas invadidas (focadas em *A. mangium* e *M. taxifolia*) e não-invadidas (focadas em *A. cf. ormosioides* e *M. taxifolia*). O *software* utilizado para as análises foi Microsoft Office Excel 2013 utilizando as fórmulas descritas em Magurran (2011).

2.5. Partição aditiva da diversidade

A partição aditiva da diversidade consiste em particionar a diversidade de espécies dentro (α) e entre amostras (β), podendo ser aplicada para avaliar a proporção da diversidade total (γ) que é encontrada em diferentes escalas, uma vez que a γ -diversidade é equivalente à α -diversidade em uma escala superior, resultando em $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 \dots \beta_n$, onde ‘n’ é igual ao número de escalas.

Desta forma, o cálculo do componente alfa (α) utilizou as parcelas, o componente β_1 entre parcelas, o β_2 entre Mussunungas (dentro as três invadidas e dentro as três não-invadidas, separadamente) e β_3 entre paisagens (Caravelas – Linhares, todas em conjunto) (Veech et al. 2002, Crist et al. 2003). Cada conjunto de dados aleatorizados foi dividido por nível hierárquico em componentes alfa e beta para as três medidas de diversidade (α , β e γ). Dessa maneira, a partição aditiva da diversidade entre paisagens foi: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$, e dentro de cada paisagem: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$. O processo de randomização foi repetido de 1.000 a 10.000 vezes para obtenção de distribuições nulas (modelo nulo ‘r2dtable’) das diversidades α e β estimadas em cada nível

hierárquico (Crist et al. 2003). A partição aditiva da diversidade foi mensurada pelo pacote “vegan” utilizando o programa R *version 3.2.3* (R *Development Core Team* 2013).

2.6. Regime de luz

Para o estudo do regime de luz, foram utilizadas fotografias hemisféricas (Anderson 1964; Breshears & Ludwig 2010), retiradas a partir do centro de cada uma das 30 parcelas circulares com três metros de raio e 27,26 m², distribuídas nas três áreas invadidas (parcelas focadas em *Acacia* e *Marcetia*). Para obtenção das imagens foi utilizada uma câmera digital Nikon Coolpix 5700 com extensor Nikon UR-E12 e lentes Nikon Fisheye FC-E9, distando 1,0 m de altura do chão amparada por um tripé. A câmera foi utilizada no modo automático, mantendo a parte superior orientada para o norte magnético e o zênite centralizado na imagem. As fotografias foram retiradas em três exposições diferentes (-1.3, 0, +1.3), nas condições de céu nublado ou ao entardecer, com ausência de luz direta (Jonckheere et al. 2004). O parâmetro utilizado para o estudo do regime de luz foi luz transmitida total que é caracterizada por acarretar variações na temperatura, disponibilidade de nutrientes, dentre outras propriedades ambientais influenciando a dinâmica da comunidade florestal (Biachini et al. 2001). O cálculo foi realizado a partir da análise das fotografias hemisféricas pelo *software Gap Light Analyzer* (GLA) (Frazer et al. 1999).

2.7. Análises estatísticas

Para comparação dos valores dos índices de diversidade de Simpson, Shannon-Wiener e equabilidade de Pielou entre as parcelas das três situações investigadas (*Acacia* x *Marcetia*; *Andira* x *Marcetia*; *Acacia* x *Andira*) foi realizado um teste t para amostras independentes utilizando o programa *STATISTICA version 7.0* (StatSoft 2004).

Para testar possíveis relações entre as variáveis abióticas (luz transmitida total (%) e $\delta^{15}\text{N}$) com a estrutura da vegetação (riqueza, densidade e abundância) foram construídos GLMs (*General Linear Models*). Modelos mistos foram gerados fazendo uso da função *lmer* do pacote *lmer4*, com família de distribuição de erros Gaussian (dados contínuos) e Negativo binomial (dados de contagem), tendo as variáveis supracitadas como efeito fixo e as parcelas como efeito aleatório. A função *dredge* do pacote MuMIn foi utilizada para testar o melhor modelo dentre todas as combinações

possíveis das variáveis presentes no modelo global, sendo selecionado o modelo que apresentou o menor valor de AICc seguindo a abordagem teórica AICc (*Akaike's Information Criteria of Second Order*) (Burnham et al. 2011). Todas as análises foram geradas utilizando o programa R version 3.2.3 (R Development Core Team 2013).

3. RESULTADOS

3.1. Riqueza e diversidade de espécies

Para análise da riqueza e diversidade da vegetação foi utilizado o conjunto de dados de seis Mussunungas, sendo três invadidas por *A. mangium* e três não-invadidas (controle), registrando um total de 69 espécies, distribuídas em 36 famílias, com maior riqueza para as Dilleniaceae (seis), seguidas de Melastomataceae e Asteraceae (cinco espécies cada) (ANEXO Tabela 1). Do total de espécies (69), 22 foram exclusivas das áreas invadidas, 22 compartilhadas entre as áreas invadidas e não-invadidas, sendo as 25 restantes exclusivas das áreas controle (ANEXO Tabela 1).

Nas três áreas invadidas por *Acacia mangium*, as relações espécie-área entre os conjuntos de parcelas de *Acacia* e *Marcetia*, revelaram maior número de espécies nas parcelas focadas na leguminosa, exibindo diferença significativa (Figura 7A). O modelo *power* apresentou bom ajuste nas duas relações espécie-indivíduo (escala log-log), onde as parcelas de *Acacia* apresentaram um maior número de indivíduos, sendo observadas diferenças significativas entre os interceptos e inclinações (Figura 8A).

Analizando os conjuntos de parcelas focadas em *Andira cf. ormosioides* e *Marcetia taxifolia* nas três áreas controle, foi observada diferença significativa entre a riqueza de espécies de ambos (Figura 7B). Podemos notar o bom ajuste do modelo *power* nas duas relações espécie-indivíduo (escala log-log), onde a leguminosa nativa exibiu maior número de indivíduos e diferenças entre os interceptos e inclinações foram significativas (Figura 8B).

Na comparação das curvas espécie-área entre os conjuntos focados nas parcelas da leguminosa invasora, *Acacia mangium*, e da nativa *Andira cf. ormosioides*, não foi observada diferença entre a riqueza de espécies (Figura 7C). Houve um bom ajuste do modelo *power* nas duas relações espécie-indivíduo (escala log-log), sendo reveladas diferenças significativas entre os interceptos e inclinações (Figura 8C).

Se tratando dos índices de diversidade de Simpson, Shannon-Wiener e da equabilidade de Pielou, não foram constatadas diferenças significativas para nenhuma das três situações investigadas (Tabela 1).

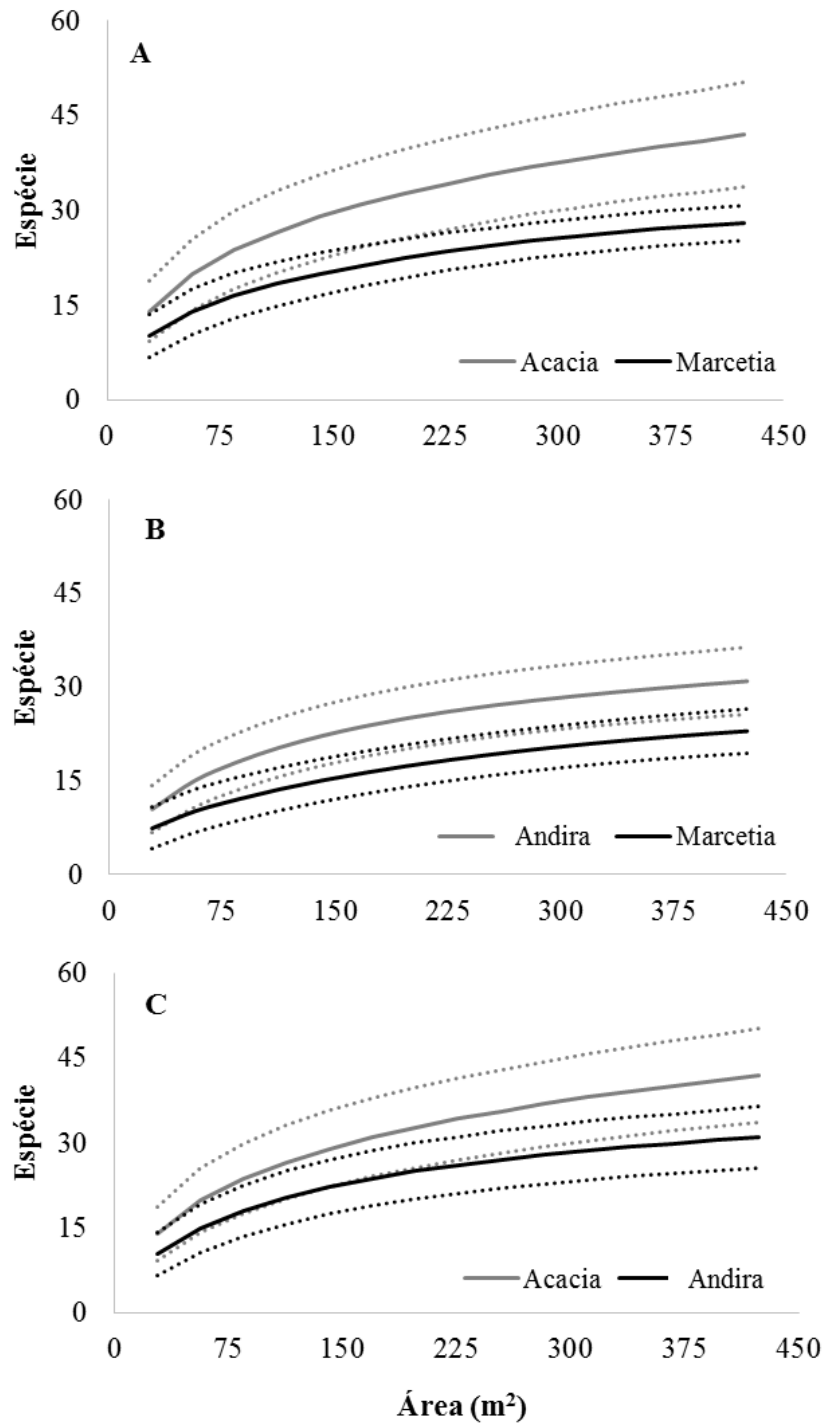


Figura 7. Curvas de rarefação espécie-área para o conjunto de 60 parcelas (**Invasoras:** 15 *Acacia mangium* e 15 *Marcetia taxifolia* (BA); **Não-invasoras:** 15 *Andira* cf. *ormosioides*; 15 *Marcetia taxifolia* (ES)) amostradas em seis Mussunungas com fisionomia gramíneo-lenhosa, sendo três invadidas por *Acacia mangium*, no Município de Caravelas, sul da Bahia, e três não-invasoras com a presença da leguminosa nativa *Andira* cf. *ormosioides*, no Município de Linhares, norte do Espírito Santo. **A.** *Acacia* x *Marcetia* (BA); **B.** *Andira* x *Marcetia* (ES); **C.** *Acacia* x *Andira*. Linhas contínuas representam a riqueza observada e as linhas pontilhadas seus intervalos de confiança.

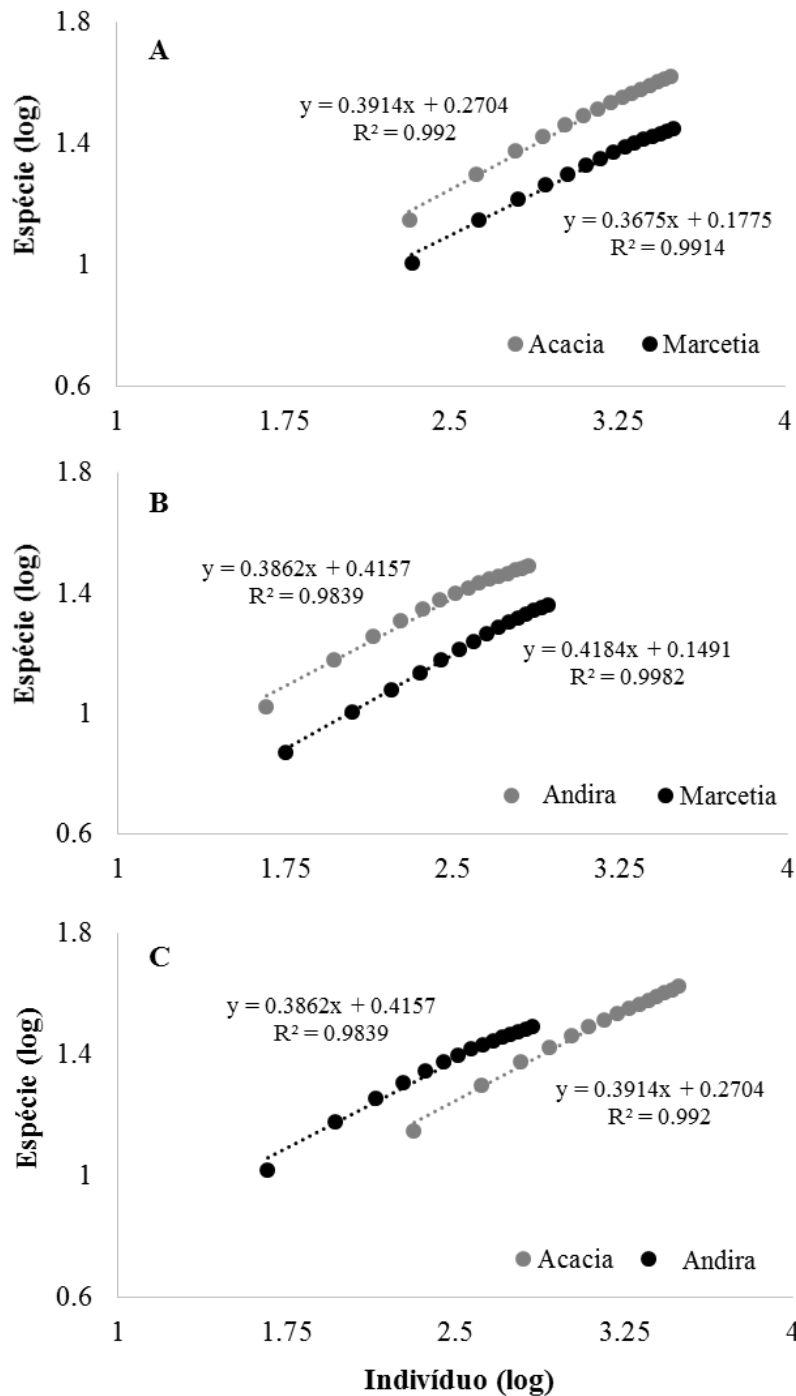


Figura 8. Curvas de rarefação espécie-indivíduo (escala log-log) para o conjunto de 60 parcelas (**Invasoras:** 15 *Acacia mangium* e 15 *Marcetia taxifolia* (BA); **Não-invasoras:** 15 *Andira* cf. *ormosioides*; 15 *Marcetia taxifolia* (ES)) amostradas em seis Mussunungas com fisionomia gramíneo-lenhosa, sendo três invadidas por *Acacia mangium*, no Município de Caravelas, sul da Bahia, e três não-invasoras com a presença da leguminosa nativa *Andira* cf. *ormosioides*, no Município de Linhares, norte do Espírito Santo. **A.** *Acacia* x *Marcetia* (BA); **B.** *Andira* x *Marcetia* (ES); **C.** *Acacia* x *Andira*.

Tabela 1. Índices de diversidade de Simpson (D), Shannon-Wiener (H') e Equabilidade de Pielou (J) para o conjunto de 60 parcelas (**Invasoras:** 15 *Acacia mangium* e 15 *Marcetia taxifolia* (BA); **Não-invasoras:** 15 *Andira cf. ormosioides*; 15 *Marcetia taxifolia* (ES)) amostradas em seis Mussunungas, três invadidas por *Acacia mangium*, no Município de Caravelas, sul da Bahia, e três não-invasoras com a presença da leguminosa nativa *Andira cf. ormosioides*, no Município de Linhares, norte do Espírito Santo.

Áreas	Parcelas	D	t (D)	H'	t (H')	J	t (J)
Invasoras	<i>Acacia</i>	0.07	$t = 0.34$	2.65	$t = -0.21$	0.71	$t = -2.04$
	<i>Marcetia</i> BA	0.06	g.l. = 28 $p = 0.73$	2.69	g.l. = 28 $p = 0.83$	0.81	g.l. = 28 $p = 0.051$
Não-invasoras	<i>Andira</i>	0.07	$t = 0.43$	2.65	$t = -0.34$	0.77	$t = 0.59$
	<i>Marcetia</i> ES	0.09	g.l. = 28 $p = 0.67$	2.57	g.l. = 28 $p = 0.73$	0.82	g.l. = 28 $p = 0.55$
Leguminosas	<i>Acacia</i>	0.07	$t = 0.04$	2.65	$t = -0.02$	0.71	$t = -0.99$
	<i>Andira</i>	0.07	g.l. = 28 $p = 0.96$	2.65	g.l. = 28 $p = 0.98$	0.77	g.l. = 28 $p = 0.32$

*A letra “t” representa o teste t realizado entre valores dos dois índices de diversidade e da equabilidade entre as três situações investigadas (*Acacia* x *Marcetia*; *Andira* x *Marcetia*; *Acacia* x *Andira*), acompanhado pelos graus de liberdade (g.l.) e valores de p.

Relacionado à partição aditiva da diversidade, observamos que aproximadamente 35% do total da riqueza de espécies foi devido aos componentes dentro e entre parcelas (α_1 e β_1 ; Figura 9A). Em contrapartida, os componentes que representam cada Mussununga em separado (β_2) e a paisagem (β_3), compreenderam juntos mais da metade da riqueza total de espécies (65.2%) (Figura 9A). A riqueza esperada nos níveis mais baixos de amostragem (α_1 e β_1) constituiu uma proporção aproximada ao dobro do valor da partição observada ($\approx 62\%$; Figura 9A).

A partição aditiva do índice de Shannon revelou que a α -diversidade compreendeu 64,4% do total da diversidade de espécies da vegetação de Mussununga (Figura 8B). Por outro lado, seguindo para os níveis mais altos da amostragem, foi observada apenas 14,5% entre parcelas (β_1), 8,3% entre Mussunungas (β_2) e 12,8% entre paisagens (β_3 ; Figura 9B). Além disso, a maior proporção do índice de Shannon foi encontrada para o componente α_1 (64,4%; parcelas), e quando consideramos todos os níveis observados da β -diversidade (35,6%; β_1 , β_2 e β_3), podemos observar que seus valores somados foram superiores aos valores esperados (8,33%) nesta randomização baseada em indivíduos (Figura 9B).

A riqueza de espécies nos níveis mais baixos da partição (α_1 e β_1) foi significativamente menor do que a esperada ao acaso. Por outro lado, para os níveis mais elevados (β_2 e β_3) foi observada maior riqueza do que a esperada ao acaso (Figura 9A). Relacionado ao índice de Shannon, embora o α_1 tenha sido significativamente superior quando comparado à α -diversidade da riqueza de espécies, pode-se notar que ainda permaneceu significativamente menor do que a riqueza esperada (Figura 9A e 9B). Todos os componentes da β -diversidade para o índice de Shannon exibiram valores significativamente maiores do que o esperado ao acaso, entretanto, quando comparados à riqueza de espécies, os níveis β_1 e β_3 apresentaram menor riqueza e o β_2 não diferiu estatisticamente (Figura 9A e 9B).

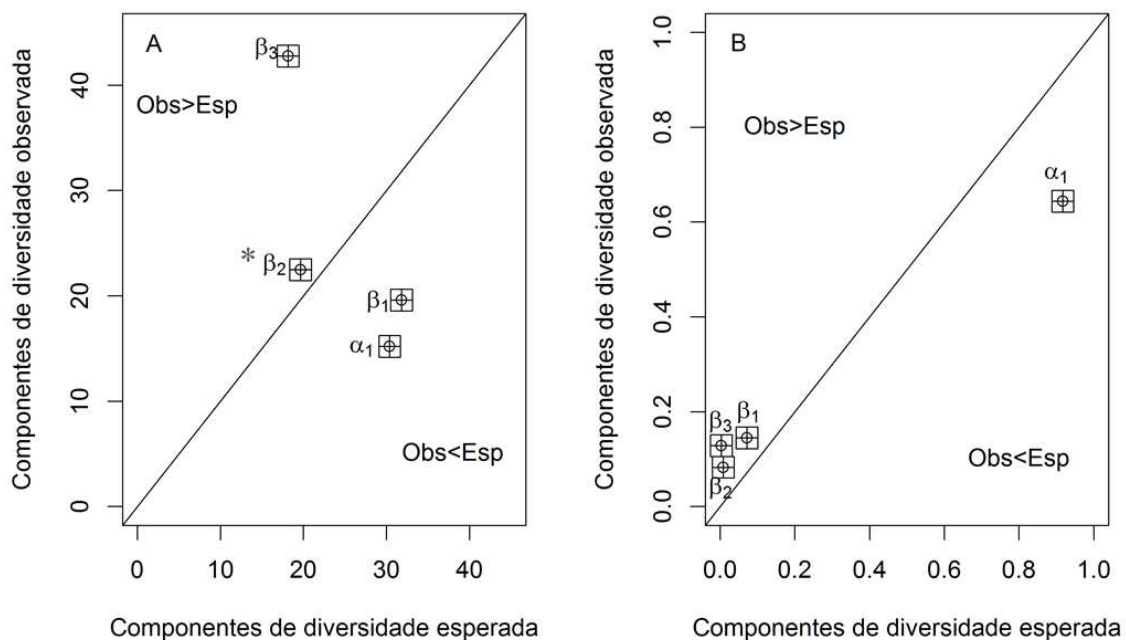


Figura 9. Comparação dos componentes de diversidade observada e esperada da riqueza de espécies (A) e do índice de diversidade de Shannon (B). Componentes de diversidade observada foram plotados em função da média das distribuições do modelo nulo (valores esperados). *Valores não significativos.

