

Thayná Jeremias Mello

Invasão biológica em ilhas oceânicas: o caso de
Leucaena leucocephala (Leguminosae) em
Fernando de Noronha

Biological invasion in oceanic islands: the case of
Leucaena leucocephala (Leguminosae) in
Fernando de Noronha

São Paulo

2013

Thayná Jeremias Mello

Invasão biológica em ilhas oceânicas: o caso de
Leucaena leucocephala (Leguminosae) em
Fernando de Noronha

Biological invasion in oceanic islands: the case of
Leucaena leucocephala (Leguminosae) in
Fernando de Noronha

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

São Paulo

2013

Ficha Catalográfica

Mello, Thayná

Invasão biológica em ilhas oceânicas:
o caso de *Leucaena leucocephala*
(Leguminosae) em Fernando de Noronha
95 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biodiversidade da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. espécies invasoras 2. interações
3. distribuição espacial I. Universidade de
São Paulo. Instituto de Biodiversidade.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca

Prof. Dr. Felipe Pimentel Lopes de Melo

Prof. Dr. Alexandre Adalardo de Oliveira

Orientador

Epígrafe

*Daqui do morro dá pra ver tão legal
O que acontece aí no seu litoral
Nós gostamos de tudo, nós queremos é mais
Do alto da cidade até a beira do cais
Mais do que um bom bronzado
Nós queremos estar do seu lado
Separa um lugar nessa areia
Nós vamos chacoalhar a sua aldeia*

Agora, nós vamos invadir sua praia!

*Agora se você vai se incomodar
Então é melhor se mudar
Não adianta nem nos desprezar
Se a gente acostumar a gente vai ficar
A gente tá querendo variar
E a sua praia vem bem a calhar*

*Não precisa ficar nervoso
Pode ser que você ache gostoso
Ficar em companhia tão saudável
Pode até lhe ser bastante recomendável
A gente pode te cutucar
Não tenha medo, não vai machucar*

Agradecimentos

Este trabalho é resultado da dedicação e colaboração de inúmeras pessoas, sem os quais ele certamente não teria sido possível. Sou grata a cada um de vocês.

Em primeiro lugar, agradeço ao Ricardo Bertoncello, por me ajudar a tomar coragem, sair da rotina e encarar a pós-graduação. Por me convencer que a ideia absolutamente maluca de apostar num projeto em Noronha sem ter nenhum financiamento garantido era perfeitamente razoável. Por desenrolar boa parte da burocracia e logística decorrentes desta ideia maluca, para que no final a maluca não fosse eu. Pelo companheirismo, estímulo, amor e compreensão. E pela casa.

Ao Prof. Alexandre, pela orientação, ensinamentos e por me ajudar a aprender com os desafios não só neste trabalho, mas desde a Ilha do Cardoso e a Amazônia. Agradeço por esta segunda oportunidade.

Ao ICMBio, por valorizar e investir na formação de seus servidores e na produção de conhecimento voltado à gestão das UCs. À Kelen pelo apoio, em meio a tantas dificuldades. À DIBIO, especialmente à Dra. Katia Torres Ribeiro. Às equipes do PARNAMAR e APA Fernando de Noronha, pela receptividade, apoio e interesse, especialmente à Fabiana, Tadeu, Ricardo, Carina, Dudu, Viviane, Carol e Lis. À equipe do Projeto TAMAR, por disponibilizar a estrutura do viveiro para os experimentos e pela oportunidade de divulgar o trabalho no ciclo de palestras do TAMAR. Agradeço ao Rafael, Armando, Manoela, Tamaru e Monique.

À Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza, pelo financiamento. À Associação Proscience, através da Noni Bazarian e do João Godoy, pela parceria na execução do projeto. Ao Alex da Riva, pela ajuda com as passagens.

À Administração do Arquipélago de Fernando de Noronha, pela isenção do pagamento da Taxa de Preservação Ambiental.

A todos que ajudaram no experimento de campo: Geraldo Laman e sua equipe arrancadora de Leucena e turma do Noronha Ambiental Bodyboard. Ventu, Magno e Ricardo que ajudaram no plantio das sementes e Magno pela ajuda no monitoramento e pelas conversas e reflexões sobre o que observamos em campo.

Ao Ricardo, Monique e Fernanda pela ajuda com o experimento no viveiro. Aos que

participaram da oia de desbravar todos os cantos e morros da Ilha em busca da Leucena. Ao incansável Comandante Laman, por não desistir nem com burra leiteira no olho. Tu é rocha!!! Ao Jomar e ao Ricardo, companheiros nesta roubada.

Ao Jomar, pela parceria na elaboração do Capítulo 2, por topar o desafio e pela força nos momentos de desânimo.

Aos membros do Comitê de Acompanhamento, Dra. Flaviana Maluf de Souza e Dr. Ragan Callaway, pela disponibilidade e pelas valiosas sugestões.

Aos colegas de LabTrop, por compartilhar dos altos e baixos de todo o processo. Ao Alê, Dri, Leda, Camila, Melinas, Ivy, Gabriel, Ju, Marcel e Ricardo pelas sugestões ao longo do trabalho.

Aos professores Glauco Machado, Renata Pardini e Paulo Inácio pela amizade, apoio e pelas contribuições na elaboração da dissertação.

Aos professores, monitores e colegas das disciplinas de pós, especialmente do Curso de Campo e da Ecologia de Comunidades, sobretudo ao Glauco, PI, Renata, Dri, Tchê, Bruno, Danilo, Cris, Soly, Sara, Renatcho, Marina, Tauana e Kate pelos dias de aprendizagem tão intensa.

Aos professores e funcionários do Departamento de Ecologia pela dedicação à qualidade do Programa de Pós-graduação em Ecologia, em especial ao Prof. Jean Paul e à Vera Lima.

À comissão do Ecoencontros, pelas oportunidades e pelos apoios.

Aos colegas de pós, pelo aprendizado e pela companhia e diversão.

À Ju, Gabriel, Ricardo, Melina, Sara, Esther e Manô pelas revisões de texto.

À saRa moRtaRa, que merece um capítulo inteiro nos agradecimentos, por tudo. Pela companhia na fanfaRRice, a epígRafe é dedicada à você. E à Soly, pela amizade, ternura e hospedagem em Sampa. Levo as duas comigo para toda a vida.

A todos os desconhecidos que me deram carona pelas ladeiras vulcânicas, e aos amigos de Noronha, pela receptividade, companheirismo e incentivo: Silvinha, Loro, Clara, Pedro, Magno, Ricardo, Carina, Carol, Dudu, Taís, Beto, Manu, Monique, Beta, Aninha, Michele, Paulinha, Luísa, Neto, Maitê, Marianas, Clemente e Iapa. Este trabalho é dedicado aos que abrem mão de tanta coisa em prol da conservação do paraíso noronhense.

À minha família e amigos, por serem a alegria da vida, e por fazerem parte do caminho que me trouxe até aqui. Aos meus avós, meus pais e irmãos.

Ao Cosmo Náutico e à Noa Maria, pelos sorrisos, sempre.

Às ATP, pelo início de tudo. Ao Prof. Ricardo Pinto da Rocha e aos aracnólogos legais. À Nana Malei, Ali, Ninja e Marcelo, melhor equipe do mundo.

Aos meus irmãos filhos da Jurema: Dé, Catá, Dudu, Noni, João, Berton e Marina pelas sementes plantadas há tantos anos que hoje dão tantos frutos através de cada um de nós.

Às AikiTetas: Amandita, Kika, Tetê, Tessa, Tati mãe, Tati tubarão e Noni por serem exemplo e inspiração, e preencherem meu peito.

À Nação Acariquara (opa!) e aos agregados: Dé, Catá, Gabi, Mindu, Saci, Francês, Luana, Bruno, Manô, Bogs, Bia e Ciro por serem família. E por me conservarem próxima e encantada pela ciência durante o intervalo graduação - pós.

À Mata Atlântica, ao Cerrado, à Restinga, à Amazônia e à Caatinga, por tudo que me ensinam. Ao encontro dos rios Jaú e Negro, meu lugar neste mundo.

E aos infinitos tons de azul de Noronha, pela plenitude da recompensa a todo esforço.

Índice

Resumo	9
Abstract	11
Introdução geral	13
Bibliografia	17
Capítulo 1- Making a bad situation worse: invasive species change the interactions balance between local species	20
Summary	22
Introduction	24
Material and methods	27
Results	34
Discussion	37
References	42
Tables	47
Figures	51
Capítulo 2- Invasão de <i>Leucaena leucocephala</i> em Fernando de Noronha: distribuição espacial e expansão, fatores determinantes e impacto sobre a comunidade	58
Resumo	59
Introdução	60
Material e métodos	63
Resultados	68
Discussão	76
Bibliografia	80
Considerações finais	84
Bibliografia	88
Anexo	90

Resumo

Invasões biológicas estão entre as principais causas da perda de biodiversidade no planeta. Ambientes isolados como as ilhas oceânicas e ambientes sujeitos a distúrbio antrópico são considerados mais propensos à invasão. Para as plantas, o sucesso na invasão pode ter relação com a superioridade na competição com as espécies nativas, que pode ocorrer através da produção de substâncias alelopáticas. Dentre as 100 principais espécies invasoras do planeta está a Leguminosa *Leucaena leucocephala*, que produz substâncias com potencial alelopático e está estabelecida em ilhas oceânicas tropicais em todo o mundo. No Brasil, a invasora foi introduzida na ilha de Fernando de Noronha, onde ocupa vastas áreas. Apesar da relevância desta ilha para a conservação da biodiversidade, não há informações essenciais para o manejo da invasora, como a situação da invasão e seus fatores determinantes. Neste trabalho, realizado em Fernando de Noronha, utilizamos experimentos para investigar a alelopatia como mecanismo associado à invasão e para avaliar o efeito de *L. leucocephala* sobre o estabelecimento de *Erythrina velutina* (Leguminosae), espécie nativa comum na ilha, mas frequentemente excluída das áreas invadidas por *L. leucocephala*. Não encontramos indícios de efeitos alelopáticos de *L. leucocephala* sobre a germinação de *E. velutina*, mas a exótica reduziu o crescimento e a sobrevivência da nativa. O efeito negativo é potencializado quando *L. leucocephala* está associada à *Capparis flexuosa* (Capparaceae), única espécie nativa frequentemente encontrada em áreas invadidas. Isoladamente, o efeito de *C. flexuosa* sobre *E. velutina* varia de positivo a neutro, evidenciando que o saldo das interações entre espécies nativas é alterado na presença de uma exótica. Adicionalmente, diagnosticamos a extensão atual da invasão e sua expansão nos últimos 20 anos, seus fatores determinantes e o impacto sobre a comunidade de plantas nativas em Fernando de Noronha. O diagnóstico da invasão mostrou que *L. leucocephala* está amplamente distribuída pela ilha, povoando densamente a maioria dos locais onde ocorre. A área ocupada pela espécie aumentou cerca de 40% nos últimos 20 anos, e não há restrições ambientais para o estabelecimento da exótica, embora ela seja favorecida pela atividade agropecuária. Em áreas invadidas

o número de espécies nativas diminuiu quase pela metade e observamos uma tendência à homogeneização da comunidade. É provável que o alto grau de perturbação antrópica em Fernando de Noronha gere limitações à dispersão e modifique os ambientes tornando-os desfavoráveis para o estabelecimento de espécies nativas. Entretanto, há fortes evidências de que *L. leucocephala* causa mudanças ecológicas na ilha influenciando na perda de espécies nativas. Considerando a importância biológica de Fernando de Noronha, ações de controle da expansão da exótica e restauração das áreas invadidas demonstram-se urgentes.