3.2. Estrutura da vegetação x fatores abióticos

Entre as parcelas de *Acacia* e *Marcetia*, diferenças significativas nos parâmetros de luz transmitida total e riqueza de espécies foram reveladas, onde as parcelas de *Marcetia* apresentaram maior porcentagem de luz transmitida total e as parcelas de *Acacia* uma maior riqueza de espécies (Figuras 10 e 11, respectivamente).

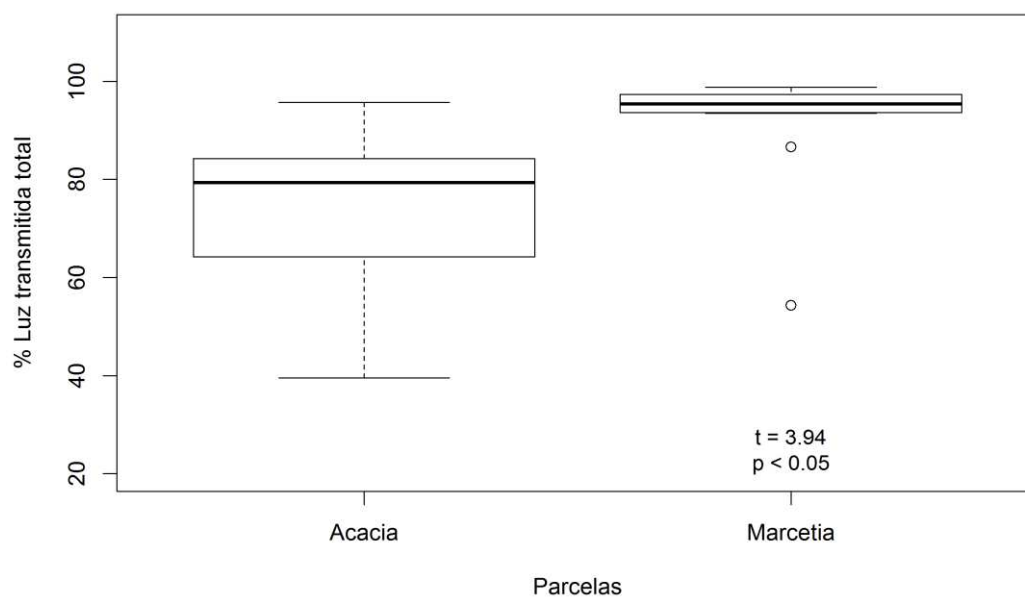


Figura 10. Luz transmitida total (%) entre o conjunto de 30 parcelas (15 *Acacia mangium* e 15 *Marcetia taxifolia* (BA)) amostradas em três Mussunungas invadidas por *Acacia mangium*, no Município de Caravelas, sul da Bahia.

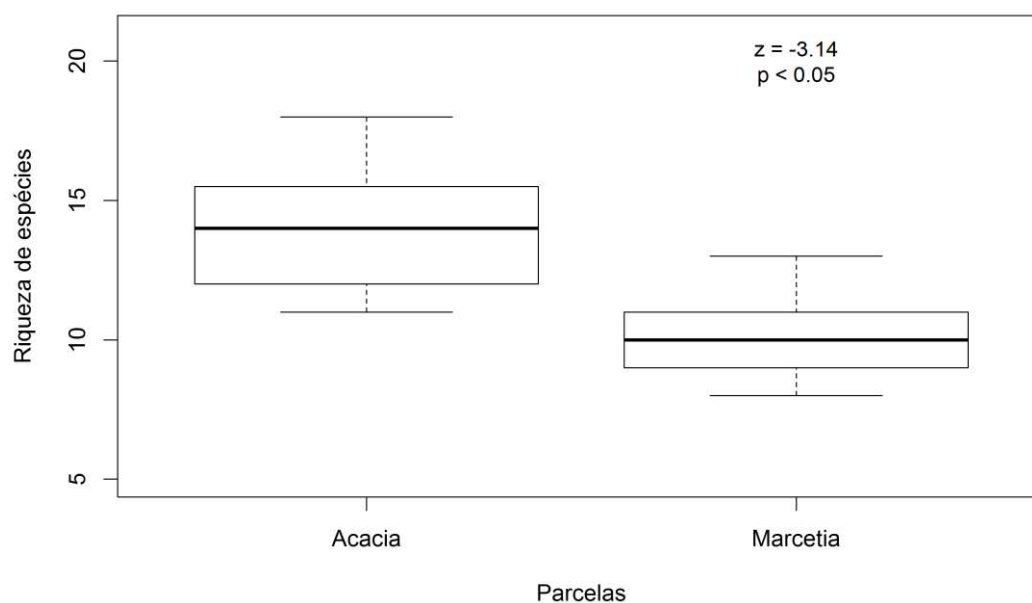


Figura 11. Riqueza de espécies entre o conjunto de 30 parcelas (15 *Acacia mangium* e 15 *Marcetia taxifolia* (BA)) amostradas em três Mussunungas invadidas por *Acacia mangium*, no Município de Caravelas, sul da Bahia.

4. DISCUSSÃO

A comparação da riqueza de espécies entre as parcelas das áreas invadidas (*Acacia* x *Marcetia*) revelou que as parcelas focadas na leguminosa invasora possui um maior número de espécies do que as parcelas de *Marcetia taxifolia*, e que seus valores de diversidade taxonômica não diferiram estatisticamente (Figuras 7 e 11; Tabela 1). Nossos resultados são contrários ao relatado na literatura, onde comunidades vegetais invadidas geralmente apresentam tendência a uma diminuição, por vezes drástica, da riqueza e diversidade de espécies nativas, especialmente quando as espécies invasoras possuem hábito arbóreo e se estabelecem em ambientes com vegetação gramíneo-lenhosa, uma vez que o impacto de tais espécies gera muito mais perturbações no local, do que invasoras graminóides em um ambiente florestal por exemplo (Hejda et al. 2009; Alberio & Comparatore 2014; Lazzaro et al. 2015).

O padrão diferenciado, relacionado à uma maior riqueza e abundância das espécies nas áreas de Mussununga invadidas por *Acacia mangium*, pode ser atribuído ao tempo de residência no ambiente, e consequentemente, à fase do processo de invasão em que ela se encontra. A esse respeito, Pyšek & Hulme (2005) observaram que a dinâmica espaço-temporal das espécies invasoras apresenta três fases. A fase *lag* (latência), período de expansão lenta, onde ocupam pontualmente poucos locais, seguida por uma rápida expansão, a fase exponencial, e posteriormente, uma terceira fase ocorre sendo caracterizada por pouca ou nenhuma expansão da espécie invasora, uma vez que ela já se encontra dominante no ambiente invadido. Vitousek et al. (1987) descreveram em um Parque Nacional no Havaí, o histórico de uma invasora introduzida, a *Myrica faya* Aiton. Após 16 anos do seu primeiro registro, a espécie apresentava cobertura de 600 hectares no parque, e oito anos depois já havia se estabelecido em mais de 12 mil hectares. Tendo em vista o histórico de permanência da *Myrica* na ilha vulcânica, podemos inferir que provavelmente tal invasora passou da fase de latência para a fase exponencial, uma vez que sua cobertura aumentou em 20 vezes nos últimos oito anos de observação do estudo. Ainda de acordo com os mesmos autores, a *M. faya* poderia predominar nesse ambiente por muitos anos, impedindo o estabelecimento das nativas do local por competição. Em face disso, uma vez que a riqueza e abundância das espécies nativas continuam em progresso nas Mussunungas invadidas, sugerimos que a *Acacia mangium* ainda esteja no início da sua fase exponencial.

Observando nossos resultados relacionados à porcentagem de luz transmitida entre as parcelas de *Acacia* e *Marcetia* nas áreas invadidas, percebemos que apesar da

diversidade de espécies não apresentar diferenças significativas, a invasora já iniciou o processo de mudança no ambiente abiótico, uma vez que já está causando sombreamento em uma fisionomia aberta de Mussununga, com espécies completamente adaptadas à exposição de radiação solar intensa (Figura 10). Em alguns anos, a probabilidade é de que o potencial de invasibilidade da leguminosa exótica se revele mais forte, exercendo cada vez mais influência nas taxas de colonização das espécies (DelVecchio et al. 2015), levando ao declínio da diversidade e riqueza das nativas, com subsequente dominância na cobertura da *A. mangium* na vegetação de Mussununga (terceira fase da dinâmica espaço-temporal da invasão).

Os dados de riqueza e abundância de espécies obtidos a partir da comparação do conjunto de parcelas focadas em *Andira* e em *Marcetia*, referente as três Mussunungas não invadidas, apresentaram maiores valores para as parcelas da leguminosa nativa, exibindo diferenças significativas (Figuras 7 e 8). No caso da *Andira*, por pertencer a um gênero comprovadamente fixador de nitrogênio (Sprent 2009), maiores valores de diversidade e riqueza em comparação com as parcelas de *Marcetia*, podem estar relacionados com uma possível interação de facilitação da leguminosa com as espécies nativas na vegetação de Mussununga (Capítulo 3). Levando em consideração este aspecto, mecanismos facilitadores podem ocorrer dentro das comunidades juntamente com a competição, criando uma situação de equilíbrio entre interações positivas e negativas (Callaway & Walker 1997; Olofsson et al. 1999). Dessa maneira, à medida que houver uma melhora na disponibilidade de recursos, a riqueza de espécies aumentará, no qual, apenas algumas espécies altamente competitivas se tornarão dominantes suprimindo as outras, resultando novamente em uma baixa diversidade de espécies (Bertness & Callaway 1994; Doležal et al. 2013). Tais considerações nos permitem inferir que a *Andira* cf. *ormosioides* pode estar auxiliando no aumento da abundância e riqueza dessas espécies nativas, fazendo com que as condições abióticas severas da Mussununga sejam abrandadas, e no momento onde a abundância estiver muito alta, a competição poderá atuar promovendo o equilíbrio entre as interações.

Com exceção da diversidade taxonômica que não diferiu em nenhuma das três situações aqui investigadas, na comparação da riqueza e abundância das espécies entre os conjuntos de parcelas de *Acacia* e *Andira*, a leguminosa invasora apresentou maiores valores revelando diferenças (Figuras 7 e 8; Tabelas 1). Tais resultados, podem ser atribuídos a características estruturais e fisiológicas inerentes ao gênero *Acacia*, que fazem delas facilitadoras em potencial de outras espécies, como a arquitetura de sua

copa e a fixação biológica de nitrogênio atmosférico (N₂) (Lodge 1993; Yang et al. 2009). Considerando que as áreas invadidas possuem fisionomia gramíneo-lenhosa com espaçamento entre os indivíduos (solo desnudo), as plantas nativas sofrem com forte estresse luminoso. Dessa maneira, como discutido anteriormente, a sombra fornecida pela copa da *Acacia mangium* pode auxiliar no estabelecimento de espécies tolerantes à sombra, uma vez que de acordo com o estudo de Yang et al. (2009), esta invasora apresentou maiores efeitos facilitadores, com melhor temperatura de tamponamento e maior redução na radiação, quando comparada à *Acacia auriculiformes*. Aliada a essa característica, embora a nativa *Andira* pertença a um gênero reconhecidamente fixador de nitrogênio atmosférico (Sprent 2009), há relatos sugerindo que as acácias exóticas fixam significativamente mais do que as nativas pertencentes ao mesmo gênero, quando calculadas as contribuições da fixação de N₂ entre ambas (Tye & Drake 2012), mostrando que esse grupo de leguminosas fixadoras são ainda mais eficientes na condição de exótica invasora.

A partição aditiva da diversidade revelou que 65,2% do total da riqueza de espécies explicou os componentes entre Mussunungas (β_2) e entre paisagens (β_3), contrastando com a maior parte do índice de Shannon que foi explicado pela riqueza dentro (α_1) e entre parcelas (β_1) (Figura 9). Esses resultados podem ser atribuídos aos padrões de dominância e raridade das espécies, de modo que as mais abundantes se difundiram por toda a paisagem conferindo a maior parte da α -diversidade nos componentes α_1 e β_1 , assim como o aumento do esforço amostral pode explicar boa parte da riqueza apresentada nos componentes β_2 e β_3 através da inclusão de espécies raras na amostragem (Crist et al. 2003; Gering et al. 2003). Essa questão pode ser levada para os nossos resultados, uma vez que em torno de um terço (31,88%) do total de espécies é compartilhado entre as paisagens, as quais são as mais abundantes nas parcelas, constituindo boa parte da α -diversidade (Figura 9; ANEXO Tabela 1).

A literatura reconhece que altos níveis de β -diversidade podem se referir à heterogeneidade do habitat ou limitação da dispersão (Scheiner 2003; López-Martínez et al. 2013). A esse respeito, as áreas invadidas por *Acacia mangium* estão localizadas em uma região onde ocorre extração de areia da Mussununga, a construção de uma rodovia (BR-418) há alguns anos, além de estarem presentes entre talhões de eucalipto, não possuindo mais a sua matriz original de Floresta Ombrófila Densa associada (Figuras 1 e 3). Todo esse desequilíbrio no entorno das áreas de estudo, pode ter colaborado para a expansão da *Acacia* no sistema, originando uma maior

heterogeneidade ambiental, uma vez que os níveis de distúrbio podem influenciar fortemente a invasibilidade do habitat (Richardson & Pyšek 2006; Theoharides & Dukes 2007). Somado a esses fatores, as acácias australianas podem revelar outras características que facilitem seu acesso aos recursos disponíveis no solo, como grande biomassa de raízes, possibilitando maior acesso à água e nutrientes (Morris et al. 2011; Funk et al. 2013).

As áreas de Mussununga estudadas possuem grande heterogeneidade ambiental, apresentando maiores variações nas condições abióticas e nos recursos disponíveis. Em função disso, o acúmulo de 65,2% da riqueza observada nos componentes de diversidade entre Mussunungas (β_2) e entre paisagens (β_3) pode ser atribuído tanto por essa gama de fatores acima citados, quanto pela distância entre as áreas invadidas e não-invadidas (≈ 250 Km). Esses fatores contribuem para o total da riqueza de espécies (γ), de maneira a influenciar na sua distribuição e coexistência, uma vez que a β -diversidade resulta da resposta delas às variações entre localidades. Além disso, a diversidade pode ser geralmente observada em um extremo pelo grau de especialização das espécies em relação ao habitat (Shmida & Wilson 1985; Heino 2005; Jankowski et al. 2009) ou em outro extremo, pela absoluta generalização delas (Sax et al. 2007).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados neste estudo foram contrários à nossa hipótese (1) de que a invasão da leguminosa exótica, *Acacia mangium*, ocasionaria a perda de diversidade taxonômica das espécies nativas da vegetação de Mussununga. Entretanto, os valores de luz transmitida total confirmam a hipótese (2) que a invasão acarreta a diminuição da radiação solar para o substrato herbáceo-arbustivo, de forma que ao longo do tempo este filtro abiótico poderá perder sua intensidade, induzindo a entrada de espécies tolerantes à sombra nesta fisionomia.

Embora os resultados relacionados à primeira hipótese contradigam o relatado na literatura, provavelmente o tempo de residência da *Acacia mangium* na Mussununga tenha sido o principal fator responsável por ainda observarmos aumentos significativos da riqueza e abundância das nativas nas parcelas focadas na leguminosa invasora.

Tendo em vista que a *Acacia* está no início da sua fase de expansão, provavelmente em alguns anos a diversidade e riqueza de espécies nativas dessa região entrará em declínio, sendo esperado que o potencial de invasão da leguminosa seja atribuído ao fato dela exercer maior influência nas taxas de colonização das espécies, e

não necessariamente por desempenhar efeito direto sobre as taxas de extinção através da exclusão competitiva de plantas já estabelecidas, o que levaria muito mais tempo (Yurkonis & Meiners 2004).

Relacionado à riqueza de espécies ter revelado valores significativamente maiores para a leguminosa invasora em detrimento da nativa, o fato da Mussununga invadida ser um ambiente previamente perturbado, pode ter contribuído com a diminuição da resistência da vegetação contra a entrada e estabelecimento de novas espécies (DelVecchio et al. 2015). Considerando que espécies pertencentes ao gênero *Acacia* tendem a fixar mais do que as próprias nativas fixadoras, as relações simbióticas com bactérias fixadoras de N₂, tornam-se importantes para o seu sucesso na fase de estabelecimento (Rodríguez-Echeverría 2011, Tye & Drake 2012).

De um modo geral, todos esses aspectos supracitados não deveriam ser avaliados e vistos de maneira isolada, pois traços morfofisiológicos trabalham em conjunto, contribuindo para elevar a capacidade de invasão e dispersão dessas espécies exóticas invasoras (Gibson et al. 2011).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberio, C. & Comparatore, V. (2014). Patterns of woody plant invasion in an Argentinean coastal grassland. *Acta Oecologica*, 54:65-71.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22 (6):711-728.
- Anderson, M.C. (1964). Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. *The Journal of Ecology*, 52 (1):27-41.
- Arai, M. (2006). A grande elevação eustática do Mioceno e sua influência na origem do Grupo Barreiras. *Revista do Instituto de Geociências-USP*, 6:1–6.
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9:95-99.
- Badalamenti, E.; Gristina, L.; La Mantia, T.; Novara, A.; Pasta, S.; Lauteri, M.; Fernandes, P.; Correia, O. & Máguas, C. (2014). Relationship between recruitment and mother plant vitality in the alien species *Acacia cyclops* A. Cunn. ex G. Don. *Forest Ecology and Management*, 331:237-244.
- Benayas, J.M.R.; Newton, A.C.; Diaz, A. & Bullock, J.M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325:1121–1124.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *TREE*, 9(5):191-193.
- Biachini, E.; Pimenta, J.A. & Santos, F.A.M. (2001). Spatial and Temporal Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 44 (3):269-276.
- Boudiaf, I.; Baudoin, E.; Sanguin, H.; Beddier, A.; Thioulouse, J.; Galiana, A.; Prin, Y.; Le Roux, C.; Lebrun, M. & Duponnois, M.R. (2013). The exotic legume tree species, *Acacia mearnsii*, alters microbial soil functionalities and the early development of a native tree species, *Quercus suber*, in North Africa. *Soil Biology & Biochemistry*, 65:172-179.
- Breshears, D.D. & Ludwig, J.A. (2010). Near-ground solar radiation along the grassland–forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. *Austral Ecology*, 35:31-40.
- Burnham, K. P.; Anderson, D. R. & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background,

- observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65:23-35.
- Buso-Júnior, A.A. (2010). *Dinâmica ambiental holocênica (vegetação, clima e nível relativo marinho) baseada em estudos interdisciplinares de alta resolução, no litoral norte do estado do Espírito Santo*. Piracicaba: Universidade de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Ciências). 190p.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78:1958–1965.
- Chapin III, F.S.; Zavaleta, E.S.; Eviner, V.T.; Naylor, R.L.; Vitousek, P.M.; Reynolds, H.L.; Hooper, D.U.; Lavorel, S.; Sala, O.E.; Hobbie, S.E.; Mack, M.C. & Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405:234–242.
- Colwell, R.K. (2013). *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Correia, M.; Castro, S.; Ferrero, V.; Crisóstomo, J.A. & Rodríguez-Echeverría, S. (2014). Reproductive biology and success of invasive Australian acacias in Portugal. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174:574–588.
- Crist, T.O.; Veech, J.A.; Gering, J.C.; Summerville, K.S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *The American Naturalist*, 162:734-743.
- D' Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. (1992). Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23:63-87.
- Daehler, C.C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34:183–211.
- Davis, M.A.; Grime, J.P. & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.*, 88:528-534.
- Dent, D.H.; DeWalt, S. J. & Denslow, J. S. (2013). Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *Journal of Vegetation Science*, 24:530-542.
- Del Vecchio, S.; Pizzo, L. & Buffa, G. (2015). The response of plant community diversity to alien invasion: evidence from a sand dune time series. *Biodivers. Conserv.*, 24:371-392.

- Doležal, J., Yakubov, V. & Hara, T. (2013). Plant diversity changes and succession along resource availability and disturbance gradients in Kamchatka. *Plant Ecol.*, 214:477–488.
- Drenovsky, R.E.; Grewell, B.J.; D’Antonio, C.M.; Funk, J.L.; James, J.J.; Molinari, N.; Parker, I.M. & Richards, C.L. (2012). Functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany*, 110:141 –153.
- Enright, W.D. (1999). The Effect of Terrestrial Invasive Alien Plants on Water Scarcity in South Africa. *Phys. Chem. Earth*, 25(3):237-242.
- Fernandes, P.; Antunes, C.; Correia, O. & Máguas, C. (2015). Do climatic and habitat conditions affect the reproductive success of an invasive tree species? An assessment of the phenology of *Acacia longifolia* in Portugal. *Plant Ecol.*, 216:343–355.
- Ferreira, V.B.R.; Nascimento, M.T. & Menezes, L.F.T. (2014). Floristic and phytogeographic pattern of native field in southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 28(3): 465-475.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user’s manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 36p.
- Funk, J.L.; Glenwinkel, L.A. & Sack, L. (2013). Differential allocation to photosynthetic and non-photosynthetic nitrogen fractions among native and invasive species. *Plos One*, 8(5):1-10.
- Gaertner, M.; Den Breeyen, A.; Hui, C. & Richardson, D.M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean- type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33:319-338.
- Gering, J.C.; Crist, T.O. & Veech, J.A. (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17:488-499.
- Gibson, M.R.; et al. (2011). Reproductive biology of Australian acacias: important mediator of invasiveness? *Diversity and Distributions*, 17:911-933.
- Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, 50:1578-1587.