Abstract

Biological invasions are among the main causes of biodiversity loss on the planet. Isolated environments such as oceanic islands and disturbed environments are considered more prone to invasion. For plants, the invasion success may be related to advantages in competition with native species, which may occur through the production of allelopathic substances. Among the 100 most invasive species on the planet is the legume *Leucaena leucocephala*, which produces substances with putative allelopathic effects and is established on tropical oceanic islands worldwide. In Brazil, the invader was introduced on the island of Fernando de Noronha, where it occupies vast areas. Despite the relevance of this island for biodiversity conservation, important information for the management of the invasion, as its extension and determinants, do not exist. In this work we use experiments to investigate allelopathy as a mechanism associated with the invasion and to evaluate the effect of *L. leucocephala* on the establishment of *Erythrina velutina*, a native species common on the island, but often absent from invaded areas. We found no evidence of allelopathic effects of *L. leucocephala* in the germination of *E. velutina*, but the exotic reduced the growth and survival of the native. The negative effect is enhanced when *L. leucocephala* is associated with *Capparis flexuosa*, the only native species often found in heavily invaded areas. When alone, the effect of *C. flexuosa* on *E. velutina* varies from positive to neutral, indicating that the balance of interactions between native species is altered in the presence of an exotic. Additionally, we describe the current distribution of *L. leucocephala* and its expansion in the last 20 years in Fernando de Noronha. We also investigate the environmental and anthropic factors determining the invasion and the impact of *L. leucocephala* on the plant community. We found that *L. leucocephala* is widely distributed throughout the island, densely populating most places where it occurs. The area occupied by the species increased about 40% in the last 20 years, and there are no environmental restrictions for the establishment of exotic, although it is favored by farming. In invaded areas, the number of dominant native species decreased by almost half and we observed a tendency towards

homogenization of the community. It is likely that the high degree of human disturbance in Fernando de Noronha poses dispersal limitations and modifies the environments making them unsuitable to the establishment of natives. However, there are strong evidences that *L. leucocephala* is driving ecological changes on the island that influence in native species loss. Considering the biological importance of Fernando de Noronha, actions to control the expansion of exotic and to restore the invaded areas are urgent.

Introdução Geral

O interesse científico pelos efeitos da introdução de espécies pelo homem em novos ambientes remonta desde a época da publicação de "A origem das espécies" por Charles Darwin (1859). Em sua obra, Darwin já chamava a atenção para o quão poderosa podia ser a influência de uma única espécie introduzida em um local onde não ocorria naturalmente. Contudo, foi com a publicação de "A Ecologia das Invasões" por Charles Elton em 1958 que este ramo da Ecologia se consolidou. Elton destaca as invasões biológicas como experimentos biogeográficos sem precedentes na biologia evolutiva. Passados quase 50 anos da publicação de Elton, uma revisão feita por Callaway & Maron (2006) concluiu que as tentativas de compreender como as espécies exóticas podem passar de simples componentes de suas comunidades nativas a dominantes nos locais de introdução catalisaram importantes avanços nas disciplinas da ecologia e da evolução.

Uma das linhas de investigação da Ecologia das Invasões busca compreender o que torna determinados ambientes mais sujeitos à invasão, assim como quais as características das espécies que aumentam suas chances de se tornarem invasoras. Em relação aos ambientes, a ocorrência de distúrbios é um fator frequentemente citado como grande facilitador (MacDougall & Turkington 2005) ou até mesmo crucial para que as invasões ocorram (Callaway & Maron 2006). A ocorrência de distúrbios liberaria espaço e aumentaria a disponibilidade de recursos, reduzindo a competição da espécie introduzida com as espécies nativas e permitindo o estabelecimento das exóticas. Além do distúrbio, o isolamento geográfico também parece aumentar as chances de ocorrência de invasões (Alpert *et al.* 2000). De fato, as espécies exóticas se estabelecem e se tornam invasoras com grande facilidade nas ilhas oceânicas, a tal ponto que a introdução de espécies exóticas é a principal causa de extinções nestes locais (Ziller & Zalba 2007). Segundo a hipótese da fuga dos inimigos naturais, ao serem introduzidas em ambientes geograficamente isolados de seu ambiente original, as espécies exóticas ficariam livres de seus inimigos naturais, que normalmente controlariam o crescimento de suas populações (Pimm 1987). Porém, a frequente falha de técnicas de controle biológico

e a falta de evidências diretas que sustentem esta hipótese (Lortie *et al.* 2004; Daehler & Strong 1997; Willis *et al.* 1999) indicam que outros mecanismos devem estar envolvidos no sucesso das invasoras.

A definição de quais características aumentariam a chance de uma espécie se tornar invasora ainda é bastante controversa na literatura (Alpert *et al.* 2000). De maneira geral, características ligadas ao aumento do sucesso na fase de estabelecimento e vantagens na competição com as nativas parecem ser importantes para a invasão. O sucesso no estabelecimento está ligado à pressão de propágulos, portanto quanto mais propágulos determinada espécie produzir, maior a probabilidade de que ela se torne uma invasora (Lockwood *et al.* 2009). Em relação à competição com as nativas, pode ocorrer a inibição da sucessão após distúrbio (Connel & Slatyer 1977), em que o primeiro colonizador da área perturbada impede qualquer outra espécie de se estabelecer. Neste caso, a substituição sequencial de espécies na sucessão não irá ocorrer, e a comunidade tenderá a ser monoespecífica, como observado na colonização por diversas plantas invasoras (Lowe 2000, Hierro & Callaway 2003, Merriam & Feil 2003, Silva 2009). A composição de espécies mudará apenas quando a espécie dominante morrer ou for danificada, liberando recursos (Connel & Slatyer 1977).

Um mecanismo através do qual as plantas invasoras podem impedir o estabelecimento de outras espécies é a liberação de compostos alelopáticos, que prejudicam a germinação e crescimento de outras espécies (Hierro & Callaway 2003). A alelopatia pode ser um mecanismo importante para o sucesso das invasões, já que as invasoras frequentemente formam comunidades monoespecíficas, fenômeno pouco comum em comunidades naturais (Hierro & Callaway 2003). Já foi demonstrado que os efeitos negativos da alelopatia podem ser mais importantes na comunidade receptora da invasora, onde as espécies são mais suscetíveis aos compostos químicos de uma espécie recém-chegada do que as espécies da comunidade de origem (Hierro & Callaway 2003).

Na lista das 100 piores espécies invasoras do mundo, elaborada por um grupo de especialistas da União Internacional para Conservação da Natureza - IUCN (Lowe *et*

al. 2000), figura a leguminosa *Leucaena leucocephala* (Lam.) R. de Wit.. Ela é classificada como invasora agressiva, pois causa grande perda de biodiversidade, com ameaça destacada às ilhas oceânicas (Hughes & Jones 1998). Uma vez estabelecida, *L. leucocephala* é muito difícil de erradicar, pois rebrota vigorosamente depois de cortada, impedindo a regeneração natural da vegetação nativa (Jurado 1998). A espécie produz grande quantidade de sementes e o banco de sementes no solo pode permanecer viável por pelo menos 20 anos (Global Invasive Species Database 2010).

Diversos estudos reportam que *L. leucocephala* tem efeito alelopático e afeta a germinação de outras espécies, pela ação de uma substância química chamada mimosina (Prasad & Subhashini 1994). Porém, a relação entre a liberação de compostos alelopáticos com o sucesso da *L. leucocephala* como invasora não está clara, pois a maioria dos estudos usou espécies cultivadas como tomate e pepino (Gorla & Perez 1997), milho (Prates *et al.* 2000) e soja (Andrade 2006), além de ervas daninhas à agricultura (Budelmann 1988) para testar a ocorrência de alelopatia.

No Brasil, *L. leucocephala* é encontrada em quase todos os Estados, principalmente na região Nordeste, e a sua presença na ilha oceânica de Fernando de Noronha é considerada particularmente problemática (CEPAN 2009). A espécie parece ter se estabelecido após perturbações antrópicas (IBAMA-FUNATURA, 1990) e forma aglomerados monoespecíficos, substituindo a vegetação natural (Serafini 2010). Os planos de manejo das duas Unidades de Conservação que abrangem o arquipélago – Área de Proteção Ambiental e Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha – destacam a necessidade de restauração das áreas invadidas pela espécie (IBAMA-FUNATURA 1990; IBAMA 2005). Entretanto, não existe um levantamento atualizado da situação destas áreas, e nem dos impactos causados pela exótica na Ilha.

Se por um lado a invasão de *L. leucocephala* em Fernando de Noronha representa um enorme desafio para a restauração das formações nativas desta ilha, por outro constitui um cenário adequado para testar hipóteses relativas aos processos responsáveis pela ocorrência de invasões em ilhas oceânicas. Neste contexto, o

objetivo deste trabalho é investigar a invasão de *L. leucocephala* em Fernando de Noronha, seus mecanismos de ocorrência e a importância de seu impacto na Ilha. Assim, esta dissertação é composta por dois capítulos:

No primeiro capítulo utilizamos uma abordagem experimental para avaliar o efeito das interações entre *L. leucocephala* e espécies nativas de Fernando de Noronha sobre o desempenho de uma espécie nativa em sua fase de estabelecimento. Este é principal capítulo da dissertação, e foi escrito seguindo estilo e normas do periódico *Journal of Ecology*, ao qual será submetido.

No segundo capítulo utilizamos uma abordagem descritiva para fornecer um diagnóstico da situação atual da invasão por *L. leucocephala* em Fernando de Noronha e compará-la com a área ocupada pela espécie há 20 anos. Avaliamos também os fatores determinantes da invasão e o impacto da exótica sobre a riqueza e composição da comunidade de plantas na Ilha.

Bibliografia

Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. (2000) Invasiveness , invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 52–66.

Andrade, A.B. (2006) *Inibição do crescimento de raízes de soja pela mimosina: lignificação e enzimas relacionadas*. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Maringá. 38p.

Budelman, A. (1988) The performance of the leaf mulches of *Leucaena leucocephala*, *Flemingia macrophylla* and *Gliricidia sepium* in weed control. *Agroforestry Systems*, **6**, 137–145.

Callaway, R.M. & Maron, J.L. (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in ecology & evolution*, **21**, 369–74.

CEPAN - Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (2009). Contextualização sobre espécies exóticas invasoras. Dossiê Pernambuco. 63p.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119–1144.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species*. John Murray, London.

Daehler, C.C. & Strong, D.R. (1997) Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore- free growth. *Oecologia*, **110**, 99–108.

Elton, C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.

Gorla, C.M. & Perez, S.C.J.G.A. (1997) Influência de extratos aquosos de folhas de *Miconia albicans* Triana, *Lantana camara* L., *Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit e *Drimys winteri* Forst , na germinação e crescimento inicial de sementes de tomate e pepino. *Revista Brasileira de Sementes*, **19**, 260-265.

Global Invasive Species Database (2010). *Leucaena leucocephala*. Disponível em: <http://www.issg.org/database/species/ecology.asp?si=23> Acessado em 21/11/2013.

Hierro, J.L. & Callaway, R.M. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Plant and Soil*, **256**, 29–39.

Hughes, C. E. & Jones, R. J. (1998). Environmental hazards of *Leucaena*. *Leucaena - Adaptation, Quality and Farming Systems*, (eds Shelton, H. M., Gutteridge, R. C., Mullen, B. F. & A.A. Bray), pp 61-70. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.

Jurado, E., Flores, J., Navar, J. & Jimenez, J. (1998) Seedling establishment under native tamaulipan thornscrub and *Leucaena leucocephala* plantation. *Forest Ecology and Management*, **105**, 151–157.

IBAMA-FUNATURA (1990). Plano de manejo do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha. Ibama-Funatura. Brasília.

IBAMA (2005). Plano de manejo da Área de Proteção Ambiental de Fernando de Noronha - Rocas - São Pedro e São Paulo. Brasília.

Lockwood, J.L., Cassey, P. & Blackburn, T.M. (2009) The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **15**, 904–910.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433–438.

Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species - A Selection from the Global Invasive Species Database*. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

MacDougall, A.S. & Turkington, R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, **86**, 42–55.