- Hejda, M.; Pyšek, P. & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J. Ecol.*, 97:393-403.
- Hellmann, C.; Sutter, R.; Rascher, K.G.; Máguas, C.; Correia, O. & Werner, C. (2011). Impact of an exotic N₂-fixing Acacia on composition and N status of a native Mediterranean community. *Acta Oecologica*, 37:43-50.
- Hernández, L.; Martínez- Fernández, J.; Cañellas, I. & De La Cueva, A.V. (2014). Assessing spatio-temporal rates, patterns and determinants of biological invasions in forest ecosystems. The case of Acacia species in NW Spain. *Forest Ecology and Management*, 329:206–213.
- Higgins, S.I. & Richardson, D.M. (2014). Invasive plants have broader physiological niches. *PNAS*, 111(29):10610–10614.
- Higgins, S.I.; Richardson, D.M. & Cowling, R.M. (2000). Using a Dynamic Landscape Model for Planning the Management of Alien Plant Invasions. *Ecological Applications*, 10(6):1833–1848.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 375p.
- Hui, C.; Richardson, D.M.; Visser, V. & Wilson, J.R.U. (2014). Macroecology meets invasion ecology: performance of Australian acacias and eucalypts around the world revealed by features of their native ranges. *Biol. Invasions*, 16:565–576.
- IBGE. (1987). *Folha SE. 24 Rio Doce: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra*/Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro: IBGE. 548p.
- Jankowski, J.E.; Ciecka, A.L.; Meyer, N.Y. & Rabenold, K.N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscape. *Journal of Animal Ecology*, 78:315-327.
- Joly, C.A.; Metzger, J.P. & Tabarelli, M. (2014). Experiences from the brazilianatlantic forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, 204:459–473.
- Jonckheere, I.; Fleck, S.; Nackaerts, K.; Muys, B.; Coppin, P.; Weiss, M. & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121:19-35.

- Lazzaro, L.; Giuliani, C.; Benesperi, R.; Calamassi, R. & Foggi, B. (2015). Plant species loss and community nestedness after leguminous tree *Acacia pycnantha* invasion in a Mediterranean ecosystem. *Folia Geobot.*, 50:229-238.
- Leão, T.C.C.; Fonseca, C.R.; Peres, C.A. & Tabarelli, M. (2014). Predicting extinction risk of Brazilian Atlantic Forest angiosperms. *Conservation Biology*, 28(5):1349-1359.
- Liao, C.; Peng, R.; Luo, Y.; Zhou, X.; Wu, X.; Fang, C.; Chen, J.; Li, B. (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol.*, 177:706-714.
- Lima, R.A.F.; Mori, D.P.; Pitta, G.; Melito, M.O.; Bello, C.; Magnago, L.F.; Zwiener, V.P.; Saraiva, D.D.; Marques, M.C.M.; Oliveira, A.A. & Prado, P.I. (2015). How much do we know about the endangered Atlantic Forest? Reviewing nearly 70 years of information on tree community surveys. *Biodivers.Conserv.*, 24:2135-2148..
- Lodge, D.M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:133-137.
- López-Martínez, J.O.; Hernández-Stefanoni, J.L.; Dupuy, J.M. & Meave, J.A. (2013). Partitioning the variation of woody plant β -diversity in a landscape of secondary tropical dry forests across spatial scales. *Journal of Vegetation Science*, 24:33-45.
- Magnago, L.F.S.; Edwards, D.P.; Edwards, F.A.; Magrach, A.; Martins, S.V. & Laurance, W.F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102:475–485.
- Meira-Neto, J.A.A.; Souza, A.L.; Lana, J.M. & Valente, G.E. (2005). Composição florística, espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de Muçununga nos municípios de Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore*, 29:139–150.
- Moran, E.V. & Alexander, J.M. (2014). Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species. *Ecology Letters*, 17:637–649.
- Morris, T.L.; Esler, K.J.; Barger, N.N.; Jacobs, S.M. & Cramer, M.D. (2011). Ecophysiological traits associated with the competitive ability of invasive Australian acacias. *Diversity and Distributions*, 17:898–910.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.

- Nascimento, M.T.; Araújo, R.M.; Dan, M.L.; Netto, E.B.F. & Braga, J.M.A. (2013). The imperial palm (*Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook) as an invasive species of a wetland in Brazilian Atlantic forest. *Wetlands Ecol. Manage.*, 21:367-371.
- Nicotra, A.B.; Chazdon, R.L. & Iriarte, S.V. (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80(6):1908-1926.
- Olofsson, J.; Moen, J. & Oksanen, L. (1999). On the Balance between Positive and Negative Plant Interactions in Harsh Environments. *Oikos*, 86(3):539-543.
- Osunkoya, O.O.; Othman, F.E. & Kahar, R.S. (2005). Growth and competition between seedlings of an invasive plantation tree, *Acacia mangium*, and those of a native Borneo heath-forest species, *Melastomabeccarianum*. *Ecol. Res.*, 20:205-214.
- Pintó-Marijuan, M.P. & Munné-Bosch, S.M. (2013). Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in Plant Science*, 18:660-666.
- Powell, K.I.; Chase, J.M. & Knight, T.M. (2011). A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *American Journal of Botany*, 98(3):539–548.
- Preston, F.W. (1960). Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41:611-627.
- Pyšek, P. & Hulme, P.E. (2005). Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to process. *Ecoscience*, 12:302-315.
- R Development Core Team. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rascher, K.G.; Große-Stoltenberg, A.; Máguas, C.; Meira-Neto, J.A.A. & Werner, C. (2011). *Acacia longifolia* invasion impacts vegetation structure and regeneration dynamics in open dunes and pine forests. *Biol. Invasions*, 13:1099–1113.
- Rice, S.K.; Westerman B. & Federici, R. (2004). Impacts of the exotic, nitrogen-fixing black locust (*Robinapseudoacacia*) on nitrogen-cycling in a pine–oak ecosystem. *Plant Ecol.*, 174(1):97-107.
- Richardson, D.M.; Carruthers, J.; Hui, C.; Impson, F.A.C.; Miller, J.T.; Robertson, M.P.; Rouget, M.; Le Roux, J.J. & Wilson, J.R.U. (2011). Human-mediated introductions of Australian acacias – a global experiment in biogeography. *Diversity and Distributions*, 17:771–787.

- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progr. Phys. Geogr.*, 30:409-431.
- Rodríguez-Echeverría, S.; Le Roux, J.J.; Crisostomo, J.A. & Ndlovu, J. (2011). Jack-of-all-trades and master of many? How does associated rhizobial diversity influence the colonization success of Australian Acacia species? *Div. Distrib.*, 17:946-957.
- Santoro, R.; Jucker, T.; Carboni, M. & Acosta, A.T.R. (2012). Patterns of plant community assembly in invaded and non-invaded communities along a natural environmental gradient. *Journal of Vegetation Science*, 23:483-494.
- Santos, R.D.; Araújo, W.S.; Claessen, M.E.C.; Paula, J.L.; Souza, J.L.R.; Perez, D.V. & Souza, J.S. (2004). *Levantamento expedito dos solos das reservas florestais de Linhares e Sooretama no Estado do Espírito Santo*. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, n.49 (Embrapa Solos. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento). 68p.
- Santos-Filho, F.S.; Almeida Jr., E.B. & Zickel, C.S. (2013). Do edaphic aspects alter vegetation structures in the Brazilian Restinga? *Acta Botanica Brasilica*, 27(3):613-623.
- Saporetto-Júnior, A.W. (2009). *Vegetação e solos de Muçununga em Caravelas, Bahia*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. Tese (Doutorado em botânica). 127p.
- Saporetto-Júnior, A.W.; Schaefer, C.E.G.R.; Souza, A.L.; Soares, M.P.; Araújo, D.S.D. & Meira-Neto, J.A.A. (2012). Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobot.*, 47:29-39.
- Sax, D.F.; Stachowicz, J.J.; Brown, J.H.; Bruno, J.F.; Dawson, M.N.; Gaines, S.D.; et al. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol. Evol.*, 22:465-471.
- Scheiner, S.M. (2003). Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12:441-447.
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12:1-20.
- Silva, U.S.R. & Matos, D.M.S. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 15:3035-3043.
- Silveira, F.A.O.; Negreiros, D. & Fernandes, G.W. (2004). Influência da luz e da temperatura na germinação de sementes de *Marcetia taxifolia* (A.St.-Hil.) DC. (Melastomataceae). *Acta bot. bras.*, 18(4):847-851.

- Simonelli, M.; Souza, A.L.; Peixoto, A.L. & Silva, A.F. (2008). Floristic Composition and Structure of the Tree Component of a Muçununga Forest in the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brasil. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 100:251-370.
- Sprent, J.I. (2009). *Legume nodulation: A Global Perspective*, Chichester: Wiley-Blackwell. 200p.
- StatSoft, Inc. (2004). *STATISTICA (data analysis software system)*, version 7. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>> Acesso em: 12 mai. 2016.
- Tabarelli M.; Aguiar, A.V.; Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P. & Peres, C.A. (2010). Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: lessons from aging human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143: 2328–2340.
- Tabarelli, M.; Peres, C.A. & Melo, F.P.L. (2012). The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: Emerging prospects for the tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, 155:136-140.
- Theoharides K.A. & Dukes J.S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol.*, 176:256–273.
- Tye, D.R.C. & Drake, D.C. (2012). An exotic Australian *Acacia* fixes more N than a coexisting indigenous *Acacia* in a South African riparian zone. *Plant Ecol.*, 213:251–257.
- Veech, J.A.; Summerville, K.S.; Crist, T.O. & Gering, J.C. (2002). The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*, 99:3-9.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R & Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 123p.
- Vitousek, P.M.; Walker, L.R.; Whiteaker, L.D.; Mueller-Dombois, D. & Matson, P.A. (1987). Biological Invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, 238:802-804.
- Yang, L.; Nan L.; Hai R., Jun W. (2009). Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, 257:1786-1793.
- Yang, Q.; Carrillo, J.; Jin, H.; Shang, L.; Hovick, S.M.; Nijjer, S.; Gabler, C.A.; Li, B. & Siemann, E. (2013). Plant-soil biota interactions of an invasive species in its

native and introduced ranges: Implications for invasion success. *Soil Biology & Biochemistry*, 65:78-85.

Yurkonis, K.A.; Meiners, S.J. (2004). Invasion impacts local species turnover in an successional system. *Ecology Letters*, 7:764-769.

CAPÍTULO II

INFLUÊNCIA DA INVASÃO POR *Acacia mangium* Willd. SOBRE AS REGRAS DE MONTAGEM DE MUSSUNUNGAS

1. INTRODUÇÃO

O movimento de espécies através de ações antropogênicas é uma das formas mais profundas de alterações globais (Kuebbing & Nuñez 2014). Espécies vegetais exóticas, tornaram-se componentes dominantes em vários ecossistemas, com grandes chances de seu estabelecimento, dispersão e impactos sobre o ambiente invadido serem modulados por interações com as espécies vizinhas (Richarson et al. 2011; Kuebbing & Nuñez 2014). Essas relações dinâmicas entre as plantas, são dependentes de condições bióticas e abióticas, constituindo em uma variedade de processos ecológicos que exercem papel importante na estruturação das assembleias de espécies conhecidos como regras de montagem ou *assembly rules*. Entre as regras de montagem incluem-se as interações ecológicas, a limitação da dispersão, eventos aleatórios de colonização e extinção (Pugnaire et al. 2001; Cornwell et al. 2006; Pausas & Verdú 2010).

No âmbito ecológico, dentre os processos mais estudados estão os filtros ambientais e a competição (Webb et al. 2002; Vamosi et al. 2009). Embora ambos possam atuar simultaneamente, essas duas regras de montagem possuem efeitos diferentes sobre as estratégias ecológicas de espécies coocorrentes (Cornwell et al. 2006; Mouillot et al. 2007; Cianciaruso et al. 2012). Os filtros ambientais atuam nas características ecológicas dos organismos, conhecidas como traços, eliminando as espécies que não possuem traços para permanecer sob um determinado conjunto de condições restritivas, levando à convergência de estratégias na comunidade local (Keddy et al. 1992; Cornwell et al. 2006). Por outro lado, interações competitivas resultam da diferenciação ecológica entre espécies coocorrentes, no qual uma delas possuiria maior habilidade competitiva caso persistissem no mesmo habitat, e a menos que as espécies apresentassem nichos diferentes, haveria exclusão competitiva (Stubbs & Wilson 2004; Cornwell et al. 2006).

Abordagens a respeito da filogenia de comunidades nos fornece informações de que as regras de montagem se baseiam no nicho ou em processos neutros (Webb et al. 2002). Avanços relacionados à filogenia, juntamente com os métodos de construção de super-árvores para o estudo filogenético das comunidades, permitem que sua estrutura seja avaliada filogeneticamente (Webb et al 2002). Dadas as relações filogenéticas do

banco regional de espécies, considerando que os traços funcionais sejam conservados nas linhagens evolutivas, o agrupamento filogenético (*clustering*) surgirá quando espécies coexistentes forem mais aparentadas do que o esperado ao acaso, apresentando os filtros ambientais como fatores atuantes na estruturação das assembleias. Em contraste, a dispersão filogenética (*overdispersion*) ocorrerá quando as espécies coocorrentes forem filogeneticamente mais distintas do que o esperado ao acaso, demonstrando o papel predominante da competição na estruturação das assembleias (Webb et al. 2002; Cavender-Bares 2009; Vamosi et al. 2009; Gotzenberger et al. 2012).

Outras forças ecológicas, como a facilitação, também podem gerar comunidades filogeneticamente não-aleatórias (Valiente-Banuet & Verdú 2007). Interações positivas (facilitação) ocorrem quando o desempenho de um indivíduo aumenta em decorrência da melhora do ambiente abiótico pelo outro (Olofsson et al. 1999). No entanto, mecanismos facilitadores podem coocorrer dentro das comunidades juntamente com a competição, criando uma situação de equilíbrio entre interações positivas e negativas (Callaway & Walker 1997; Olofsson et al. 1999). No momento que a severidade ambiental representa uma limitação primária sobre a aptidão da planta (Callaway 1995), o melhoramento das condições ambientais advindo de outras espécies pode ser de grande importância em situações de estresse.

Espécies de *Acacia* originadas da Austrália e Nova Guiné foram introduzidas no Brasil e tornaram-se componentes dominantes em alguns ecossistemas terrestres, apresentando grande potencial de invasão em ambientes com condições abióticas variadas (Rascher et al. 2011; Badalamenti et al. 2014). Tais espécies exibem crescimento rápido, são adaptadas a solos de baixa fertilidade nos trópicos úmidos, com ampla faixa de acidez (pH 4.5 a 6.5), não tolerando ambientes sombreados (Vadez et al. 2005). Além disso, as acácias apresentam alta capacidade na fixação de nitrogênio, podendo alterar a composição e funcionamento dos ecossistemas, seja pelo aumento da competição por recursos com as espécies nativas (Werner et al. 2010; Morris et al. 2011; Pintó-Marijuan & Munné-Bosch 2013) ou por exemplo, acarretando mudanças na ciclagem de nutrientes (Vitousek et al. 1987). A esse respeito, leguminosas fixadoras de nitrogênio introduzidas no Brasil (Balieiro et al. 2003; Mochiutti et al. 2007), vêm mostrando adaptação às condições edafoclimáticas locais, incluindo a australiana *Acacia mangium* Willd. (Franco et al. 1995).

Neste contexto da invasão, a Floresta Atlântica do norte do Espírito Santo e sul da Bahia, apresenta associação com um tipo de vegetação savânica denominada Mussununga, que ocorre sobre manchas de Espodossolos, pobres em nutrientes e ricos em ácido húmico (IBGE 1987; Veloso et al. 1991; Saporetti-Júnior et al. 2012), agregando um complexo vegetacional que varia desde formações campestres a florestais ao longo de toda região da Floresta de Tabuleiros (Meira-Neto et al. 2005; Simonelli et al. 2008).

Tendo em vista a invasão biológica por *Acacia mangium* na vegetação de Mussununga, ferramentas como a filogenia de comunidades, são importantes para o esclarecimento e entendimento sobre quais regras de montagem estão atuando na estruturação das comunidades e no funcionamento desses ecossistemas invadidos. Com relação à invasão de *Acacia mangium*, o esclarecimento se a fixação de nitrogênio, pela sua associação com bactérias fixadoras, é uma importante regra de montagem nos ecossistemas invadidos é fundamental para entendermos os processos ecológicos que dirigem e montam as comunidades invadidas. Portanto, hipotetizamos que a invasão por *Acacia mangium* ocasiona alterações nas regras de montagem das comunidades de Mussunungas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Áreas de Estudo

O estudo da invasão foi conduzido em áreas de Mussununga pertencentes ao Grupo Suzano Papel e Celulose, Município de Caravelas (17°39' S; 39°14' O), sul da Bahia (Figura 1). A Mussununga apresenta ocorrência descontínua sobre toda região das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas do sul da Bahia e norte do Espírito Santo, formando um complexo vegetacional que varia desde fisionomias graminóides até florestais. Os Espodossolos onde se desenvolvem são caracteristicamente arenosos, extremamente pobres, geralmente hidromórficos e ricos em ácido húmico (Saporetti-Júnior 2009). Este complexo está localizado sobre o Grupo Barreiras, que constitui sedimentos do Terciário, sendo caracterizado pela ocorrência descontínua e regularidade geomorfológica, desde o Estado do Amapá até o Rio de Janeiro (IBGE 1987; Arai 2006). O clima da região é Af – tropical sem estação seca, segundo a classificação de Köppen. Precipitação média anual de 1377mm e temperatura média de 23.9°C (Alvares et al. 2013).

A Reserva Natural Vale abrange parte da bacia hidrográfica do Rio Doce, situada no Município de Linhares (19°06' para 19°18'S; 39°45' para 40°19'W), norte do Espírito Santo, compreendendo 22.000ha (Figura 1). A área controle foi instalada neste ambiente por ser preservado, não havendo invasão por *Acacia mangium*.

A vegetação de Mussununga presente na Reserva da Vale ocorre sobre Espodossolos compostos principalmente por quartzo, formados sob altas condições de umidade (Santos et al. 2004), constituindo solos arenosos pobres em nutrientes, cuja primeira camada atinge seu máximo aos 60 cm de profundidade (Garay 2003).

O clima da região segue a classificação de Köppen, tipo AW – tropical com verões secos. Precipitação e temperatura médias anuais de 1291 mm e 23,5 °C, respectivamente (Alvares et al. 2013).

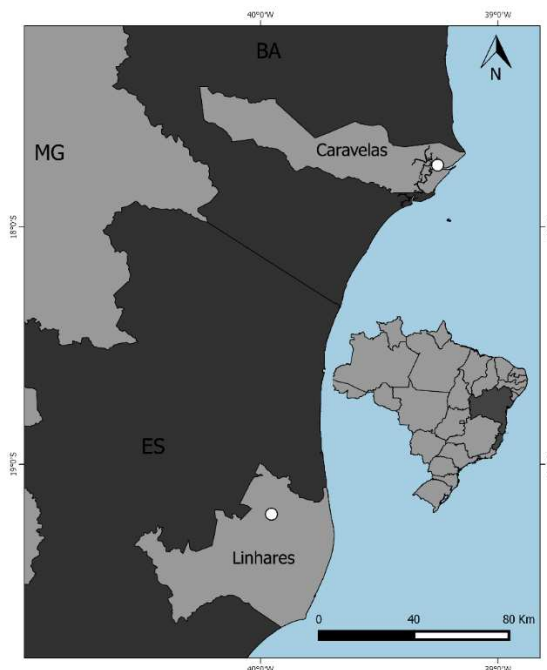


Figura 1. Mapa da localização geográfica do Município de Caravelas, sul da Bahia e da Reserva Natural Vale, Município de Linhares, norte do Espírito Santo. Criação: Marcelo Henrique de Oliveira.

2.2. Desenho amostral

Para o estudo da vegetação de Mussunungas invadidas por *Acacia mangium*, foram instaladas 30 parcelas circulares com três metros de raio e 28,27m² cada. *Marcetia taxifolia* Triana é uma espécie pertencente à família Melastomataceae que está presente naturalmente tanto em ambientes com *Acacia* quanto nos ambientes sem *Acacia*, tendo sido selecionada como espécie controle após observação prévia da associação da invasora com as espécies nativas da região. Além disso, o estudo foi

realizado em três Mussunungas com fisionomia gramíneo-lenhosa, constituindo 30 parcelas, 15 com uma *A. mangium* no centro como referência, e as 15 restantes com uma *M. taxifolia*, sendo distribuídas 10 parcelas em cada Mussununga (cinco com *Acacia*; cinco com *Marcetia*), formando pares que distam 12m entre si (Figura 2). As espécies amostradas nas parcelas tiveram seus indivíduos contados para o cálculo da abundância, independente das formas de vida.

A amostragem das áreas controle foi conduzida da mesma forma que nas Mussunungas invadidas (Figura 2). A *Andira* cf. *ormosioides* que pertence a um gênero da família Fabaceae (leguminosa) reconhecido por fixar nitrogênio atmosférico (N₂) (Sprent 2009), foi selecionada como espécie referência em substituição à invasora *Acacia mangium*, para fins comparativos. Esta leguminosa nativa apresenta porte lenhoso, sendo morfológicamente semelhante à *Acacia*. *Marcetia taxifolia* permaneceu como espécie controle, tendo em vista que faz parte da composição florística natural da vegetação de Mussununga. Sendo assim, a amostragem constituiu 30 parcelas, sendo 10 em cada Mussununga (cinco com *Andira*; cinco com *Marcetia*).