- Merriam, R.W. & Feil, E. (2002) The potential impact of an introduced shrub on native plant diversity and forest regeneration. *Biological Invasions*, **4**, 369–373.
- Pimm, S.L. (1987) Determining the Effects of Species Introduced. *Trends in Ecology & Evolution*, **2**, 106–108.
- Prasad, M. N. V. & Subhashini, P. (1994) Mimosine-inhibited seed germination, seedling growth, and enzymes of *Oryza sativa* L. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 1689–1696.
- Prates, H. T.; Paes, J. M. V.; Pires, N. M.; Pereira-Filho, I. A. & Magalhães, P. C. (2000) Efeito do extrato aquoso de leucena na germinação e no desenvolvimento do milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **35**, 909-914.
- Serafini, T.Z., França, G.B. & Andriguetto-Filho, J.M. (2010) Ilhas oceânicas brasileiras: biodiversidade conhecida e sua relação com o histórico de uso e ocupação humana. *Revista da Gestão Costeira Integrada* **1**,1-21.
- Silva, A. C. A (2009) Avaliação de técnicas de restauração florestal de área dominada por *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. em Ipatinga, MG. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- Ziller, S. R.& Zalba, S. (2007) Propostas de ação para prevenção e controle de espécies exóticas invasoras. *Natureza & Conservação*, **5**, 8-15.
- Willis, A.J., Thomas, M.B. & Lawton, J.H. (1999) Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? *Oecologia*, **120**, 632–640.

Capítulo 1

****Formato e estilo: Journal of Ecology***

**Making a bad situation worse: invasive species change the interactions balance
between local species**

Thayná J. Mello* & Alexandre A. Oliveira

*Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Rua do Matão 314, Travessa
14, 05508-900, São Paulo, SP, Brazil*

* Correspondence author. E-mail: thaynajm@gmail.com

Running headline: Invasion changes interactions balance

Summary

1. Biological invasions are a major threat to biodiversity, especially in oceanic islands. Introduced species may have a disproportional role in the interactions balance, what may influence their success in the new communities. A possible explanation to the success of invaders is allelopathy. The shrub *Leucaena leucocephala* is a major island invader, with putative allelopathic effects on the germination and growth of other species.

2. We quantified the impact of *L. leucocephala* on the richness of plant communities at an oceanic island in Brazil and investigated, through nursery experiments, potential allelopathic effects of the soil and litter from *L. leucocephala* forests in the germination of *Erythrina velutina*, a native species often absent from highly invaded areas. We also conducted a field experiment to examine the influence of the invader and of *Capparis flexuosa*, the native species that co-occurs more often with *L. leucocephala*, on the germination and growth of *E. velutina*.

3. Species richness in invaded areas was strongly reduced when compared to uninvaded sites. In the nursery experiments, we found no evidences that the soil and litter from *L. leucocephala* forests have allelopathic effects on the germination of *E. velutina*. In manipulative field experiments, *L. leucocephala* litter decreased the odds of *E. velutina* germination while the presence of *L. leucocephala* trees increased it. However, survival and growth of *E. velutina* were higher in the absence of *L. leucocephala* trees.

4. The isolated effect of *C. flexuosa* on germination, survival and growth of *E. velutina* varied from positive to neutral. However, when associated with *L.*

leucocephala, the effects of *C. flexuosa* on *E. velutina* are worse than the effect of *L. leucocephala* alone.

5. Synthesis. We concluded that the effect of the exotic species *L. leucocephala* on native species varies depending on the native's life stage. Besides that, this study provided the first empirical evidence that the interactions between native species can change in the presence of an exotic invader, due to indirect interactions.

Key-words: allelopathy, biological invasions, competition, facilitation, Fernando de Noronha, *Leucaena leucocephala*, plant-plant interactions, indirect effects

Making a bad situation worse: invasive species change the interactions balance between local species

Introduction

The key role of interspecific plant interactions in shaping community composition and structure has long been recognized and demonstrated with experiments (Tilman 1997; Svenning *et al.* 2004). Coevolutionary dynamics between plants are of great importance to the organization of natural systems, because plant species commonly evolve in response to interactions with neighbors (Callaway & Maron 2006). The addition of an exotic species to a community can disrupt its organization, since introduced species may have a disproportional role on the balance of interactions. Exotic species modify native plants interactions with their enemies, mutualists and competitors. These modified interactions may provide competitive advantages that influence the success of introduced species (Mitchell *et al.* 2006).

Plant interactions can be resource and nonresource mediated, with both positive and negative effects for the organism's fitness. Positive interactions, for example, take place when plants protect one another from herbivores or from extreme climate conditions, or facilitate access to resources through hydraulic lift or nitrogen assimilation (Brooker *et al.* 2008). Negative interactions, in turn, include allelopathy, a nonresource competition mechanism in which chemical substances derived from decomposing litterfall or released by plant roots or leaves affect germination, growth and development of neighbors (Inderjit & Callaway 2003). Different kinds of plant-plant interactions can act simultaneously with variable outcomes for the organism's fitness and for the community composition and structure (Callaway & Walker 1997). If there are more than two interacting species, webs of positive and negative effects can be produced, so one

species can influence a second one directly or indirectly through a third species (Tilman 1987).

The production of allelochemicals has been reported to be important in the success of invasive species (Baldwin 2003). The effects of allelochemicals have been shown to be stronger in the invaded communities than in the native range of the invasive species (Hierro & Callaway 2003; Callaway & Ridenour 2004; Vivanco *et al.* 2004; Inderjit *et al.* 2008), reinforcing their importance to the success of invasions. The introduction of exotic species is a major threat to native communities, especially in oceanic islands (Sax & Gaines, 2008). There is still no agreement about the reasons why islands are more prone to invasion (Alpert *et al.* 2000), although biotic interactions with the native flora may play an important role in the invasion of islands (Kueffer *et al.* 2010).

On the other hand, despite extensive research, generalization about which traits predict the invasiveness of a species is still inconclusive (Simberloff 2003). In spite of that, a review of invasions in islands concluded that only nine out of 383 alien species were consistently dominant in at least 50% of the islands where they were present (Kueffer *et al.* 2010). Among these species is the leguminous *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, the third most widespread invader on oceanic islands (Kueffer *et al.* 2010) and one of the 40 most invasive genera of angiosperms in the world (Rejmanek & Richardson 1996).

It has been suggested that the extremely invasive potential of *L. leucocephala* may be due to allelopathic substances that suppress the germination of other species seedlings (Chou & Kuo 1986). However, most studies that demonstrated *L. leucocephala*'s allelopathic effects were carried out in laboratory bioassays and used agriculture crops as target species (Chou & Kuo 1986; Suresh & Vinaya Rai 1987; Prasad & Subhashini 1994; Rizvi *et al.* 1999), which could overestimate the effects relative to natural systems and

field conditions (Hierro & Callaway 2003). Research efforts that evaluate allelopathy of invasive plants on plant species that are most commonly encountered by the invader in nature may yield new insights about the mechanisms of invasion (Hierro & Callaway 2003).