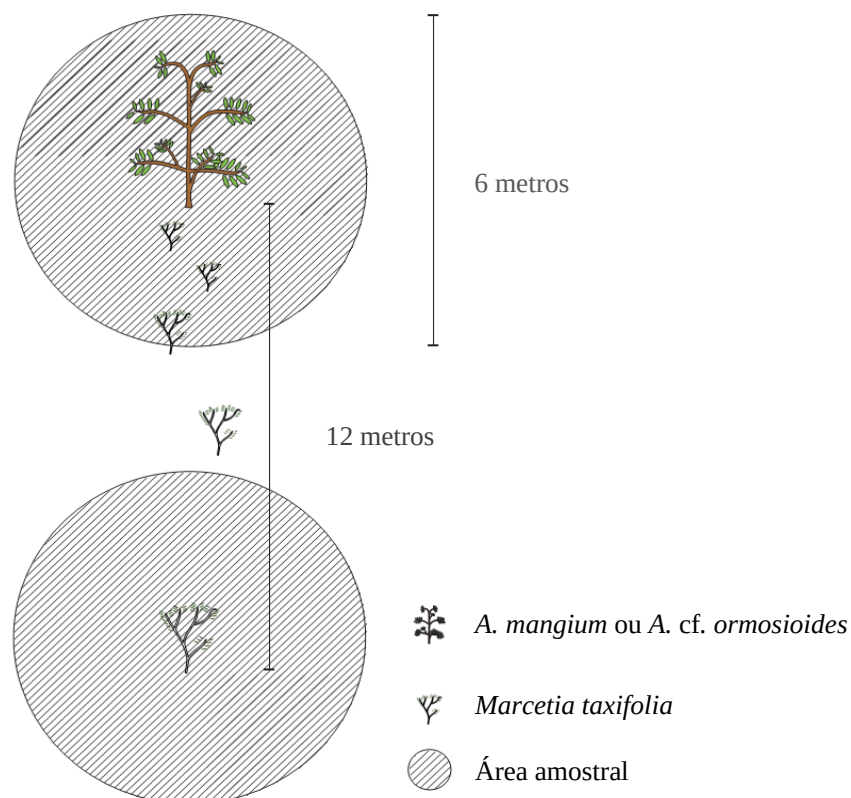


Figura 2. Esquema da amostragem das parcelas de *Acacia mangium*/*Andira* cf. *ormosioides* e *Marcetia taxifolia* nas áreas com vegetação de Mussununga, Município de Caravelas, sul da Bahia e Município de Linhares, norte do Espírito Santo. Criação: Florian Ulm.

2.3. Estrutura e Diversidade Filogenética

Para os cálculos de estrutura e diversidade filogenética foram analisadas apenas as angiospermas, sendo retiradas da amostra duas espécies de pteridófitas: *Blechnum serrulatum* Rich e *Pteridium arachnoide* subsp. *campestre*.

A análise da estrutura filogenética das comunidades de Mussununga utilizou o modelo nulo sem constrição que mantém a riqueza de espécies por parcela. Porém todo o *pool* de espécies (metacomunidade) apresenta a mesma chance de ser sorteado com 1000 permutações (modelo nulo 2 “*unconstrained model*”; Webb et al. 2002). Foi gerada uma árvore filogenética a partir de uma super árvore (R20120829mod.new), baseada no *Angiosperm Phylogeny Group* III (APG 2009). O comprimento dos ramos da árvore foi ajustado pelo algoritmo *Branch Length Adjuster* (BLADJ), em função da idade dos clados fornecidos por Gastauer & Meira Neto (no prelo). A árvore filogenética foi gerada no programa Phylocom *version* 4.2 (Webb et al. 2008).

Quatro métricas filogenéticas baseadas na abundância das espécies foram calculadas: distância média par-a-par (MPD), distância média do táxon mais próximo (MNTD), índice de parentesco líquido (NRI) e o índice do táxon mais próximo (NTI) (Cianciaruso et al. 2009; Vamosi et al. 2009; Webb et al. 2002; Webb et al. 2008). O MPD calcula a distância filogenética média entre todas as combinações dos pares de espécies; MNTD mensura a distância filogenética do táxon mais próximo de todas as espécies. O Phylocom compara as medidas observadas com a hipótese nula, utilizando os índices de NRI e NTI, que são medidas padronizadas do MPD e MNTD, respectivamente. Valores positivos de NRI e NTI indicam maior proximidade filogenética entre as espécies do que o esperado ao acaso, de modo que valores negativos indicam que são mais distantes filogeneticamente (Cianciaruso et al. 2009; Webb et al. 2008). O NTI foi proposto como medida de agrupamento filogenético terminal, indicando quando positivo que há muitas espécies congênicas ou confamiliares (Cianciaruso et al. 2009). Todas as métricas filogenéticas supracitadas foram geradas utilizando o programa Phylocom *version* 4.2 (Webb et al. 2008).

A diversidade filogenética foi calculada pela distância filogenética total utilizando o índice PD (Phylogenetic Diversity) inserido no programa Phylocom *version* 4.2 (Webb et al. 2008).

2.4. Análises Estatísticas

Para os valores das medidas padronizadas NRI e NTI foi realizado um teste *t* para amostra única, onde diferenças significativas relacionadas ao valor de *p* (< 0.05), indicam estrutura filogenética diferente do acaso, com os valores positivos e negativos de média sugerindo agrupamento ou sobredispersão filogenética, respectivamente.

Foi realizada uma ANOVA hierárquica para as métricas de diversidade e estrutura filogenética (NRI e NTI), entre as parcelas de *Acacia* e *Marcetia* BA nas áreas invadidas, e entre as parcelas de *Andira* e *Marcetia* ES nas áreas controle, uma vez que estas parcelas encontram-se aninhadas em cada Mussununga.

Todos os testes supracitados foram analisados utilizando o *software* STATISTICA *version* 7.0 (StatSoft 2004).

3. RESULTADOS

Especialmente para o conjunto de dados relacionados à estrutura e diversidade filogenética, a lista foi composta por 66 espécies, distribuídas em 33 famílias.

Os valores médios da estrutura filogenética representados pela distância média par-a-par (MPD) e do táxon mais próximo (MNTD), revelaram agrupamento para todas as situações (parcelas de *Acacia*, *Marcetia* BA, *Andira* e *Marcetia* ES; Tabela 1). Relacionado ao índice de parentesco líquido (NRI) as parcelas de *Acacia* e *Marcetia* BA foram significativamente agrupadas, as de *Andira* significativamente sobredispersas, porém *Marcetia* ES não diferiu do aleatório ($p=0.203$; Tabela 2). As parcelas de *Andira* não diferiram do acaso pelo NTI ($p=0.321$), enquanto que para o restante das situações, os valores foram positivos indicando agrupamento filogenético (Tabela 2).

Comparações dentro de cada conjunto de dados, invadidas (*Acacia* x *Marcetia* BA) e não-invadidas (*Andira* x *Marcetia* ES), revelaram diferenças significativas para os valores positivos de NRI, entre as parcelas de *Acacia* e *Marcetia* BA. Enquanto que, entre as parcelas de *Andira* e *Marcetia* no ES, nenhuma das métricas foi estatisticamente significativa, indicando estrutura aleatória (Figura 3).

As parcelas de *Acacia* e *Andira* diferiram significativamente das parcelas de *Marcetia* BA e *Marcetia* ES, respectivamente, com as leguminosas invasora e nativa apresentando valores superiores de diversidade filogenética (PD) dentro de cada situação (Figura 4).

Tabela 1. MPD (*Mean Pairwise Distance*) e MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance*) baseados no modelo nulo constrangido, referente às parcelas alocadas nas seis áreas de Mussununga gramíneo-lenhosa invadidas (*Acacia mangium* e *Marcetia taxifolia* BA) e não-invadidas (*Andira cf. ormosioides* e *Marcetia taxifolia* ES), nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo, respectivamente. N = número de parcelas por situação.

Parcelas	N	Métricas	Média ± DP
<i>Acacia</i>	15	MPD	225.17±6.20
		MNTD	128.24±19.59
<i>Marcetia</i> BA	15	MPD	215.02±11.26
		MNTD	124.19±25.28
<i>Andira</i>	15	MPD	234.20±4.46
		MNTD	168.70±26.60
<i>Marcetia</i> ES	15	MPD	231.83±5.59
		MNTD	166.38±17.13

Tabela 2. NRI (*Net Relatedness Index*) e NTI (*Nearest Taxon Index*) baseados no modelo nulo constrangido, referente às parcelas alocadas nas seis áreas de Mussununga gramíneo-lenhosa invadidas (*Acacia mangium* e *Marcetia taxifolia* BA) e não-invadidas (*Andira cf. ormosioides* e *Marcetia taxifolia* ES), nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo, respectivamente. N = número de parcelas por situação; valores significativos de *p* indicam que a estrutura filogenética é diferente do aleatório segundo teste *t single sample*.

Parcelas	N	Métricas	Média ± DP	<i>t</i> -valor	<i>p</i>
<i>Acacia</i>	15	NRI	0.78±1.09	2.77	< 0.05
		NTI	1.24±1.18	4.06	< 0.01
<i>Marcetia</i> BA	15	NRI	1.84±1.31	5.46	< 0.01
		NTI	1.96±0.98	7.73	< 0.01
<i>Andira</i>	15	NRI	-0.60±0.59	-3.94	< 0.01
		NTI	-0.26±0.97	-1.03	0.321*
<i>Marcetia</i> ES	15	NRI	-0.21±0.61	-1.34	0.203*
		NTI	0.44±0.62	2.73	< 0.05

*valores não significativos.

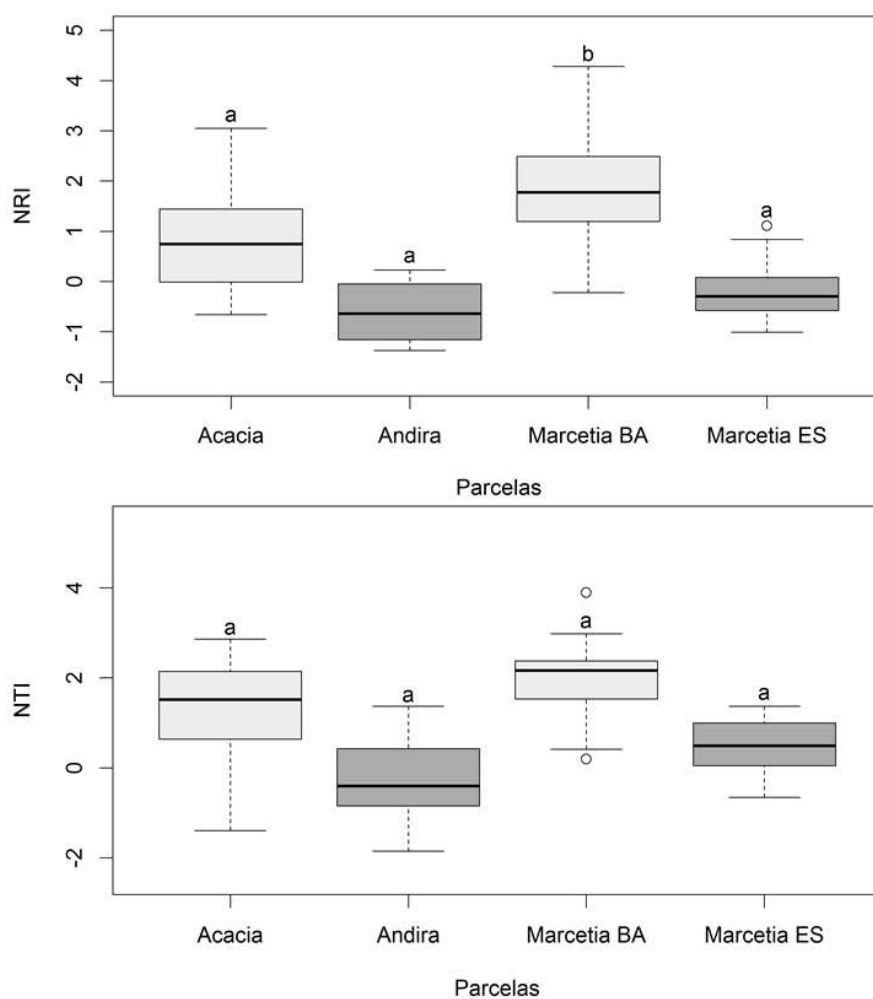


Figura 3. Boxplots dos valores de NRI e NTI entre as duas situações em áreas invadidas (em cinza claro) e não-invadidas (em cinza escuro) nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo respectivamente. Letras diferentes, dentro de cada situação, significa diferença estatística.

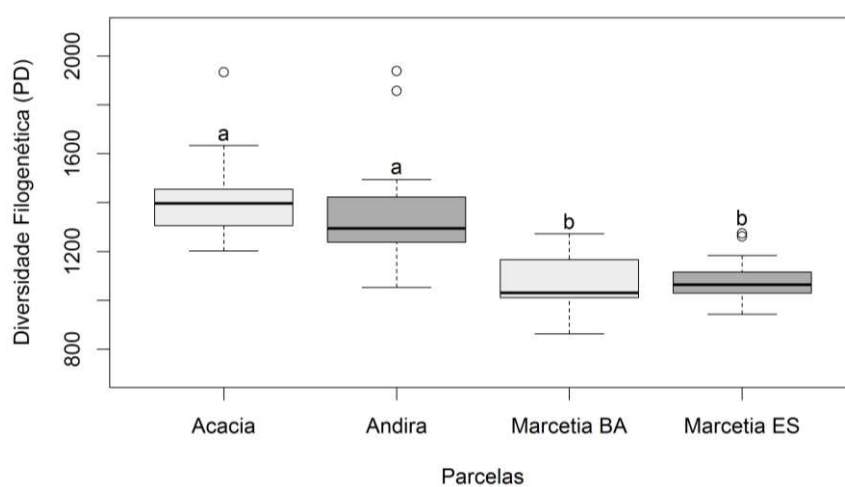


Figura 4. Boxplots dos valores de diversidade filogenética (PD) entre as duas situações em áreas invadidas (em cinza claro) e não-invadidas (em cinza escuro) nos Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo respectivamente. Letras diferentes, dentro de cada situação, significa diferença estatística.

4. DISCUSSÃO

Nas comparações realizadas entre as duas situações aqui investigadas (*Acacia* x *Marcetia* BA; *Andira* x *Marcetia* ES) foi observada maior diversidade filogenética nas parcelas referentes às leguminosas invasoras e nativas em comparação com as parcelas referentes às em plantas de *Marcetia* (Figura 4). Este resultado sugere um efeito da facilitação nas áreas em que leguminosas fixadoras de nitrogênio se estabelecem nas Mussunungas. O agrupamento de NTI e NRI revelado nas parcelas em Mussunungas com invasão de *Acacia mangium* sugerem duas possibilidades: i) *Acacia mangium* invadiu Mussunungas com menos nichos ocupados, mais agrupados filogeneticamente pela falta de clados adaptados aos nichos vagos ou ii) *Acacia mangium* invadiu Mussunungas com filtros ambientais mais fortes e que tinham maior agrupamento filogenético pela exclusão de clados por força dos filtros ambientais (desses filtros), indicando a ocorrência de maior quantidade de nichos vagos no ambiente. No entanto, as parcelas com indivíduos de *Andira*, nas Mussunungas não invadidas, apresentaram NRIs e NTIs com sobredispersão, apontando para uma maior quantidade de nichos preenchidos ou para filtros ambientais mais brandos (Figura 3).

Nas parcelas invadidas por *Acacia*, os valores de luz transmitida total (capítulo I) foram menores em comparação com parcelas focadas em *Marcetia* nas Mussunungas com invasão de *Acacia*. Esses resultados sugerem que indivíduos de *Acacia mangium* aumentam o sombreamento e consequentemente abrandam as condições abióticas permitindo que espécies menos adaptadas às condições estressantes associadas à forte radiação solar se estabeleçam no ambiente (Yang et al. 2009).

As espécies exóticas invasoras, inclusive as pertencentes ao gênero *Acacia*, são consideradas ameaças à biodiversidade, sendo apontadas como as responsáveis pelo decréscimo na riqueza e diversidade de espécies em diversos ecossistemas (Costello et al. 2000; Rascher et al. 2011; Alberio & Comparatore 2014). No caso das parcelas focadas em *Acacia mangium* ocorreu o inverso: o número de espécies foi significativamente maior do que nas parcelas de *Marcetia taxifolia* nas Mussunungas invadidas por *Acacia* (capítulo I). Deste modo, provavelmente a presença da leguminosa facilita a ocorrência de algumas espécies, pelo menos enquanto a invasão se encontra em um estágio recente e o sombreamento das copas de *Acacia* não atuem como forte filtro ambiental, sendo importante considerar a escala de tempo quando se trata de impactos da invasão sobre as espécies nativas (Richardson et al. 2007).

Neste contexto, é importante ressaltar que a extinção de espécies vegetais pode levar décadas, podendo ser causada por processos correntes na comunidade (Gaertner et al. 2009). A presença de um maior número de espécies nas parcelas invadidas quando comparadas com as parcelas de *Marcetia* BA é compreensível, uma vez que a *Acacia mangium* ainda se encontra no início da fase exponencial de invasão na Mussununga (Capítulo I) e o seu potencial de dispersão, colonização e estabelecimento ainda está em processo de desenvolvimento. Embora as exóticas invasoras não sejam as principais responsáveis pela extinção de populações de espécies nativas a curto prazo, isto não significa que elas não estejam reduzindo a biodiversidade (Gaertner et al. 2009), fato este que pode ocorrer por meio de declínios na abundância de algumas populações gerando uma diminuição da diversidade genética (Davis 2003).

Baseado no conservadorismo dos traços dentro do *pool* de espécies regional (metacomunidade), a estrutura filogenética das duas situações analisadas neste estudo, revelou agrupamento de NRI e NTI para as parcelas com *Acacia* e *Marcetia* nas Mussunungas invadidas, indicando que as comunidades podem estar sendo estruturadas por filtro ambiental (Figura 3; Cavender-Bares et al. 2004). Alterações no ambiente originadas pela invasão podem levar a um agrupamento filogenético das comunidades (Vamosi et al. 2009), uma vez que as espécies tenderão a ser estreitamente relacionadas filogeneticamente, compartilhando requisitos ambientais semelhantes (Cavender-Bares et al. 2009). Tal padrão agrupado de NRI e NTI aponta que as espécies possuem características particulares sendo capazes de se manterem na comunidade através da sua tolerância ao meio abiótico, sendo a utilização do habitat um traço conservado dentro do *pool* de espécies (Webb et al. 2002).

Por outro lado, nas parcelas com *Andira*, relacionadas às Mussunungas não invadidas, houve sobredispersão de NRI e NTI, o que pode ser efeito de competição e/ou de efeitos dependentes de densidade (p.e. herbivoria) como regras predominantes de montagem (Figura 3; Cavender-Bares et al. 2004), o que também foi observado para o NTI nas parcelas com *Marcetia* das Mussunungas não invadidas por *Acacia*. Outras forças estruturantes, que não a competição e efeitos dependentes de densidade, também podem estar atuando na montagem dessas comunidades sobredispersas, como a facilitação (Valiente-Banuet & Verdú 2007). A leguminosa nativa pertence ao gênero *Andira* que é reconhecidamente fixadora de nitrogênio (Sprent 2009), podendo tal padrão de sobredispersão estar ocorrendo, como consequência de facilitação (Verdú et al. 2009). Espécies “benfeitoras” e aquelas facilitadas por elas, apresentam tendência a

serem distantemente relacionadas filogeneticamente (sobredispersas), apresentando nichos diferentes que aumentam a probabilidade de coexistirem por longos períodos (Valiente-Banuet & Verdú 2007; Verdú et al. 2009).

Em relação à diversidade filogenética (PD), as Mussunungas invadidas mostraram maiores valores do que as áreas controle (Figura 4). Onde as comunidades são estruturadas pela facilitação, ocorre o aumento na abundância das espécies e na riqueza, elevando a diversidade filogenética (Valiente-Banuet et al. 2006; Callaway 2007). Tal acréscimo na riqueza e abundância de espécies pode ser atribuído aos distúrbios recorrentes no entorno das áreas diminuindo a resistência contra entrada de espécies de fora do sistema (forte ação antrópica; ver figura 3, página 18).

A fisionomia de Mussununga invadida pela *Acacia mangium* é caracterizada por apresentar vegetação aberta, com espécies herbáceas e arbustivas de baixa estatura (até dois metros), solo nu e alta incidência de radiação solar, com a invasora sendo a única espécie de hábito arbóreo no ambiente (até oito metros). Atributos estruturais das espécies nativas juntamente com a radiação solar intensa a nível do solo, qualifica tais espécies como não tolerantes à baixa intensidade de luz, apontando este fator abiótico como um forte filtro ambiental atuante na montagem dessas comunidades, uma vez que está selecionando espécies adaptadas a tais condições de intensidade luminosa.

Os valores de luz transmitida total revelaram um sombreamento significativo exercido pelas plantas de *Acacia mangium* em um ambiente comumente de vegetação aberta (Capítulo I). A invasão por espécies de *Acacia* pode causar mudanças estruturais intensas em ambientes abertos, pois suas altas taxas de crescimento tendem a ser extraordinariamente diferentes do que as das espécies nativas quando expostas a intensa radiação (Osunkoya et al. 2005; Rascher et al. 2011). O predomínio das acácias no estrato superior pode suprimir as espécies nativas (Rascher et al. 2011) pela diminuição drástica da luz direta, indispensável a estas espécies.

Por outro lado, espécies de *Acacia* apresentam propriedades que podem auxiliar na facilitação de muitas espécies, pois o sombreamento ocasionado por sua copa reduz a temperatura e a radiação incidente, criando condições mais amenas em situações estressantes (Yang et al. 2009). Além disso, o fornecimento de sombra exercido por indivíduos adultos de plantas lenhosas, auxilia as plântulas em desenvolvimento, diminuindo o estresse sob duras condições abióticas do meio, em uma das fases mais vulneráveis do ciclo de vida das plantas (Castanho & Prado 2014).

Apesar desse melhoramento nas condições abióticas promovidas pela facilitação exercida pela leguminosa invasora, de modo geral, a superioridade da *Acacia mangium* é mantida pela alta taxa de crescimento (Osunkoya et al. 2005). Com o impacto da invasão, ao longo do tempo, as espécies do estrato herbáceo-arbustivo das áreas de estudo que apresentam exigência de luz solar, podem ser substituídas por aquelas tolerantes à sombra, gerando alterações no banco de sementes do solo. As espécies formadoras de banco poderão, gradativamente, ser substituídas pelas não formadoras, caracterizando um processo de sucessão florestal (Dahlgren et al. 2006; Wilson et al. 2011). Neste caso, se as áreas invadidas por *Acacia* chegarem a essa fase, as Mussunungas deixarão de existir nestas áreas.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos neste estudo a partir de comparações entre as parcelas de *Acacia* e *Marcetia* BA (áreas invadidas), bem como entre as parcelas de *Andira* e *Marcetia* ES (áreas controle) utilizando a estrutura e diversidade filogenética, amparadas por parâmetros de riqueza, abundância e luz total transmitida (Capítulo I), revelaram um padrão relacionado à facilitação das espécies nativas pelas leguminosas invasora e nativa.

Tendo em vista que a facilitação pode ser vista como um ponto positivo, uma vez que culmina no melhoramento das condições abióticas estressantes para as espécies nativas, devemos considerar que a *Acacia mangium* é uma excelente colonizadora, não apresentando inimigos naturais na vegetação de Mussununga, possuindo elevada taxa de crescimento relativo, crescimento em biomassa acima e abaixo do solo e elevada capacidade de dispersão, especialmente em ambientes com tamanha disponibilidade de luz (Osunkoya et al. 2005). Além disso, a leguminosa invasora é fixadora de nitrogênio atmosférico (N₂), exercendo grande influência na ciclagem de nutrientes, levando a fortes alterações na estrutura e diversidade da vegetação natural, sendo uma ameaça a esse ecossistema ainda pouco estudado, restrito ao norte do Estado do Espírito Santo e sul do Estado da Bahia, Brasil.

Questões ambientais como as da estabilização de dunas em Portugal, onde utilizaram espécies de *Acacia* pela sua capacidade de crescer em ambientes severos, tornando-se uma ameaça aos ecossistemas dunares, nos faz perceber o quão difícil é controlar tais invasoras, sendo imprescindível o estabelecimento de ações prioritárias, iniciando pela prevenção, evitando a introdução indiscriminada, seja das espécies com

reconhecido potencial invasor ou daquelas cujo potencial não se conhece (Marchante 2001; Marchante et al. 2008, 2009).

Portanto, o conhecimento da susceptibilidade de diferentes ambientes à invasão, sobre como essas espécies se dispersam, bem como, o papel delas em áreas perturbadas e não perturbadas, são informações de fundamental importância para adoção de medidas eficazes na gestão dessas áreas (Marchante 2001; Moodley et al. 2013).

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberio, C. & Comparatore, V. (2014). Patterns of woody plant invasion in an Argentinean coastal grassland. *Acta Oecologica*, 54:65-71.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.L.M.; Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6):711-728.
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classifications for the orders and families of the flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnaeus Society*, 161:105–121.
- Arai, M. (2006). A grande elevação eustática do Mioceno e sua influência na origem do Grupo Barreiras. *Revista do Instituto de Geociências-USP*, 6:1–6.
- Badalamenti, E.; Gristina, L.; La Mantia, T.; Novara, A.; Pasta, S.; Lauteri, M.; Fernandes, P.; Correia, O. & Máguas, C. (2014). Relationship between recruitment and mother plant vitality in the alien species *Acacia cyclops* A. Cunn. ex G. Don. *Forest Ecology and Management*, 331:237-244.
- Balieiro, F.C.; Dias, L.E; Franco, A.A.; Campello, E.F.C. & Faria, S.M. (2004). Acúmulo de nutrientes na parte aérea, na serrapilheira acumulada sobre o solo e decomposição de filódios de *Acacia mangium* Wild. *Ciência Florestal*, 14(1):59-65.
- Callaway R. M. (2007). Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht. 404p.
- Callaway, R.M. & Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78:1958–1965.
- Callaway, R.M. (1995). Positive interactions among plants. *Bot. Rev.*, 61:306-349.
- Castanho, C. T. & Prado, P. I. (2014). Benefit of Shading by Nurse Plant Does Not Change along a Stress Gradient in a Coastal Dune. *Plos One*, 9(8): e105082. doi:10.1371/journal.pone.0105082.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D. D.; Baum, D. A. & Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist*, 163:823–843.
- Cavender-Bares, J.; Kozak, K. H.; Fine, P. V. A.; Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7):693-715.

- Ciencialaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J. & Petchey, O.L. (2012). The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Evolution and Systematics*, 14:205–216.
- Cornwell, W.K.; Schilck, D.W. & Ackerly, D.D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87:1465-1471.
- Costello, D.A.; Lunt, I.D. & Williams, J.E. (2000). Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* on plant composition of coastal grasslands in south- eastern Australia. *Biol. Conserv.*, 96:113-121.
- Dahlgren, J.P.; Eriksson, O.; Bolmgren, K.; Strindell, M. & Ehrlén, J. (2006). Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17:577–582.
- Davis, M.A. 2003. Does competition from new species threaten long- term residents with extinction? *Bioscience*, 53:481–489.
- Franco, A.A.; Dias, L.E.; Faria, S.M. de; Campello, E.F.C. & Silva, E.M.R. da. (1995). Uso de leguminosas florestais noduladas e micorrizadas como agentes de recuperação e manutenção da vida do solo: um modelo tecnológico. *Oecologia brasiliensis*, 459-467.
- Gaertner, M.; Den Breëyen, A.; Hui, C. & Richardson, D.M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean- type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33:319-338.
- Garay, I.; Kindel, A.; Carneiro, R.; Franco, A.A.; Barros, E. & Abbadie, L. (2003). Comparação da matéria orgânica e de outros atributos do solo entre plantações de *Acacia mangium* e *Eucalyptus grandis*. *R. Bras. Ciências do Solo*, 27:705-712.
- Götzenberger, L.; de Bello, F.; Bråthen, K.A.; Davison, J.; Dubuis, A.; Guisan, A.; Leps, J.; Lindborg, R.; Moora, M.; Partel, M.; Pellissier, L.; Pottier, J.; Vittoz, P.; Zobel, K. & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biol. Rev.*, 87:111–127.
- IBGE. (1987). *Folha SE. 24 Rio Doce*: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra/Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro: IBGE. 548p.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2):157-164.

- Kuebbing, S.E. & Nuñez, M.A. (2014). Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology*, 21(2):926-934.
- Marchante, E.; Kjoller, A.; Struwe, S. & Freitas, H. (2009). Soil recovery after the removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: consequences for ecosystem restoration. *Biol Invasion*, 11(4):813-823.
- Marchante, E.; Kjoller, A.; Struwe, S. & Freitas, H. (2008). Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Appl. Soil. Ecol.*, 40:210-217.
- Marchante, H. (2001). *Invasão dos ecossistemas dunares portugueses por Acacia: uma ameaça para a biodiversidade nativa*. Coimbra: Universidade de Coimbra, Faculdade de Ciências e Tecnologia. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Coimbra. 165p.
- Meira-Neto, J.A.A.; Souza, A.L.; Lana, J.M. & Valente, G.E. (2005). Composição florística, espectro biológico e fitofisionomia da vegetação de Muçununga nos municípios de Caravelas e Mucuri, Bahia. *Revista Árvore*, 29:139–150.
- Mochiutti, S.; Higa, A.R.; Simon, A.A. (2007). Susceptibilidade de Ambientes Campestres à Invasão de Acácia-Negra (*Acacia mearnsii* De Wild.) no Rio Grande do Sul. *Floresta*, 37(2):239-253.
- Moodley, D.; Geerts, S.; Richardson, D.M. & Wilson, J.R.U. (2013). Different Traits Determine Introduction, Naturalization and Invasion Success In Woody Plants: Proteaceae as a Test Case. *Plos One*, 8(9):e75078. doi:10.1371/journal.pone.0075078
- Morris, T.L., Esler, K.J., Barger, N.N., Jacobs, S.M. & Cramer, M.D. (2011). Ecophysiological traits associated with the competitive ability of invasive Australian acacias. *Diversity and Distributions*, 17:898–910.
- Mouillot, D., Mason, N.W.H. & Wilson, J.B. (2007). Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia*, 152:729–737.
- Olofsson, J.; Moen, J. & Oksanen, L. (1999). On the Balance between Positive and Negative Plant Interactions in Harsh Environments. *Oikos*, 86(3):539-543.
- Osunkoya, O.O.; Othman, F.E. & Kahar, R.S. (2005). Growth and competition between seedlings of an invasive plantation tree, *Acacia mangium*, and those of a native Borneo heath-forest species, *Melastoma beccarianum*. *Ecol. Res.*, 20:205-214.

- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2010). The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience*, 60: 614-625.
- Pintó-Marijuan, M.P. & Munné-Bosch, S.M. (2013). Ecophysiology of invasive plants: osmotic adjustment and antioxidants. *Trends in Plant Science*, 18:660-666.
- Pugnaire, F.I. & Luque, M.T. (2001). Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93:42-49.
- Rascher, K.G.; Große-Stoltenberg, A.; Máguas, C.; Meira-Neto, J.A.A. & Werner, C. (2011). *Acacia longifolia* invasion impacts vegetation structure and regeneration dynamics in open dunes and pine forests. *Biol. Invasions.*, 13:1099–1113.
- Richardson, D.M. (1998). Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*, 12:18-26.
- Richardson, D.M.; Carruthers, J.; Hui, C.; Impson, F. A. C.; Miller, J. T.; Robertson, M. P.; Rouget, M.; Le Roux, J. J. & Wilson, J. R. U. (2011). Human-mediated introductions of Australian acacias – a global experiment in biogeography. *Diversity and Distributions*, 17:771–787.
- Richardson, D.M.; Holmes, P.M.; Esler, K.J.; Galatowitsch, S.M.; Stromberg, J.C.; Kirkman, S.P. & Hobbs, R.J. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diver. Distrib.*, 13(1):126–139.
- Santos, R.D.; Araújo, W.S.; Claessen, M.E.C.; Paula, J.L.; Souza, J.L.R.; Perez, D.V. & Souza, J.S. (2004). *Levantamento expedito dos solos das reservas florestais de Linhares e Sooretama no Estado do Espírito Santo*. Rio de Janeiro: Embrapa Solos, n.49 (Embrapa Solos. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento). 68p.
- Saporetti-Júnior, A.W. *Vegetação e solos de Muçununga em Caravelas, Bahia* (2009). Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. Tese (Doutorado em botânica). 127p.
- Saporetti-Júnior, A.W.; Schaefer, C.E.G.R.; Souza, A.L.; Soares, M.P.; Araújo, D.S.D. & Meira-Neto, J.A.A. (2012). Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobot.*, 47:29–39.
- Simonelli, M.; Souza, A.L.; Peixoto, A.L. & Silva, A.F. (2008). Floristic Composition and Structure of the Tree Component of a Muçununga Forest in the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brasil. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 100:251-370.
- Sprent, J.I. (2009). *Legume nodulation: A Global Perspective*, Chichester: Wiley-Blackwell. 200p.

- StatSoft, Inc. (2004). *STATISTICA (data analysis software system)*, version 7. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>> Acesso em: 12 mai. 2016.
- Stubbs, W.J. & Wilson, J. B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92:557–567.
- Valiente-Banuet, A.; Vital, A.; Verdú, M. & Callaway, R.M. (2006). Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 103:16812–16817.
- Valiente-Banuet, A. & Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10(11):1029–1036.
- Vamosi, S.M.; Heard, S.B.; Vamosi, J.C. & Webb, C.O. (2009). Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18:572–592.
- Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R & Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 123p.
- Verdú, M.; Rey, P.J.; Alcántara, J.M.; et al. (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *J. Ecol.*, 97:1171–1180.
- Vitousek, P.M.; Walker, L.R.; Whiteaker, L.D.; Mueller-Dombois, D. & Matson, P.A. (1987). Biological Invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, 238:802–804.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.B.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews of Ecology and Systematic*, 33:475–505.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. (2008). Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. *Bioinformatics* 24:2098–2100.
- Werner, C.; Zumkier, U.; Beyschlag, W. & Máguas, C. (2010). High competitiveness of a resource demanding invasive acacia under low resource supply. *Plant Ecol.*, 206:83–96.
- Wilson, J.R.U.; Gairifo, C.; Gibson, M.R.; Arianoutsou M.; Bakar, B.B.; Baret, S.; Celesti-Grapow, L.; DiTomaso, J.M.; Dufour-Dror, J.M.; Kueffer, C.; Kull, C.A.; Hoffmann, J.H.; Impson, F.A.C.; Loope, L.L.; Marchante, E.; Marchante, H.; Moore, J.L.; Murphy, D.J.; Tassin, J.; Witt, A.; Zenni, R.D.; Richardson, D.M. (2011). Risk assessment, eradication, and biological control:

global efforts to limit Australian acacia invasions. *Divers Distrib.*, 17:1030-1046. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00815.x

Yang, L.; Nan L.; Hai R., Jun W. (2009). Facilitation by two exotic *Acacia*: *Acacia auriculiformis* and *Acacia mangium* as nurse plants in South China. *Forest Ecology and Management*, 257:1786-1793.

CAPÍTULO III

RELAÇÃO SOLO-VEGETAÇÃO-LUZ EM FISIONOMIAS DE MUSSUNUNGA

1. INTRODUÇÃO

Padrões de diversidade, abundância e composição de espécies, aliados aos processos formadores das comunidades, são uma abordagem frequente nos estudos de comunidades ecológicas (Fauth et al. 1996). Tendo em vista que a Floresta Atlântica constitui a segunda maior Floresta Tropical brasileira, sendo melhor reconhecida como um complexo vegetacional (Rizzini 1979) que abriga grande heterogeneidade ambiental e endemismo de espécies, consistindo em um dos 25 *hotspots* de biodiversidade no mundo (Myers et al. 2000), investigar os processos que determinam a sua distribuição de espécies e os seus padrões de diversidade, tornam-se de extrema importância para sua conservação.

Ao longo da faixa costeira do Brasil, desde o estado do Amapá até o Rio de Janeiro, encontra-se uma unidade caracterizada por sua regularidade geomorfológica, denominada Grupo Barreiras (IBGE 1987; Arai 2006). Disposta sobre estes sedimentos continentais costeiros originados no Terciário, ocorre um tipo de vegetação associada à Floresta Atlântica denominada Mussununga. Originado do Tupi Guarani, o termo Mussununga refere-se ao solo arenoso (Meira Neto et al. 2005), sobre o qual encontra-se distribuída, sendo circundada pelas Florestas de Tabuleiros costeiros restritas ao norte do estado do Espírito Santo e sul do estado da Bahia.

Outros tipos de vegetação ocorrentes sobre manchas de solos arenosos são designados como semelhantes à Mussununga, seja por suas fisionomias, caso das Restingas, também associadas ao domínio Mata Atlântica, ou por pertencerem ao amplo domínio de Espodossolos, caso das Campinaranas, associadas à Floresta Amazônica (Damasco et al. 2013). Pouco se sabe sobre a origem dessas manchas de solos arenosos presentes nas Florestas Atlântica e Amazônica, contudo, algumas inferências já foram relatadas. Uma delas, aborda que tais manchas de solos são advindas de praias fluviais soerguidas, geradas pelo aprisionamento de corpos d'água nos períodos onde o nível do mar estava mais alto (Araújo et al. 2008), enquanto outra abordagem é de que são depósitos originados por intemperismo de rochas areníticas e/ou podzolização devido a flutuações do lençol freático (Anderson 1981).

Associadas a este tipo de solo, os tipos vegetacionais se distinguem por apresentar diferentes formações, indo de graminóides a florestais, sendo caracterizadas

por pronunciada esclerofilia, baixa diversidade e altos níveis de endemismo (Anderson 1981; Meira Neto et al. 2005; Saporetti-júnior 2009). Além disso, especialmente relatado para as Mussunungas, maiores proporções de areia fina no solo estão diretamente relacionadas à uma maior retenção de água, apresentando maior riqueza de espécies e fisionomias estruturalmente mais complexas (Saporetti-júnior et al. 2012). Fatores abióticos como os de estresse hídrico por alagamento ou rápido escoamento da água (Saporetti-júnior et al. 2012), aliado ao de elevada intensidade luminosa, constituem fortes filtros ambientais da Mussununga, podendo influenciar na riqueza e diversidade de espécies nas diferentes fisionomias.

Desta forma, a hipótese deste trabalho foi de que: a riqueza e diversidade de espécies aumentará a medida que as condições ambientais restritivas (estresse hídrico, nutricional e de luz), ao longo do gradiente fisionômico, tornem-se mais amenas, aumentando o conjunto de estratégias que possibilitam o estabelecimento e permanência das espécies na vegetação de Mussununga.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Áreas de estudo

O estudo das fisionomias de Mussununga foi realizado em uma propriedade particular e em áreas pertencentes ao Grupo Suzano Papel e Celulose localizadas no Município de Alcobaça (17°31'S; 39°11'O), sul da Bahia (Figura 1). A Mussununga engloba um complexo de formações vegetais que variam de campestres a florestais, com ocorrência descontínua em toda região das Florestas Ombrófilas Densas de Terras Baixas do sul da Bahia e norte do Espírito Santo, constituindo um tipo de vegetação que se desenvolve sobre solos arenosos extremamente pobres, na maioria dos casos, hidromórficos e ricos em ácido húmico (Saporetti-Júnior 2009), estando situada sobre sedimentos continentais costeiros do Terciário – Grupo Barreiras – que são caracterizados pela ocorrência quase contínua e regularidade geomorfológica, formando uma unidade que ocorre ao longo da faixa costeira do Brasil, desde o Estado do Amapá até o Rio de Janeiro (IBGE 1987; Arai 2006). O clima da região é classificado por Köppen como Af – tropical sem estação seca, com precipitação média anual de 1374mm e temperatura média de 24,2°C (Alvares et al. 2013).

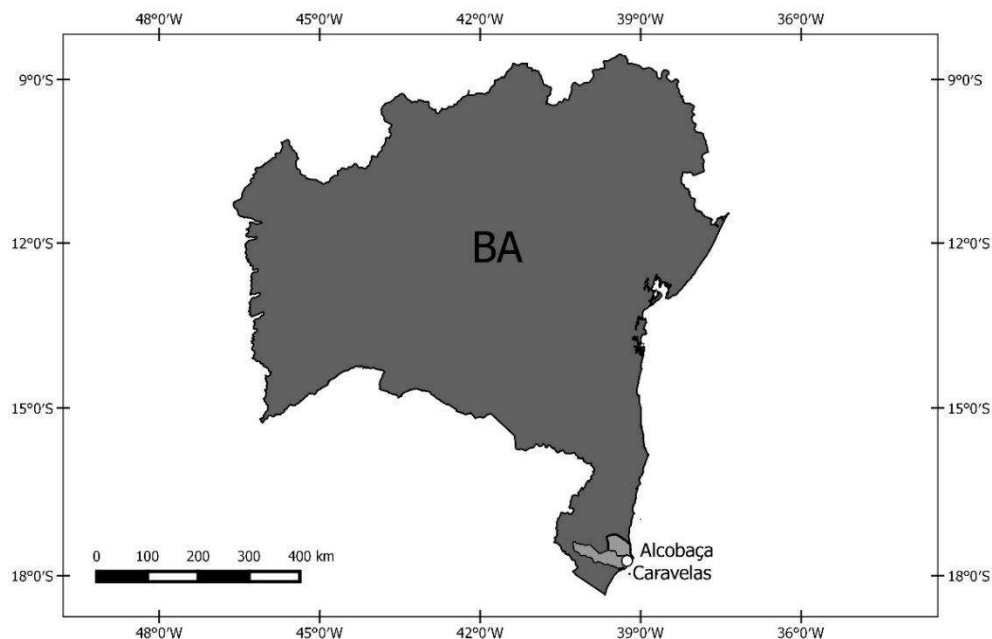


Figura 1. Mapa da localização geográfica do Município de Alcobaça, sul da Bahia. Criação: Marcelo Henrique de Oliveira.

2.2. Desenho amostral

Foram instaladas cinco parcelas circulares com 3 m de raio, em cinco diferentes fisionomias presentes na vegetação de Mussununga em Alcobaça, constituindo um gradiente estrutural totalizando 30 parcelas. Baseadas na descrição realizada por Saporetti-Júnior (2009), as fisionomias amostradas foram: Mussununga Gramíneo-Lenhosa de *Bonnetia*, Arborizada Aberta, Arborizada Típica, Formação em Ilhas e Florestada, nas quais todos os indivíduos de cada espécie, independente da sua forma de vida, foram incluídos (Figura 2). Uma lista das espécies amostradas nas parcelas foi elaborada de acordo com o sistema de classificação APG III (2009). Para cada espécie, a identificação taxonômica foi realizada a partir de comparação com exsicatas de herbário, literatura especializada ou consultas a especialistas, quando necessário.