Leucaena leucocephala is a shrub or tree species native from Mexico which has been introduced in the 1940s in Fernando de Noronha, an oceanic island in Brazil and currently occupies extensive areas in the island. In general, introductions of plant species in islands lead to an increase in species richness (Sax & Gaines 2008). Yet, studies on plant regeneration in *L. leucocephala* plantations in Mexico reported a reduction in the species richness of areas occupied by *L. leucocephala* (Jurado *et al.* 1998). Preliminary field observations at Fernando de Noronha indicated that the exotic species appears to exclude most native species and only a few persist in the patches where *L. leucocephala* is dominant. On the other hand, several native species co-occur in uninvaded communities in the island, in spite of the usual low community diversity of islands compared to continental areas (Silva Júnior *et al.* 1988; Batistella 1996).

This study aims to evaluate the impact of *L. leucocephala* on the species richness of plant communities at Fernando de Noronha Island and to investigate the interactions of the invader with native species to unravel the mechanisms associated with the invasion. Through nursery experiments, we investigate allelopathic effects of the soil from *L. leucocephala* stands and of *L. leucocephala* litter on the germination of a native species often absent from invaded areas. Additionally, in a field experiment, we examined the influence of *L. leucocephala* and of a native species that co-occurs in invaded areas on a native species often absent from highly invaded areas, both directly and indirectly.

Material and methods

STUDY SITE

The Fernando de Noronha archipelago comprises 21 islands of volcanic origin located in the South Atlantic Ocean (3°50' S, 32°15' W). The main island, Fernando de Noronha, has a total surface area of 17 km². The distance between the archipelago and the nearest continent (South America) is about 360 km. The climate is tropical oceanic with a mean annual temperature of 27°C with strong influence of the trade winds. The mean annual rainfall is approximately 1,400 mm with large interannual variability, characterized by two distinct seasons, with a rainy season from February to July and a pronounced water deficit from August to January (Teixeira *et al.* 2011).

Most of the island has xeromorphic seasonal deciduous vegetation, with herbaceous, shrubby and forest physiognomies. There is a historical record of 331 vascular plant species, 14 of them endemic, but some are probably extinct. Human settlement in the archipelago began in the 16th century and several activities, as deforestation, selective logging and forest fires have altered native plant communities since then. A great part of the vegetation was removed around 200 years ago, when the island was used as a prison (Alves 2006).

FOCAL SPECIES

Leucaena leucocephala (hereafter *Leucaena*) is a shrub or tree native to Mexico and Central America which may grow to heights of 7-18 m. *Leucaena* is listed as one of the 100 world's worst invasive alien species of the Global Invasive Species Database (Lowe *et al.* 2000). It has been introduced in Fernando de Noronha as an alternative source of food supply for livestock (Teixeira *et al.* 2011), due to its fast growth, drought tolerance

and nitrogen assimilation. It forms dense stands, with a continuous canopy, that can be monospecific or contain only a few species (Lowe *et al.* 2000).

The first part of this study showed that the main native species that remains under *L. leucocephala* is *Capparis flexuosa* L. (Capparaceae). On the other hand, *Erythrina velutina* Willd. (Leguminosae) is a common native species in the island, but rarely occurs together with *L. leucocephala* (see results for details). Thus, the three species above were the species selected as models for our experiments.

Capparis flexuosa (hereafter *Capparis*) is a shrub, which may grow to a 2 - 4 m high. It is one of the few evergreen species in the island. It can be found in most vegetation types, especially in coastal areas (Teixeira *et al.* 2011), in open physiognomies as isolated shrubs or in the understory of forests.

Erythrina velutina (hereafter *Erythrina*) is a pioneer tree which may grow up to 25 m high. It is one of the most frequent tree species (Batistella 1996), and is widely distributed in the island (Freitas 2007), in spite of having being heavily cut down during the first years of human settlement in the island (Ridley 1891). Because its wide distribution in the island and its potential to the restoration of disturbed areas, this species was used in all the experiments.

COMMUNITY SURVEY

We assessed species richness in highly invaded (*Leucaena*-dominated) and uninvaded (*Leucaena*-free) sites. Based on a map of the distribution of *Leucaena* at the island (T.J. Mello *et al.*, unpublished data), we randomly selected 10 points in each situation and recorded the number and identity of native species 3 m around each sampling point.

NURSERY EXPERIMENTS

To examine the effects of soil from *Leucaena* stands on the germination of *Erythrina* seeds, we selected 10 pairs of invaded and uninvaded sites, which had the same soil type. We carefully chose the pairs so that each *Leucaena* stand was located up to 100 m from the correspondent native site. We collected 10 l. of soil in all pairs, removed the litter and homogenized the soil of each treatment. Then, we filled up 10 trays with the soil from each forest type (in a total of 20 trays) and sowed 35 seeds of *Erythrina* per tray. The seeds used in all the experiments were collected from several trees across the island at the end of the fruiting period.

We arranged the trays randomly in a nursery under homogeneous environmental conditions and watered the trays once a day. We recorded seed germination daily for 10 days, when no seedlings emerged for 3 consecutive days.

To examine the effects of *Leucaena* litter on the germination of *Erythrina* we filled up 20 trays with vermiculite, sowed 35 *Erythrina* seeds in each tray and arranged them randomly in an area with homogeneous environmental conditions in the nursery. We covered 10 trays with 1 cm layer of *Leucaena* litter and 10 trays with 1 cm layer of shredded filter paper. Shredded filter paper was used to mimic litter cover and to retain moisture as the litter does, but without releasing chemicals. We watered the trays once a day, and recorded seed germination daily for 10 days, when no seedlings emerged for 3 consecutive days.

FIELD EXPERIMENT

We selected an area at the north coast of the island where the vegetation is composed mainly by the association of *Leucaena* and *Capparis*. This coastline extends for 1,700 m long and 40 to 100 m wide with sandy soil and no significant variation in elevation. In this area, we installed 10 experimental blocks, with minimum distance between blocks of 30 m.

Each of the blocks contained four treatments: 1) Control with *Leucaena* and *Capparis* removed (i.e. bare soil); 2) *Capparis* present and *Leucaena* removed; 3) *Leucaena* present and *Capparis* removed; 4) *Leucaena* and *Capparis* present (i.e. no removal). In the treatments involving removals, we removed the whole trees and seedlings of the target species from a 9 m² area and uprooted them to prevent resprouts. The removal of new *Leucaena* seedlings continued monthly for 9 months.

GERMINATION

In the beginning of the rainy season (April 2012) we sowed 50 seeds of *Erythrina* in each treatment, totalizing 200 seeds per block. We covered half of the seeds in each treatment with a 2 cm layer of soil from the site itself and 1 cm layer of *Leucaena* litter, and we covered the other half of the seeds only with soil. We identified each seed with a flag, so we could know the fate of individual seeds. We recorded germination 7 days after planting, when most seeds germinated, and recorded germination again after 30 days. After that, no seedlings emerged.

With this experiment we tested the influence of the factors litter, *Capparis*, *Leucaena* and respective interactions on the probability of *Erythrina* seeds germination in a full factorial design.

SURVIVAL AND GROWTH

We identified each seedling that germinated from the germination experiment with a tag and we recorded seedling survival seven times during 8 months. The interval between censuses varied from 30 to 60 days. We measured seedling height 9 months after the beginning of the experiment. After 30 days, much of the litter layer we had added had been carried away because of a high precipitation during the first weeks of the experiment. As it would not be possible to control the amount of litter on the blocks throughout the experiment, we tested only the influence of the factors *Leucena* and *Capparis* and the interaction between them on *Erythrina* seedlings survival and growth.

DATA ANALYSES

To describe the effects of the treatments on the germination and survival of *Erythrina* we used a model selection approach based on generalized linear mixed model (GLMM). This approach is a tool to infer the process that has most likely operated to generate the observed data. It evaluates several models in terms of support from observed data, considering both fit and complexity. Each model represents one hypothesis, and the model parameters have direct biological interpretation (Johnson & Omland 2004). GLMMs are considered the most adequate tool for analyzing non-normal error distribution (binomial) data that involve random effects (Bolker *et al.* 2008). For all model selections we computed models coefficients using Maximum Likelihood Estimation (MLE) approach and made statistical inferences using Akaike's Information Criterion (AIC). We considered models with $\Delta AIC < 2$ equally plausible (Johnson & Omland 2004).

In the nursery experiments, we compared models that included the presence of *Leucaena* as a fixed effect and tray as a random effect with null models that included only the random effect of the trays to evaluate the effects of soil and *Leucaena* litter on *Erythrina* seeds germination.

In the field experiments we evaluated the influence of *Leucaena*, *Capparis*, litter and second and third order interactions as fixed effects, and block as a random effect on the number of germinated seeds. To measure the partial effect of each variable on the odds of germination, we calculated odds ratios for each coefficient in the selected model. Odds ratios >1 indicate positive effects on germination, while odds ratios <1 indicate negative effects.

For the analysis of *Erythrina* seedlings survival, we considered *Leucaena*, *Capparis*, seedling age and second and third order interactions as fixed effects, and block, seedling identity and interval between censuses as random effects.

After 9 months some of the treatments and blocks had 100% of seedling mortality, so we grouped all the remaining seedlings in each treatment to evaluate their growth at the end of the experiment. We used a Monte Carlo Simulation approach to check for differences in the growth of the seedlings under each treatment. We made 1,000 permutations, through resampling without reposition of the mean height values ($n=10$) in each of the treatments (*Control*, *Capparis*, *Leucaena*, *Leucaena + Capparis*) and compared the distribution of the results.

All statistical analyses and graphics were performed in R v. 3.00.2 (R Development Core Team 2013), GLMM were performed using the `glmer` function from the `lmer` R package

(Bates *et al.* 2013) and model selection was performed using the AICtab function in the bblme R package (Bolker, 2013).

Results

COMMUNITY SURVEY

We recorded a total of three native species (mean of 1.2 native species/site) in the areas with *Leucaena* and 15 native species (mean of 4.6 native species/site) in uninvaded sites. *Capparis* was the most common native species, being found in all invaded sites and in 90% of the uninvaded sites (Fig. 1). The only species recorded with *Capparis* in invaded sites were *Guapira laxa* (Netto) Furlan (Nyctaginaceae) and the *Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. & Schult.) T.D. Penn. (Sapotaceae). Both *G. laxa* and *S. obtusifolium* were found only in 10% of the invaded sites, whereas 14 native species co-occurred with *Capparis* in uninvaded sites.

NURSERY EXPERIMENTS

The number of seeds that germinated varied greatly among the trays in the experiment with soil from invaded and uninvaded forests and in the experiment with two types of cover (Fig. 2). In both experiments the AIC difference between the models including *Leucaena* effects and the null models was lower than two, so the models were equally plausible. Regardless of that, the estimated coefficient for the effect of *Leucaena* was positive in the models that included this effect in both experiments. So despite uncertainty associated with the great variation in the data, if there is an effect of *Leucaena* on the germination, it is positive (Table 1).

FIELD EXPERIMENTS

GERMINATION

The comparison between the effects of each treatment and the control on the number of seeds that germinated indicated a great variation among the blocks (Fig. 3). Five out of 16 models compared were equally plausible (Table 2). *Leucaena* presence and *Leucaena*

litter were the only effects present in all of them. The selected models predicted that the presence of *Leucaena* increases the odds of germination, while *Leucaena* litter has the opposite effect. The importance of the effects of *Capparis* and of the second order interactions was uncertain, but the model with the lowest AIC predicted a positive effect of *Capparis* and a negative effect of the interaction *Leucaena: Capparis* (Figure 4).