Figura 2. Esquema da amostragem das parcelas de *Acacia mangium*/*Andira cf. ormosioides* e *Marcetia taxifolia* nas áreas com vegetação de Mussununga, Município de Caravelas, sul da Bahia e Município de Linhares, norte do Espírito Santo. Criação: Florian Ulm.

2.3 Curvas de rarefação

A fim de comparar a riqueza de espécies dentro e entre as fisionomias de Mussununga, foram realizadas curvas espécie-área. Para obtenção da riqueza observada (Sobs) e seus respectivos intervalos de confiança, foi utilizado o *software* EstimateS version 9.1.0 (Colwell 2013).

Posteriormente, as curvas espécie-indivíduo (escala log-log) foram ajustadas ao modelo *power-law* ($S = c \cdot A^z$), com seus dados da expressão de potência linearizados “ $\log_{10}(S) = \log_{10}(c) + z \cdot \log_{10}(I)$ ”, sendo “S” o número total de espécies da amostragem, “I” é o número de indivíduos, e as constantes “c” (α -diversidade) e “z” (β -diversidade) o intercepto e a inclinação da reta, respectivamente (Arrhenius 1921, Preston 1960, Hubbell 2001, Doležal 2013). Os parâmetros de intercepto (α -diversidade) e inclinação (β -diversidade) das curvas de rarefação, bem como, seus intervalos de confiança, foram calculados utilizando a função PROJ.LIN do Microsoft Office Excel 2013.

2.4. Regime de luz

Foram retiradas fotografias hemisféricas (Anderson 1964; Breshears & Ludwig 2010) obtidas a partir do centro de cada uma das 30 parcelas circulares distribuídas nas cinco fisionomias amostradas. Para obtenção das imagens, foi utilizada uma câmera digital Nikon Coolpix 5700 com extensor Nikon UR-E12 e lentes Nikon Fisheye FC-E9, distando 1,0m de altura do chão amparada por um tripé. A câmera foi utilizada no modo automático, mantendo a parte superior orientada para o norte magnético e o zênite centralizado na imagem. As fotografias foram retiradas em condições de céu nublado ou

ao entardecer, com ausência de luz direta (Jonckheere et al. 2004). A análise dos dados foi realizada pelo *software Gap Light Analyzer* (GLA) (Frazer et al. 1999), e os parâmetros de luz utilizados foram luz transmitida total, abertura do dossel e o índice de área foliar.

2.5. Coleta e análise do solo

A coleta de solos foi conduzida em cada uma das parcelas circulares alocadas nas fisionomias presentes em Alcobaça. As amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0-20 cm, utilizando três medidas de distância (0,5, 1 e 2m) a partir do centro da parcela circular de 3 m de raio. Para cada distância, foram coletadas quatro amostras, que após homogeneizadas formaram uma amostra composta de solo, constituindo três amostras por parcela (Figura 3).

O material foi seco e passado em peneira com malha de 2 mm (EMBRAPA 1997), para obtenção de terra fina seca ao ar (TFSA). Para determinação das propriedades químicas e físicas, as amostras foram encaminhadas ao Laboratório de Análise de Solos da Universidade Federal de Viçosa, onde foi realizada uma análise de rotina para obtenção da proporção de argila, silte, areia grossa e areia fina, bem como os teores de P, K, Mg, Ca, Al, Fe, CTC, V, SB, m, pH, MO.

2.6. Análises de ordenação

Para selecionar os componentes de solo mais explicativos entre os ambientes foi realizada uma PCA (Análise de Componentes Principais) com 999 permutações, onde as variáveis que apresentaram autovalor maior que 0.5 foram selecionadas, com exceção de matéria orgânica que foi inserida com menor autovalor. Posteriormente, com as variáveis de solo determinadas, foi gerada uma CCA (Análise de Correspondência Canônica) seguida de teste Monte Carlo com 999 permutações para avaliar a significância dos eixos, utilizando como matriz primária os dados de abundância das espécies amostradas nas cinco fisionomias, e como matriz secundária, as variáveis ambientais de composição química e física do solo, bem como as do regime de luz. Todas as análises de ordenação foram realizadas utilizando o *software* PC-ORD forWindows version 6.0 (McCune & Mefford, 2011).

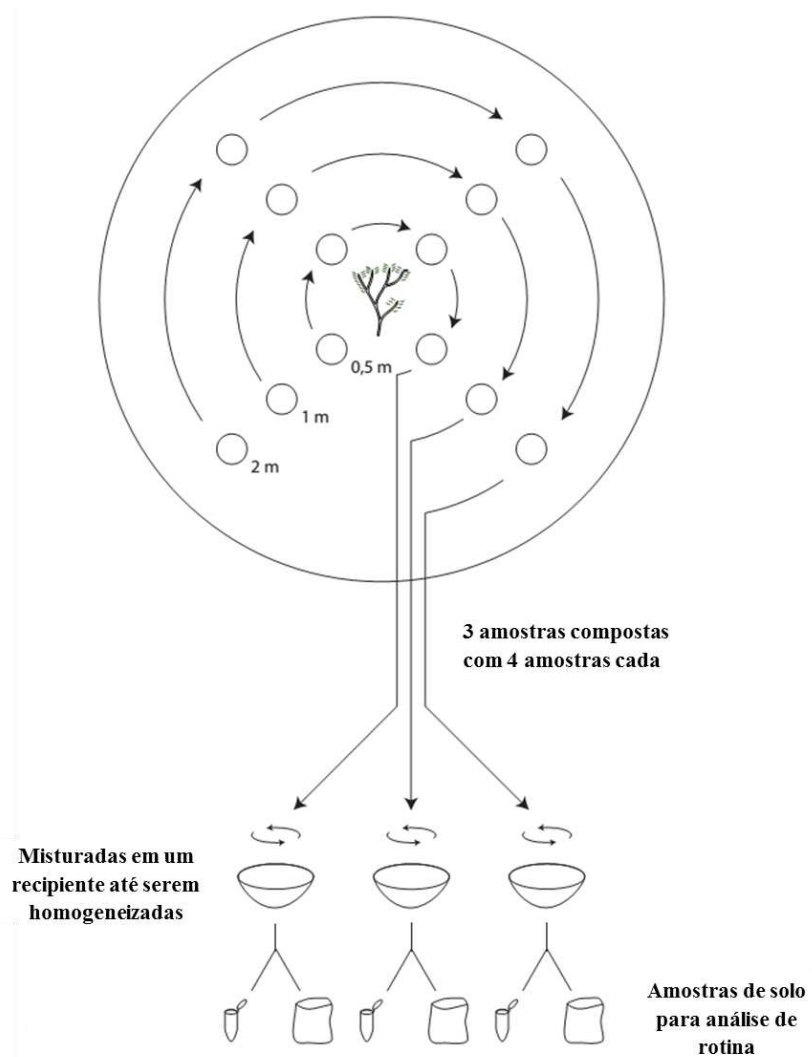


Figura 3. Esquema da coleta de solos em todas as parcelas pertencentes às cinco fisionomias amostradas em vegetação de Mussununga presentes no Município de Alcobaça (BA). Criação: Florian Ulm.

2.7. Análises estatísticas

A fim de observar possíveis diferenças entre as cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, foi realizada uma análise de variância (ANOVA *one way*) para cada um dos parâmetros do regime de luz (abertura do dossel, luz transmitida total, LAI), componentes físico-químicos do solo previamente apontados pela PCA (Fe, Ca, Mg, K, m, areia grossa e areia fina), bem como para diversidade taxonômica (Shannon-Wiener e Simpson) e equabilidade (J), seguidos do teste *post hoc* de Tukey (Zar 1996). Os dados amostrados tiveram a normalidade (Kolmogorov-Smirnov) e homogeneidade de variâncias (Levene) previamente testadas.

Todas as análises citadas foram realizadas utilizando o *software* STATISTICA *version* 7.0 (StatSoft 2004).

3. RESULTADOS

Foram amostrados um total de 2.801 indivíduos, distribuídos em 111 espécies, pertencentes a 49 famílias. Entre as fisionomias, Ilhas (IL) e Arborizada Típica (AT) apresentaram o mesmo número de espécies (48), seguidas por Florestada (47; FL), Arboriza Aberta (21; AA) e Gramíneo-lenhosa de Bonnetia (16; GLB) (ANEXO Tabela 3). Os valores relativos aos índices de diversidade de Shannon-Wiener (H') e Simpson (D) não apresentaram diferenças significativas entre as fisionomias. Entretanto, para a equabilidade de Pielou (J) foram observadas diferenças entre as fisionomias abertas (AA, GLB) e aquelas com maior porte estrutural (AT, FL e IL; Tabela 1).

Tabela 1. Índices de diversidade de Shannon-Wiener (H'), Simpson (D) e Equabilidade de Pielou (J) para as 25 parcelas amostradas em cinco diferentes fisionomias de Mussununga (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas), no Município de Alcobaça, sul da Bahia. F = teste ANOVA *one way* entre fisionomias. Letras diferentes significam diferença estatística entre fisionomias.

	F	p-valor	Fisionomias				
			A. Aberta	A. Típica	Florestada	G.L.Bonnetia	Ilhas
H'	0.042	0.9	1.60 a	1.60 a	1.60 a	1.59 a	1.58 a
D	0.014	0.9	0.20 a	0.20 a	0.20 a	0.21 a	0.21 a
J	23.976	0	0.52 a	0.41 b	0.42 b	0.57 a	0.41 b

A riqueza rarefeita dos cinco diferentes ambientes investigados apontou duas situações: i) as fisionomias Arborizada Aberta (AA) e Gramíneo-lenhosa de Bonnetia (GLB) apresentaram menor riqueza e não diferiram significativamente entre elas; ii) Arborizada Típica (AT), Florestada (FL) e Ilhas (IL) não diferiram significativamente em número de espécies, apresentando maiores valores de riqueza em comparação com as fisionomias mais abertas (AA e GLB; Figura 4). O modelo *power* apresentou bom ajuste nas relações espécie-indivíduo (escala log-log), onde ao longo do gradiente, as fisionomias com maior porte estrutural apresentaram maior número de indivíduos (IL, FL e AT), sendo observadas diferenças significativas entre os interceptos e inclinações em todas as áreas, com exceção da Arborizada Aberta (Figura 5).

A variância acumulada resultante da PCA explicou 74,84% nos dois primeiros eixos ($p = 0.001$), com autovalores de 5.35 e 3.62 para os eixos 1 e 2, respectivamente.

A expressão gráfica de ordenação da CCA, que incluiu as variáveis do regime de luz e de composição físico-química do solo, separou três grupos, revelando uma maior proximidade abiótica entre as áreas Arborizada Aberta (AA) e Gramíneo-lenhosa de Bonnetia (GLB), bem como entre as fisionomias Arborizada Típica (AT) e Florestada (FL), com Ilhas (IL) se apresentando mais afastada das demais (Figura 7). Relacionado aos fatores ambientais, a variável luz transmitida total foi positivamente correlacionada com as parcelas de AA e GLB, enquanto que AT e FL apresentaram maior afinidade com os teores de MO, Mg e com o índice de área foliar (IAF). As variáveis físico-químicas de Areia fina, Fe, Ca e K revelaram correlação positiva com as parcelas da fisionomia de Ilhas (Figura 7). Na CCA, apenas o autovalor do primeiro eixo (0.894) foi significativo ($p = 0.001$), explicando 15.5% da variância dos dados. Além disso, o índice de correlação de Pearson, obtido a partir do teste Monte Carlo, apontou uma forte correlação significativa para o eixo 1 ($r = 0.994$, $p = 0.001$) com as variáveis ambientais.

Entre as variáveis edáficas escolhidas pela PCA, apenas três (areia grossa, areia fina e Fe) apresentaram diferenças significativas ($p < 0.05$) entre as fisionomias (Figura 8).

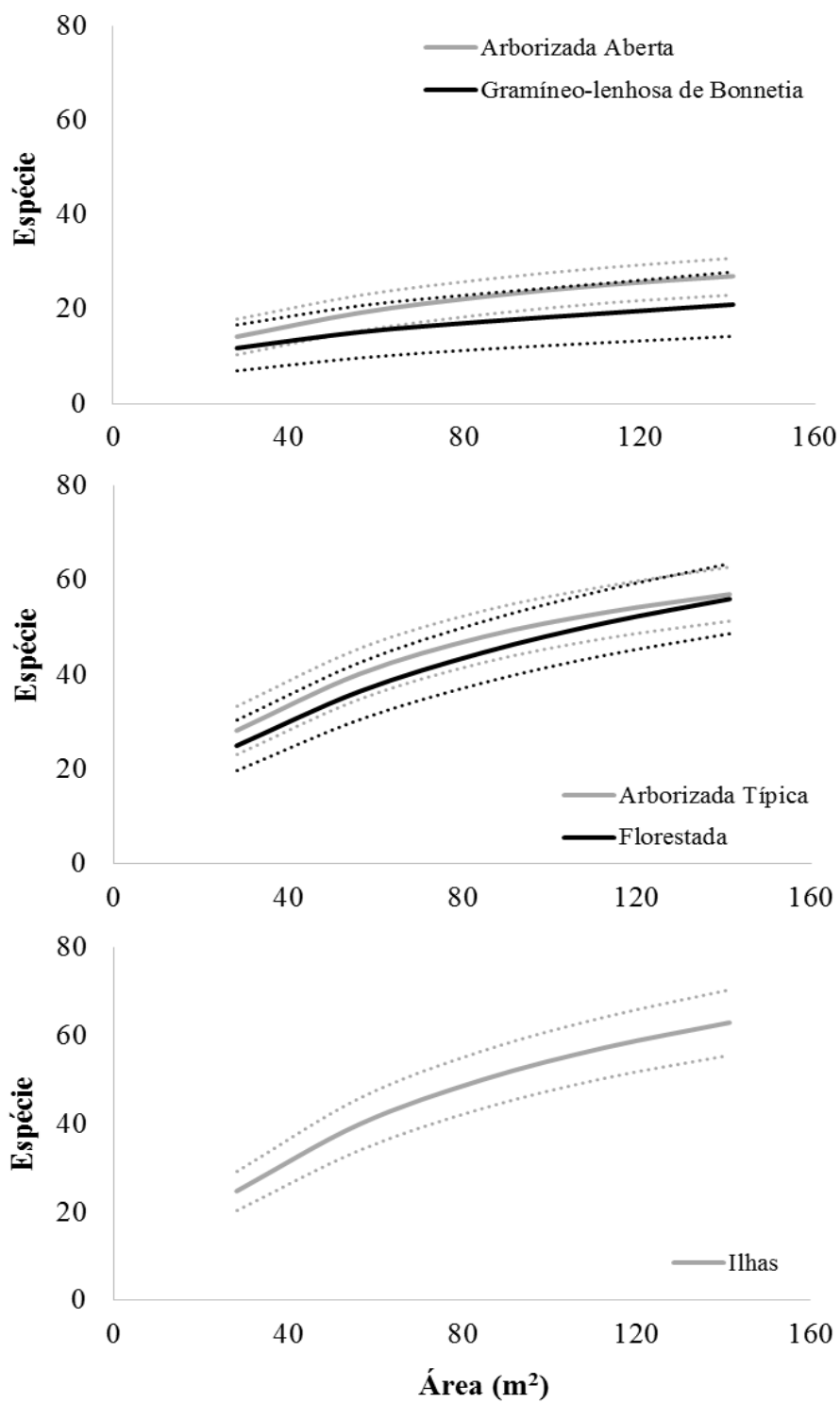


Figura 4. Curvas de rarefação espécie-área para as 25 parcelas amostradas em cinco diferentes fisionomias de Mussununga (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas), no Município de Alcobaça, sul da Bahia. Linhas contínuas representam a riqueza observada e as linhas pontilhadas seus intervalos de confiança.

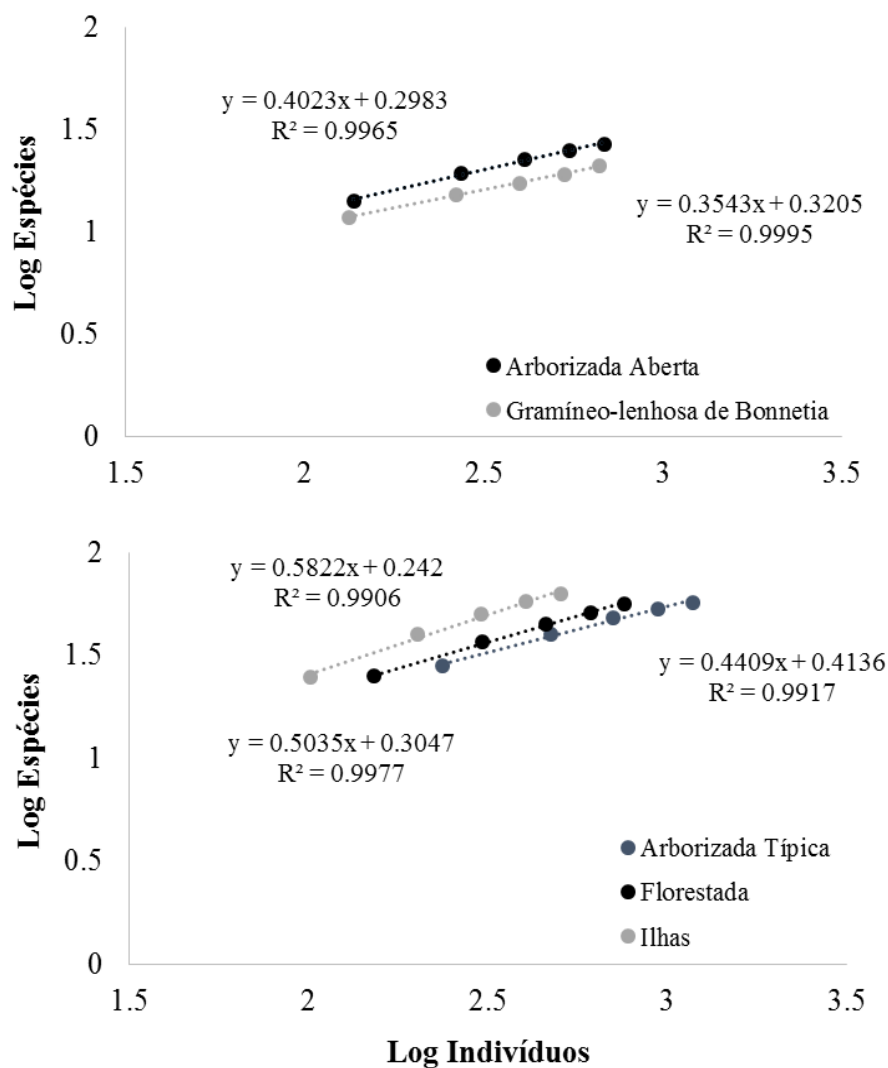


Figura 5. Curvas de rarefação espécie-indivíduo (escala log-log) para as 25 parcelas amostradas em cinco diferentes fisionomias de Mussununga (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas), no Município de Alcobaça, sul da Bahia. Linhas contínuas representam a riqueza observada e as linhas pontilhadas seus intervalos de confiança.

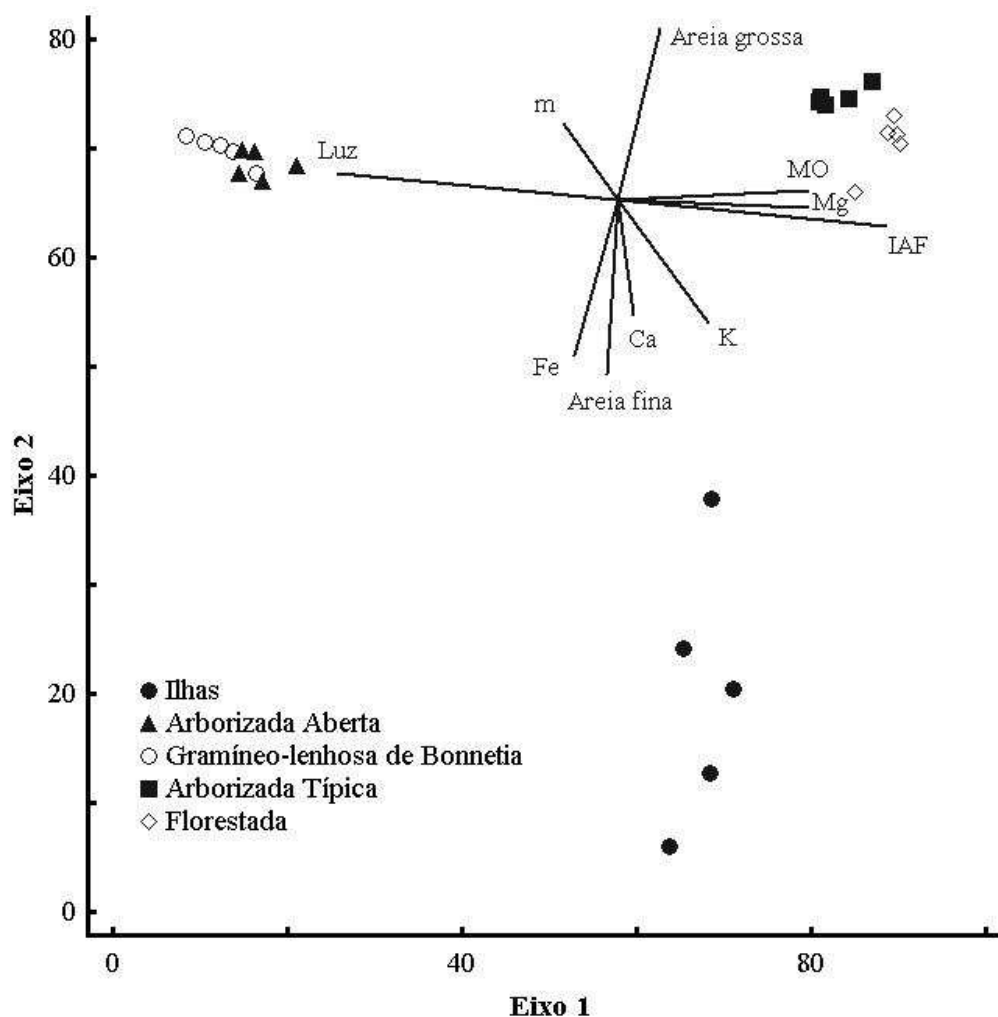


Figura 7. Expressão gráfica de ordenação das 25 parcelas representativas das cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, Município de Alcobaça, sul da Bahia. Análise de Correspondência Canônica (CCA) baseada na correlação das matrizes de abundância das espécies e variáveis abióticas de solo e regime de luz. Os vetores indicam as variáveis ambientais de solo e regime de luz, respectivamente: Cálcio (Ca), Ferro (Fe), Magnésio (Mg), Potássio (K), matéria orgânica (MO), índice de saturação por Alumínio (m), Areia grossa, Areia fina, luz (luz transmitida total) e Índice de Área Foliar (IAF).

A porcentagem de abertura do dossel foi mais alta na Arborizada Aberta, sendo significativamente distinta do restante, enquanto que no outro extremo observamos a fisionomia de Ilhas, Florestada e Arborizada Típica (Figura 9). Os valores de luz transmitida total e índice de área foliar (IAF) apresentaram padrão semelhante ao observado na Análise de Correspondência Canônica (CCA). Para luminosidade, as fisionomias mais abertas (AA e GLB) exibiram maiores valores não diferindo entre si, enquanto que para o IAF a fisionomia Florestada foi a mais representativa (Figura 9).

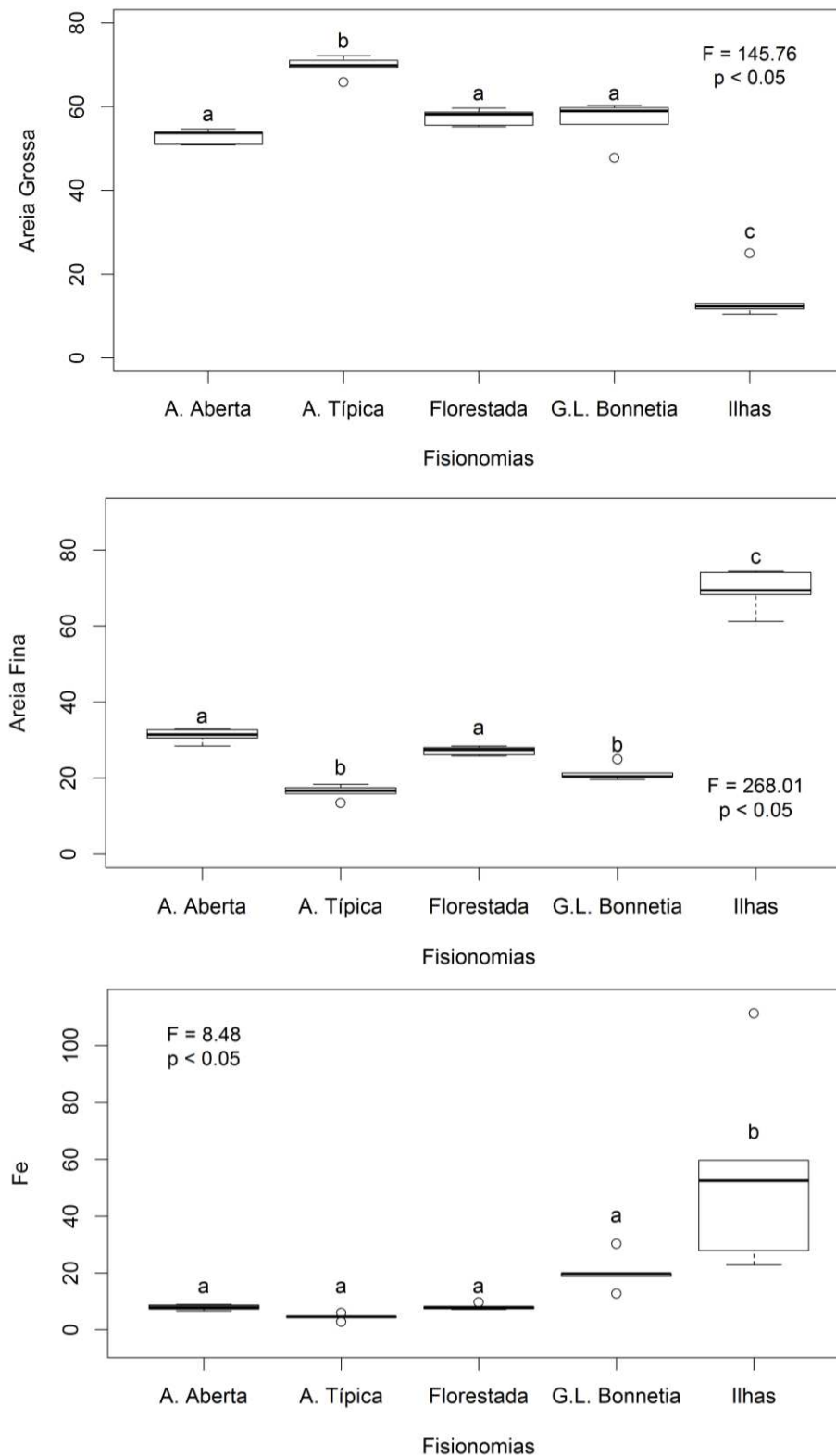


Figura 8. Média das variáveis edáficas das parcelas das cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, Município de Alcobaca, sul da Bahia. Letras diferentes significam diferença estatística ($p \leq 0.05$). Fe = ferro.

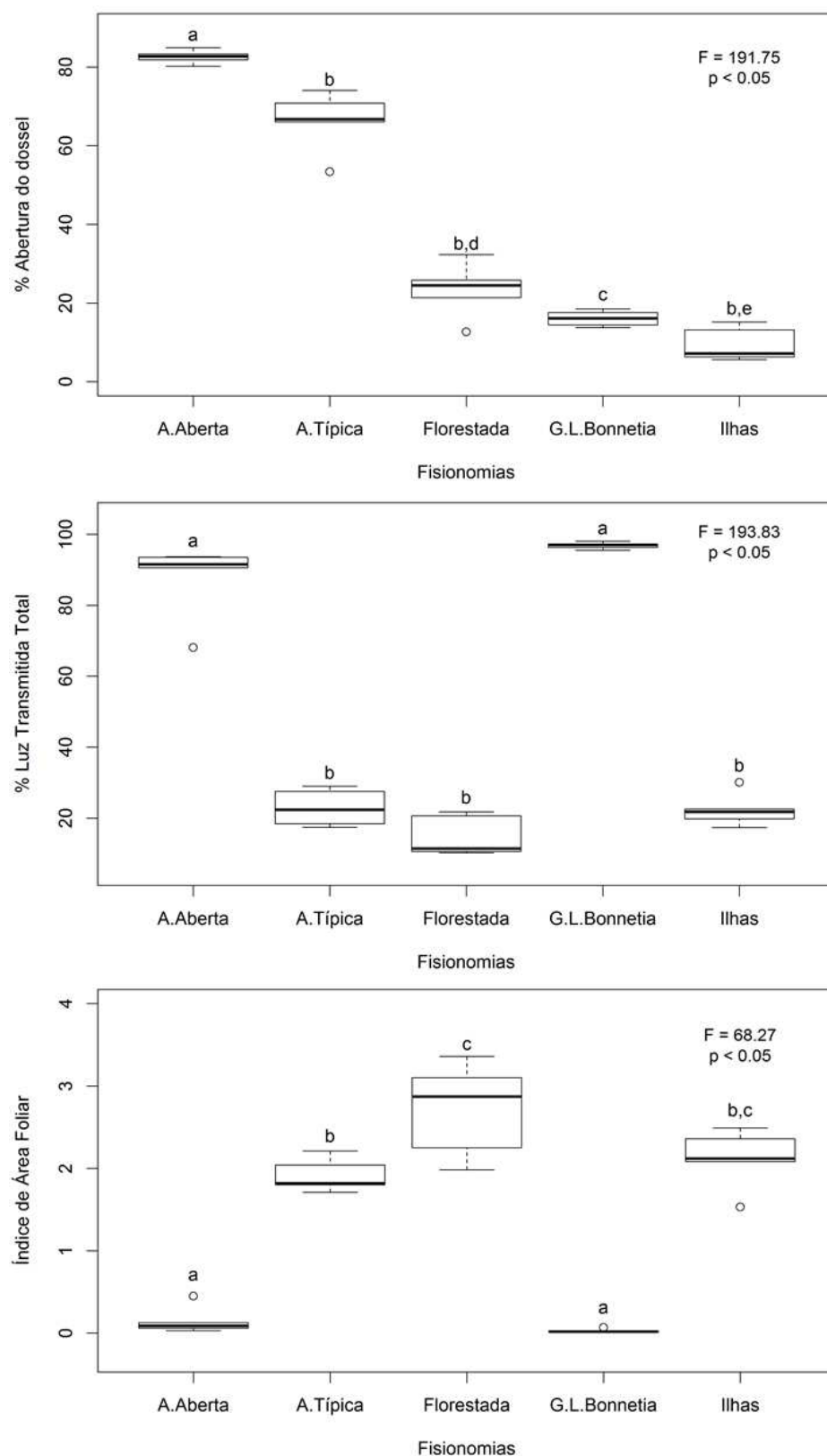


Figura 9. Boxplots de abertura do dossel, luz transmitida total e índice de área foliar (IAF) em função das parcelas alocadas em cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, Município de Alcobaça, sul da Bahia. Letras diferentes significam diferença estatística ($p \leq 0.05$).

4. DISCUSSÃO

A diversidade taxonômica não revelou diferença entre os ambientes investigados. Entretanto, o padrão de riqueza encontrado nas fisionomias é condizente com o descrito na literatura, onde as fisionomias com maior porte estrutural (FL, AT, IL) apresentam número superior de espécies em comparação com os ambientes abertos de ecossistemas arenosos (AA, GLB; Saporetti-júnior et al. 2012; Nogueira 2014). Estes resultados apontam para a formação de três grupos distintos: i) Mussununga Florestada e Arborizada Típica; ii) Ilhas e o iii) Arborizada Aberta e Gramíneo-lenhosa de Bonnetia (Figuras 4, 5, 6, 7 e 8).

A ordenação CCA revelou a correlação positiva de MO, Mg e o índice de área foliar com o primeiro grupo. Apesar do teor médio de MO para cada uma das fisionomias ser considerado baixo ($< 10\text{g kg}^{-1}$; Medeiros 2008), solos ácidos com elevada matéria orgânica tendem a apresentar maiores valores de CTC total e baixos de CTC efetiva (EMBRAPA 2010), ocorrendo o mesmo com as Mussunungas Florestada e Arborizada Típica que apresentaram maiores valores médios de MO (ANEXO Tabela 4). Fisionomias de Mussununga com maior porte estrutural, formam uma camada de serapilheira mais densa em comparação com as de menor porte. Dessa forma, maiores concentrações de MO superficial nestes ambientes podem ser devido ao aporte por parte da cobertura vegetal presente, havendo limitada fração de argila e baixo conteúdo de nutrientes (Garay et al. 1995; Sarcinelli 2010). Tal pobreza em nutrientes deve-se tanto ao material de origem, advindo de sedimentos pré-intemperizados do Grupo Barreiras, quanto à perda de bases por lixiviação em áreas onde o solo apresenta maior proporção de areia grossa (Garay et al. 1995; Sarcinelli 2010), semelhante ao observado nas fisionomias Florestada e Arborizada Típica (ANEXO Tabela 4). Relacionado ao regime de luz, os ambientes mais complexos estruturalmente (FL e AT) apresentaram correlação positiva com o IAF e negativa com luz (Figuras 7 e 9). A esse respeito, o índice de área foliar nos permite identificar a produtividade e a complexidade estrutural de uma floresta, uma vez que mensura a disponibilidade de estruturas fotossintéticas, sendo inversamente proporcional à luz transmitida total (Chantorn et al. 2015).

Ambientes que exibem elevada proporção de areia fina em relação a areia grossa, tendem a apresentar maior associação com as espécies lenhosas (Saporetti-júnior 2009). Neste aspecto, a fisionomia de Ilhas é caracterizada por apresentar várias ilhotas com vegetação arbustivo-arbórea predominante, sendo topograficamente mais elevadas

que o seu entorno, composto por espécies herbáceas. Na época chuvosa, o limite das ilhotas se torna mais restrito em função do alagamento, podendo a ocorrência de formas abertas (graminóides) nas suas adjacências, ser atribuída ao forte estresse hídrico por inundação durante este período (Nogueira 2014). O elevado teor de Fe pode estar associado ao processo de ferrólise, que é resultado de atividade microbiana e está diretamente relacionado à decomposição de MO (Figura 8; ANEXO Tabela 4). Tendo em vista que a drenagem neste ambiente é lenta (alta proporção de areia fina), o encharcamento do solo por tempo suficiente pode induzir a redução do ferro, reação favorecida pela matéria orgânica (Sarcinelli 2010). As características granulométricas de Ilhas (alta proporção de areia fina) podem ter auxiliado na retenção do potássio (K), apresentando maior valor médio (27 mg/dm^3) deste nutriente em comparação com a AT (18.5 mg/dm^3 ; maior proporção de areia grossa). Segundo o observado por Barros et al. (1993), a alta proporção de areia grossa seria uma condição desfavorável à retenção do potássio no solo das fisionomias com maior complexidade estrutural.

As fisionomias abertas de Mussununga (AA e GLB) apresentaram menor número de espécies (21 e 16, respectivamente) e uma forte correlação positiva com a luminosidade. A disponibilidade de luz pode limitar o crescimento e sobrevivência de muitas espécies (Nicotra et al. 1999), causando variações na temperatura e disponibilidade de nutrientes (Biachini et al. 2001). Desta maneira, a baixa riqueza destes ambientes pode estar associada a este severo fator abiótico, que constitui um importante filtro ambiental desta vegetação.

Além disso, Saporetti-júnior (2009) registrou a ocorrência de fragipã, uma camada de cimentação ferruginosa descontínua, nos perfis de solos em um gradiente fisionômico de Mussununga. Esta camada de impedimento, faz com que os Espodossolos desta vegetação sejam considerados grandes reservatórios de água, de maneira que o estresse hídrico – alagamento, seca – representa o principal fator limitante, sendo determinado pela proporção de areia grossa em relação à areia fina, combinada com a menor profundidade do fragipã, tornando o solo raso (Saporetti-júnior (2009). O estresse hídrico por alagamento e seca em períodos alternados, é certamente outro aspecto relevante que atua sobre a diversidade e riqueza de espécies, especialmente nestas fisionomias abertas, que estão dispostas sobre solos mais rasos devido à camada de impedimento, onde as plantas se encontram mais suscetíveis ao encharcamento e à rápida drenagem em diferentes épocas do ano (Meira Neto et al. 2005).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Apesar da diversidade taxonômica não ter apresentado diferenças entre as fisionomias, os valores de riqueza de espécies confirmam a hipótese de que onde as condições ambientais forem mais amenas (luz, nutrientes, estresse), haverá um maior número de espécies.

Desta forma, nossos resultados apontaram para formação de três grupos distintos, separados por aspectos abióticos edáficos e de luz: (i) Arborizada Típica e Florestada; (ii) Arborizada Aberta e Gramíneo lenhosa de Bonnetia; e (iii) Ilhas. Portanto, pudemos observar que: (i) a riqueza de espécies está concentrada nas áreas que apresentam maior complexidade estrutural e que sofrem menor estresse abiótico por luz, nutrientes e escassez ou excesso de água; (ii) a proporção de areia grossa em comparação com areia fina do solo, constitui um fator determinante da distribuição das espécies nas fisionomias; e (iii) os fatores abióticos relacionados à luminosidade e estresse hídrico, são filtros ambientais severos que limitam o estabelecimento e sobrevivência de espécies que não são adaptadas às condições adversas da Mussununga.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22 (6):711-728.
- Anderson, A. B. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 13:199-210.
- Anderson, M.C. (1964). Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. *The Journal of Ecology*, 52 (1):27-41.
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classifications for the orders and families of the flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnaeus Society*, 161:105–121.
- Arai, M. (2006). A grande elevação eustática do Mioceno e sua influência na origem do Grupo Barreiras. *Revista do Instituto de Geociências-USP*, 6:1–6.
- Araújo, D. S. D., Pereira, O. J. & Peixoto, A. L. 2008. Campos nativos at the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brazil. p. 371-394. In: Thomas, W. W. (ed.). The Atlantic coastal forest of Northeastern Brazil (1ª edição). The New York Botanical Garden Press, New York.
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9:95-99.
- Biachini, E.; Pimenta, J. A.; Santos, F. A. M. Spatial and Temporal Variation in the Canopy Cover in a Tropical Semi-Deciduous Forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 44, n. 3, p. 269-276, 2001.
- Breshears, D.D. & Ludwig, J.A. (2010). Near-ground solar radiation along the grassland–forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. *Austral Ecology*, 35:31-40.
- Chanthorn, W. et al. Viewing tropical forest succession as a three-dimensional dynamical system. *Theoretical Ecology*, 2015. DOI 10.1007/s12080-015-0278-4.
- Colwell, R.K. (2013). *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Damasco, G., Vicentini, A., Castilho, C.V., Pimentel, T.P., & Nascimento, H.E.M. 2013. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 24:384–394.

- Embrapa (1997). *Manual de métodos de análise de solo*. 2.e. Rio de Janeiro: Centro Nacional de Pesquisas do Solo. 212p.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits Jr., W. J., Buskirk, J. V. Mccollum, S. A. 1996. Simplifyng the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147:282-286.
- Frazer, G.W.; Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York. 36p.
- Garay, I. Kindel, A., Jesus, R.M. Dyversity of humus in the atlantic forest ecoystems (Brazil). The table-land atlântic forest. **Acta Oecologica**, v.16, p.553-570. 1995.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princenton: Princeton University Press. 375p.
- IBGE. (1987). *Folha SE. 24 Rio Doce*: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra/Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro: IBGE. 548p.
- Jonckheere, I.; Fleck, S.; Nackaerts, K.; Muys, B.; Coppin, P.; Weiss, M. & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121:19-35.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853-858.
- Nicotra, A. B.; Chazdon, R. L.; Iriarte, S. V. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, v. 80, n. 6, p. 1908–1926.
- Nogueira, C. L. B. (2014). *Ecologia funcional de Campinaranas*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. Dissertação (Mestrado em botânica). 31p.
- Preston, F.W. (1960). Time and space and the variation of species. *Ecology*, 41:611-627.
- Rizzini, C. T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos. São Paulo: HUCITEC, v.2, 374p.

- Saporetti-Júnior, A.W. (2009). *Vegetação e solos de Muçununga em Caravelas, Bahia*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. Tese (Doutorado em botânica). 127p.
- Saporetti-Júnior, A.W.; Schaefer, C.E.G.R.; Souza, A.L.; Soares, M.P.; Araújo, D.S.D. & Meira-Neto, J.A.A. (2012). Influence of soil physical properties on plants of the Mussununga ecosystem, Brazil. *Folia Geobot.*, 47:29–39.
- Sarcinelli, T. S. (2010). *Muçunungas: Enclaves de vegetação arenícola na Floresta Atlântica de Tabuleiro*. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa. Tese (Doutorado em Solos). 186p.
- StatSoft, Inc. (2004). *STATISTICA (data analysis software system)*, version 7. Disponível em: <<http://www.statsoft.com>> Acesso em: 12 mai. 2016.

ANEXO

Tabela 1. Parâmetros estruturais das espécies presentes nas seis Mussunungas amostradas, três invadidas por *Acacia mangium* e três não-invasadas, Municípios de Caravelas, sul da Bahia e Linhares, norte do Espírito Santo, respectivamente. N=abundância; DA=densidade absoluta (ind/m²); (-) representa a ausência da espécie na amostragem.

Espécies	Invadidas				Não-invadidas				Famílias
	Acacia		Marcetia		Andira		Marcetia		
	N	DA	N	DA	N	DA	N	DA	
<i>Allagoptera arenaria</i> (Gomes) Kuntze	-	-	1	0.0024	-	-	-	-	Arecaceae
<i>Andira</i> cf. <i>ormosioides</i> Benth.	-	-	-	-	19	0.0448	-	-	Fabaceae
<i>Baccharis platypoda</i> DC.	-	-	-	-	-	-	1	0.0024	Asteraceae
<i>Chytraculia brasiliensis</i> (Spreng.) Kuntze	-	-	-	-	16	0.0377	1	0.0024	Myrtaceae
<i>Davilla macrocarpa</i> Eichler	-	-	-	-	3	0.0071	-	-	Dilleniaceae
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	-	-	-	-	19	0.0448	13	0.0307	Dilleniaceae
<i>Davilla</i> sp. 1	-	-	-	-	18	0.0424	10	0.0236	Dilleniaceae
<i>Davilla</i> sp. 2	-	-	-	-	5	0.0118	4	0.0094	Dilleniaceae
<i>Doliocarpus multiflorus</i> Standl.	-	-	-	-	51	0.1203	29	0.0684	Dilleniaceae
Fabaceae 1	-	-	-	-	19	0.0448	-	-	Fabaceae
<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	-	-	1	0.0024	-	-	-	-	Apocynaceae
Dilleniaceae 1	-	-	-	-	1	0.0024	-	-	Dilleniaceae
Myrtaceae 1	-	-	-	-	5	0.0118	3	0.0071	Myrtaceae
Myrtaceae 2	-	-	-	-	1	0.0024	-	-	Myrtaceae
Orchidaceae sp. 1	-	-	-	-	-	-	1	0.0024	Orchidaceae
Orchidaceae sp. 2	-	-	-	-	5	0.0118	5	0.0118	Orchidaceae
Orchidaceae sp. 3	-	-	-	-	8	0.0189	3	0.0071	Orchidaceae
<i>Ouratea</i> sp.	-	-	-	-	3	0.0071	-	-	Ochnaceae
<i>Palicourea rigida</i> Kunth	-	-	-	-	1	0.0024	-	-	Rubiaceae

Continuação Tabela 1

Espécies	Invasoras				Não-invasoras				Famílias
	Acacia		Marcetia		Andira		Marcetia		
	N	DA	N	DA	N	DA	N	DA	
<i>Pera</i> sp.	-	-	-	-	1	0.0024	-	-	Peraceae
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	-	-	-	-	3	0.0071	-	-	Euphorbiaceae
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	-	-	-	-	4	0.0094	-	-	Burseraceae
Rubiaceae 1	-	-	-	-	5	0.0118	12	0.0283	Rubiaceae
<i>Schefflera selloi</i> (Marchal) Frodin & Fiaschi	-	-	-	-	7	0.0165	-	-	Araliaceae
<i>Sebastiania</i> sp.	-	-	-	-	-	-	3	0.0071	Euphorbiaceae
<i>Tabebuia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1	0.0024	Bignoniaceae
<i>Tibouchina</i> sp.	-	-	-	-	5	0.0118	-	-	Melastomataceae
<i>Vriesea neoglutinosa</i> Mez	-	-	-	-	1	0.0024	-	-	Bromeliaceae
<i>Actinocephalus ramosus</i> (Wikstr.) Sano	820	1.9337	898	2.1177	23	0.0542	129	0.3042	Eriocaulaceae
<i>Marcetia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC.	360	0.8490	315	0.7428	48	0.1132	170	0.4009	Melastomataceae
<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees	294	0.6933	293	0.6910	64	0.1509	67	0.1580	Cyperaceae
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	291	0.6862	318	0.7499	-	-	-	-	Asteraceae
Cyperaceae 1	202	0.4764	161	0.3797	-	-	-	-	Cyperaceae
<i>Blechnum serrulatum</i> Rich.	168	0.3962	134	0.3160	-	-	-	-	Blechnaceae
<i>Achetaria platychila</i> (Radlk.) V.C.Souza	162	0.3820	99	0.2335	-	-	-	-	Plantaginaceae
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	144	0.3396	182	0.4292	-	-	-	-	Ochnaceae
<i>Xyris capensis</i> Thunb.	136	0.3207	282	0.6650	28	0.0660	9	0.0212	Xyridaceae
<i>Marcetia</i> sp.	76	0.1792	92	0.2170	-	-	-	-	Melastomataceae
<i>Syngonanthus nitens</i> (Bong.) Ruhland	69	0.1627	161	0.3797	-	-	-	-	Eriocaulaceae
<i>Pterolepis cataphracta</i> (Cham.) Triana	47	0.1108	24	0.0566	-	-	-	-	Melastomataceae
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A. Juss.	44	0.1038	57	0.1344	-	-	-	-	Malpighiaceae
<i>Cuphea</i> sp.	40	0.0943	8	0.0189	-	-	-	-	Lythraceae
<i>Pteridium arachnoideum</i> subsp. <i>campestre</i> (Schrad.) Schwartsb. & P.L.R. Moraes	38	0.0896	6	0.0141	-	-	-	-	Dennstaedtiaceae

Continuação Tabela 1

Espécies	Invasidas				Não-invasidas				Famílias
	Acacia		Marcetia		Andira		Marcetia		
	N	DA	N	DA	N	DA	N	DA	
Acacia mangium Willd.	35	0.0825	-	-	-	-	-	-	Fabaceae
Guapira pernambucensis (Casar.) Lundell	35	0.0825	7	0.0165	15	0.0354	15	0.0354	Nyctaginaceae
Euphorbiaceae 1	25	0.0590	12	0.0283	-	-	-	-	Euphorbiaceae
Gaylussacia brasiliensis (Spreng.) Meisn.	17	0.0401	67	0.1580	10	0.0236	18	0.0424	Ericaceae
Humiria balsamifera Aubl.	11	0.0259	3	0.0071	34	0.0802	44	0.1038	Humiriaceae
Cecropia pachystachya Trécul	9	0.0212	-	-	-	-	-	-	Urticaceae
Eremanthus erythropappus (DC.) MacLeish	9	0.0212	4	0.0094	-	-	-	-	Asteraceae
Poaceae 1	8	0.0189	-	-	-	-	-	-	Poaceae
Cupania sp.	6	0.0141	-	-	-	-	-	-	Sapindaceae
Baccharis crispa Spreng.	5	0.0118	2	0.0047	-	-	-	-	Asteraceae
Ocotea lobbii (Meisn.) Rohwer	5	0.0118	-	-	3	0.0071	-	-	Lauraceae
Chamaecrista sp.	4	0.0094	6	0.0141	-	-	-	-	Fabaceae
Tabebuia cassinoides (Lam.) DC.	4	0.0094	-	-	-	-	-	-	Bignoniaceae
Bonnetia stricta Mart.	3	0.0071	1	0.0024	-	-	-	-	Bonnetiaceae
Perama hirsuta Aubl.	3	0.0071	1	0.0024	-	-	-	-	Rubiaceae
Renvoizea trinii (Kunth) Zuloaga & Morrone	3	0.0071	36	0.0849	286	0.6744	300	0.7075	Poaceae
Byrsonima sericea DC.	2	0.0047	-	-	-	-	-	-	Malpighiaceae
Indeterminada 1	2	0.0047	-	-	-	-	-	-	Indeterminada
Ternstroemia brasiliensis Cambess.	2	0.0047	-	-	-	-	-	-	Pentaphylacaceae
Andira fraxinifolia Benth.	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Fabaceae
Ilex psammophila Reissek	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Aquifoliaceae
Melastomataceae 1	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Melastomataceae
Ouratea cuspidata Tiegh.	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Ochnaceae
Passiflora silvestris Vell.	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Passifloraceae
Psychotria sp.	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Rubiaceae
Urochloa P. Beauv.	1	0.0024	-	-	-	-	-	-	Poaceae

Tabela 2. Abundância (N) das espécies das cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, Município de Alcobaça, sul da Bahia.

Espécies	Famílias	Abundância (N)				
		A.Aberta	G.L.Bonnetia	A.Típica	Florestada	Ilhas
<i>Aechmaea</i> sp.	Bromeliaceae	-	-	-	-	3
<i>Albizia</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	9	-
Amaranthaceae 1	Amaranthaceae	-	-	-	3	-
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	Fabaceae	-	-	24	-	-
Annonaceae 1	Annonaceae	-	-	20	1	-
Araliaceae 1	Araliaceae	-	-	1	1	-
Arecaceae 1	Arecaceae	-	-	93	37	-
Arecaceae 2	Arecaceae	-	-	-	36	-
Asclepiadaceae 1	Asclepiadaceae	-	-	1	-	-
Asteraceae 1	Asteraceae	-	-	8	-	6
<i>Blechnum serrulatum</i> Rich.	Blechnaceae	-	-	2	-	14
<i>Bromelia</i> sp.1	Bromeliaceae	-	-	5	-	-
<i>Bromelia</i> sp.2	Bromeliaceae	-	-	32	-	-
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	Calophyllaceae	-	-	1	-	-
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	Salicaceae	-	-	1	4	-
<i>Cassitha americana</i> Nees	Lauraceae	-	10	-	-	-
<i>Chamaecrista</i> sp.	Fabaceae	-	-	-	-	1
<i>Clidemia</i> sp.	Melastomataceae	-	-	-	-	16
<i>Clusia</i> sp.2	Clusiaceae	-	-	8	-	-
Clusiaceae 1	Clusiaceae	-	-	-	3	-
<i>Coccoloba alnifolia</i> Casar.	Polygonaceae	-	-	-	1	4
<i>Coccoloba</i> sp.1	Polygonaceae	-	-	-	-	3

Continuação Tabela 2

Espécies	Famílias	Abundância (N)				
		A.Aberta	G.L.Bonnetia	A.Típica	Florestada	Ilhas
<i>Cordia</i> sp.	Boraginaceae	-	-	3	-	-
<i>Cupania</i> sp.	Sapindaceae	-	-	-	16	-
Cyperaceae 1	Cyperaceae	-	-	6	30	-
Cyperaceae 2	Cyperaceae	-	-	5	-	-
<i>Davilla macrocarpa</i> Eichler	Dilleniaceae	-	-	-	-	13
<i>Davilla rugosa</i> Poir.	Dilleniaceae	-	2	116	-	3
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	Arecaceae	-	-	2	-	3
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	Icacinaceae	-	-	1	-	-
<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish	Asteraceae	-	-	-	-	1
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers	Lecythidaceae	-	-	-	19	-
Fabaceae 2	Fabaceae	-	-	38	20	-
<i>Heliconia psittacorum</i> L. f.	Heliconiaceae	-	-	1	17	60
<i>Hymatanthus phaegebenicus</i> (Mart.)	Apocynaceae	-	-	-	2	-
<i>Ilex psammophila</i> Reissek	Aquifoliaceae	-	-	65	-	-
Indeterminada 1	Indeterminada	-	-	-	11	-
Indeterminada 12	Indeterminada	-	-	-	3	-
Indeterminada 2	Indeterminada	-	-	-	2	-
Indeterminada 4	Indeterminada	-	-	-	1	-
Indeterminada 6	Indeterminada	-	-	-	-	3
Indeterminada 7	Indeterminada	-	-	82	15	-
Indeterminada 9	Indeterminada	-	-	-	3	-
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Fabaceae	-	-	-	-	17
<i>Inga subnuda</i> Salzm. ex Benth.	Fabaceae	-	-	-	1	3

Continuação Tabela 2

Espécies	Famílias	Abundância (N)				
		A.Aberta	G.L.Bonnetia	A.Típica	Florestada	Ilhas
<i>Ipomoea</i> sp.	Convolvulaceae	-	-	3	-	7
<i>Iris</i> sp.	Iridaceae	-	-	5	-	6
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.	Bignoniaceae	-	-	57	10	-
Lauraceae 1	Lauraceae	-	-	-	-	4
<i>Lindsaea quadrangularis</i> Raddi	Lindsaeaceae	-	-	-	1	-
Malvaceae 1	Malvaceae	-	-	-	-	7
<i>Marsdenia</i> sp.	Apocynaceae	-	-	-	-	1
<i>Maytenus brasiliensis</i> Mart.	Celastraceae	-	-	-	15	5
Melastomataceae 1	Melastomataceae	-	-	-	-	1
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	Melastomataceae	-	-	2	-	-
<i>Mollinedia</i> sp.	Monimiaceae	-	-	-	1	-
Myrtaceae 1	Myrtaceae	-	-	-	17	-
Myrtaceae 10	Myrtaceae	-	-	68	33	-
Myrtaceae 3	Myrtaceae	-	-	11	3	-
Myrtaceae 5	Myrtaceae	-	-	-	10	2
Myrtaceae 6	Myrtaceae	-	-	-	-	2
Myrtaceae 7	Myrtaceae	-	-	-	1	-
Myrtaceae 9	Myrtaceae	-	-	5	4	-
<i>Ocotea lobbii</i> (Meisn.) Rohwer	Lauraceae	-	-	-	-	1
<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae	-	-	-	-	12
<i>Ouratea cuspidata</i> Tiegh.	Ochnaceae	-	-	2	-	29
<i>Palicourea</i> sp.	Rubiaceae	-	-	-	-	1
<i>Pelexia</i> sp.	Orchidaceae	-	-	2	-	-

Continuação Tabela 2

Espécies	Famílias	Abundância (N)				
		A.Aberta	G.L.Bonnetia	A.Típica	Florestada	Ilhas
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill.	Euphorbiaceae	-	-	-	1	12
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	Euphorbiaceae	-	-	-	4	-
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	Rubiaceae	-	-	1	-	-
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	-	-	27	51	11
<i>Psidium</i> sp.	Myrtaceae	-	-	-	-	9
<i>Psychothria</i> sp.1	Rubiaceae	-	-	-	-	8
<i>Psychothria</i> sp.2	Rubiaceae	-	-	13	-	-
Rubiaceae 2	Rubiaceae	-	-	-	-	2
Rubiaceae 3	Rubiaceae	-	-	8	8	-
Rubiaceae 4	Rubiaceae	-	-	3	-	-
Sapindaceae 1	Sapindaceae	-	-	-	-	2
<i>Schefflera</i> sp.	Araliaceae	-	-	-	1	-
<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	Anacardiaceae	-	-	-	-	2
<i>Sebastiania salicifolia</i> (Mart.) Pax	Euphorbiaceae	-	-	-	-	4
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	-	-	2	2	1
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	Fabaceae	-	-	-	2	5
<i>Swartzia</i> sp.	Fabaceae	-	-	89	4	-
<i>Tabebuia cassinoides</i> (Lam.) DC.	Bignoniaceae	-	5	-	-	30
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	-	-	-	-	27
<i>Ternstroemia brasiliensis</i> Cambess.	Pentaphylacaceae	-	-	6	-	6
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Anacardiaceae	-	-	-	2	-
<i>Tovomita brasiliensis</i> (Mart.) Walp.	Clusiaceae	-	-	-	13	-
<i>Lagenocarpus rigidus</i> (Kunth) Nees	Cyperaceae	130	174	-	-	-

Continuação Tabela 2

Espécies	Famílias	Abundância (N)				
		A.Aberta	G.L.Bonnetia	A.Típica	Florestada	Ilhas
<i>Actinocephalus ramosus</i> (Wikstr.) Sano	Eriocaulaceae	87	29	-	-	-
<i>Dolioscarpus multiflorus</i> Standl.	Dilleniaceae	79	36	9	1	13
<i>Marcetia taxifolia</i> (A. St.-Hil.) DC.	Melastomataceae	66	42	-	-	-
<i>Xyris capensis</i> Thunb.	Xyridaceae	38	33	-	-	-
<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	29	30	9	-	-
<i>Calyptanthus brasiliensis</i> Spreng.	Myrtaceae	11	1	18	1	12
Myrtaceae 8	Myrtaceae	10	-	-	-	-
Indeterminada 8	Indeterminada	7	13	4	-	-
<i>Cuphea</i> sp.	Lythraceae	6	-	-	-	6
<i>Myrsine</i> sp.	Primulaceae	6	-	12	-	-
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	Asteraceae	5	3	-	-	-
<i>Guapira pernambucensis</i> (Casar.) Lundell	Nyctaginaceae	5	-	18	-	20
<i>Allagoptera arenaria</i> (Gomes) Kuntze	Arecaceae	4	-	2	-	6
<i>Bonnetia stricta</i> Mart.	Bonnetiaceae	4	79	-	-	-
Euphorbiaceae 1	Euphorbiaceae	3	-	-	2	-
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A. Juss.	Malpighiaceae	3	-	92	4	-
<i>Clusia</i> sp.1	Clusiaceae	2	3	-	-	10
<i>Schefflera selloi</i> (Marchal) Frodin & Fiaschi	Araliaceae	2	1	10	-	-
Lauraceae 2	Lauraceae	1	-	-	1	-
<i>Pterolepis cataphracta</i> (Cham.) Triana	Melastomataceae	1	6	-	-	1

Tabela 3. Teores da composição físico-química dos solos das 25 parcelas pertencentes às cinco fisionomias (Arborizada Aberta, Gramíneo-lenhosa de Bonnetia, Arborizada Típica, Florestada e Ilhas) com vegetação de Mussununga, Município de Alcobaça, sul da Bahia.

Áreas	pH H ₂ O	Fe	MO	m	V	T2	t	Al	H+Al	Mg	Ca	SB	K	P	Areia grossa	Areia fina	Argila	Silte
		mg/dm ³	dag/Kg	(%)		(cmol _c /dm ³)								mg/L	Kg/Kg			
Ilhas	4.95	59.66	9.92	21.84	22.10	20.00	4.97	1.04	16.08	1.23	2.63	3.92	25.22	3.14	12.33	69.33	12.78	5.56
Ilhas	5.34	111.29	10.59	18.88	25.08	20.49	5.14	0.98	16.33	1.39	2.72	4.16	21.89	4.21	13.00	74.44	9.56	3.00
Ilhas	5.60	27.96	7.59	16.84	30.59	19.23	5.82	0.88	14.29	1.32	3.54	4.94	33.67	6.09	10.44	74.11	9.67	5.78
Ilhas	4.31	52.54	7.76	44.94	12.44	18.60	4.14	1.78	16.23	1.05	1.24	2.37	30.33	6.10	11.67	68.22	12.56	7.56
Ilhas	4.43	22.84	6.97	43.06	12.26	18.17	3.62	1.36	15.91	0.84	1.35	2.26	23.89	3.34	25.00	61.22	9.44	4.33
A. Aberta	4.44	8.89	8.25	48.88	9.39	24.93	4.08	2.01	22.86	1.02	1.01	2.07	16.56	3.27	50.89	33.00	11.00	5.11
A. Aberta	4.31	7.92	8.06	35.79	14.48	19.76	4.18	1.54	17.13	1.11	1.46	2.63	22.00	4.90	53.89	30.56	10.22	5.33
A. Aberta	4.30	7.29	7.08	47.56	11.46	18.09	3.69	1.78	16.18	0.73	1.13	1.91	16.44	2.06	51.00	32.67	10.89	5.44
A. Aberta	4.22	8.74	8.12	38.04	13.20	19.75	4.12	1.60	17.23	1.03	1.44	2.52	20.89	2.49	54.67	28.44	11.33	5.56
A. Aberta	4.26	6.67	5.11	48.07	11.23	14.22	2.93	1.47	12.76	0.64	0.80	1.46	7.67	1.90	53.78	31.44	9.67	5.11
G.L.Bonnetia	4.75	18.82	6.16	50.76	9.61	15.50	3.01	1.45	13.94	0.74	0.77	1.55	15.89	4.28	59.78	21.33	15.67	3.22
G.L.Bonnetia	4.65	19.79	6.82	55.06	8.67	16.29	3.21	1.73	14.81	0.73	0.72	1.48	14.33	3.97	60.33	20.44	15.33	3.89
G.L.Bonnetia	4.77	12.73	7.78	54.81	9.00	16.90	3.53	2.02	15.40	0.75	0.70	1.50	18.67	4.48	47.78	24.89	19.89	7.44
G.L.Bonnetia	4.76	30.28	7.63	50.61	10.49	16.76	3.73	1.83	14.87	0.88	0.96	1.90	19.67	5.29	55.80	20.30	18.80	5.10
G.L.Bonnetia	4.70	19.81	6.74	38.69	13.08	15.48	3.31	1.23	13.40	0.79	1.24	2.08	17.22	4.48	59.00	19.63	16.13	5.25
A. Típica	4.27	4.31	8.12	39.72	12.11	22.42	4.47	1.77	19.72	1.31	1.34	2.69	18.11	3.70	69.89	15.89	9.67	4.56
A. Típica	4.44	2.83	9.01	31.54	15.54	19.51	4.44	1.36	16.42	1.46	1.58	3.08	19.44	4.49	72.22	16.67	8.78	2.33
A. Típica	4.20	4.58	7.72	54.26	9.19	16.55	3.23	1.73	15.04	0.82	0.64	1.50	17.89	1.83	69.33	18.33	10.11	2.22
A. Típica	4.07	5.90	9.63	45.56	10.68	21.12	4.02	1.79	18.90	1.06	1.11	2.22	19.67	3.19	71.11	13.44	12.67	2.78
A. Típica	4.16	4.73	9.14	47.19	10.41	20.13	3.87	1.81	18.08	1.20	0.81	2.05	17.44	2.33	65.89	17.44	12.56	4.11

Continuação Tabela 3

Áreas	pH H2O	Fe	MO	m	V	T2	t	Al	H+Al	Mg	Ca	SB	K	P	Areia grossa	Areia fina	Argila	Silte
		mg/dm ³	dag/Kg	(%)		(cmol _c /dm ³)								mg/L	Kg/Kg			
Florestada	4.13	9.61	8.68	53.40	8.18	22.27	3.88	2.10	20.49	1.06	0.67	1.78	20.44	3.38	55.56	28.00	9.56	6.89
Florestada	4.05	7.22	9.58	47.88	9.41	23.93	4.18	2.02	21.77	1.24	0.87	2.16	19.11	3.30	58.22	25.78	10.67	5.33
Florestada	4.11	7.91	8.69	35.66	12.10	19.15	3.48	1.47	17.13	1.10	0.87	2.02	20.00	3.64	59.67	26.11	10.89	3.33
Florestada	4.07	7.42	8.64	43.24	11.04	21.46	4.01	1.76	19.20	1.32	0.89	2.26	20.22	3.98	55.22	28.44	11.11	5.22
Florestada	4.09	8.17	10.11	45.99	11.01	21.89	4.25	1.95	19.59	1.30	0.94	2.30	20.89	3.56	58.67	27.44	9.67	4.22