SURVIVAL

Since the first census, the survival of *Erythrina* seedlings was higher in both control (79%) and under *Capparis* (87%) than under *Leucaena* (58%) and under *Leucaena* plus *Capparis* (39%) (Fig. 5). From the second census on, survival was lower for the seedlings under *Leucaena* when compared to the control. On the other hand, there was no significant difference in the survival of the seedlings under *Capparis* and in the control. The lowest survival was observed for the seedlings under *Leucaena* plus *Capparis*. At the end of the experiment, total survival was around 60% in the control and under *Capparis*, around 10% under *Leucaena* and around 3% under *Leucaena* plus *Capparis*.

The selected model for *Erythrina* seedlings survival (model 1) included the main effects *Leucaena*, *Capparis* and age, as well as the second order interactions between them (Table 3). According to the selected model (model 1, Table 3), there is a positive effect of *Capparis* and a negative effect of *Leucaena* on *Erythrina* seedlings survival, but the intensity of the effects diminished with age. The interaction *Leucaena:Capparis* had a negative effect on *Erythrina* seedlings survival, and this effect did not change with age (Table 4). The prediction of this model was that the instantaneous probability of *Erythrina* seedlings survival increased with the age of the plant in the control and in the treatments with *Capparis* or *Leucaena*. However, the predicted survival probability was

lower for *Erythrina* seedlings under *Leucaena* and is even lower for the seedlings under *Leucaena* plus *Capparis*.

GROWTH

Nine months after sowing, *Erythrina* seedlings that survived were higher in the control and under *Capparis* than those under *Leucaena* and *Leucaena* plus *Capparis* (Fig. 6). The distribution of mean height values resulting from the permutation (Fig. 7) showed differences between the seedlings under control, *Leucaena* and *Leucaena* plus *Capparis*.

Discussion

There was a clear reduction in the species richness in areas occupied by *Leucaena* compared to uninvaded sites. Moreover, we observed a tendency towards homogenization of the invaded areas, because in most of them the only native species found was *Capparis*. *Capparis* is also a common species in uninvaded communities, where it co-occurs with many other native species.

Our results did not evidence allelopathic effects either from the soil or from the litter of the sites with *Leucaena* in the nursery experiment. This is contrary to the results of studies that found allelopathic effects of *Leucaena* on the germination of crop species (eg. Prasad & Subhashini 1994). Although our results do not suggest an allelopathic potential of *Leucaena*, it is possible that *Leucaena* releases harmful allelochemicals, but they do not remain in the soil after the invader is removed, contrary to what happens in the phenomenon describe as "legacy effect" (Grove *et al.* 2012). Similar to the result of model selection in the soil origin experiment, in the litter experiment the model that included *Leucaena* effect predicted a positive effect of *Leucaena*'s litter on *Erythrina* seed germination. However, this effect is uncertain, because this model and the null model are equally plausible. The uncertainty is due to the great variation in data, and as there is no theoretical mechanism to sustain such positive effect, it deserves further investigation. In the litter experiment, germination was low, so it is possible that both litter and shredded filter paper acted as mechanical barriers (Hata *et al.* 2010), impairing germination, but we did not test this mechanism.

In the germination phase of the field experiment, the litter decreased the odds of germination of the seeds compared to the control. As mentioned above, the litter may act as a mechanical barrier that hindered the emergence of the seedlings. The presence

of *Leucaena* trees had a positive effect on the germination, contrary to what we expected. This positive effect may be related to an improvement of the local microclimate by the presence of *Leucaena* trees. They provide shadow and act as a barrier against the wind, helping to retain moisture, what may consequently facilitate germination. Studies conducted with other species of the genus *Erythrina* concluded that water is the most important factor for the germination of the seeds, and there were no differences in germination among seeds in the dark or exposed to light (Batista 2008, Demuner *et al.* 2008). Thus, by preventing desiccation, *Leucaena* may facilitate the germination of *Erythrina*.

The effect of *Leucaena* on *Erythrina* varies according to the life stage of the native plant. Although there was a positive effect of *Leucaena* trees on the germination of *Erythrina* seeds, the effect on survival and growth of the seedlings becomes clearly negative. Despite facilitating the germination, *Leucaena* prevents the development of the seedlings and reduces their survival. This suggests that if there are phytotoxic effects of *Leucaena*, they act mostly during the establishment rather than during the germination of seedlings under its canopy. This pattern coincides with the one observed by Peguero *et al.* (2012), who studied the establishment of seedlings under *Acacia pennatula* Benth, another leguminous species with putative phytotoxic effects, in a dry forest in Nicaragua. The effect of *Capparis* on the survival and growth of the seedlings varied from positive to neutral depending on the age of the seedling. *Capparis*' crown is denser and intercepts more light than *Leucaena*'s. Besides that, *Capparis* is an evergreen species, probably demanding plenty of water, while *Leucaena* can be deciduous in the dry season. Thus, if the negative effect of *Leucaena* on the survival and growth of *Erythrina* seedlings was related mainly to resource competition (for light and water, for example) we would

expect a similar or stronger effect on the plants under *Capparis*, but it wasn't the case. It is possible that *Leucaena* trees release allelopathic substances that affect the development of the seedlings, reducing their ability to acquire resources and thus their survival and growth. There are several difficulties inherent to separating resource competition from allelopathy (Inderjit & del Moral 1997), but allelopathy, and not water or light limitation, is likely to be the most important effect in this case. Anyhow, determining the relative role of each mechanism requires experiments designed with this particular objective (see Ridenour & Callaway 2001), and experiments manipulating other likely mechanism can exclude alternative explanations to this pattern (Greene & Blossey 2012).

The balance of facilitative and competitive aspects of the interaction between *Capparis* and *Erythrina* seedlings may explain the neutral outcome of the effects of *Capparis* on *Erythrina*. In dry ecosystems, where plants are exposed to high temperatures and desiccating conditions, the establishment of seedlings has often been reported to be mostly restricted to shady sites, under the canopy of the so called 'nurse plants' (Holmgren *et al.* 1997). Yet, the nurse plants can, at the same time, negatively affect seedling growth by reducing the availability of light and soil water (Bruno *et al.* 2003). It is possible that *Capparis* provides shadow and acts as a nurse plant that facilitates the initial establishment of *Erythrina*, in a phase when the seedlings are more fragile. However, the development of the seedlings may be affected by the shade as the seedlings grow, since plants that grow under drier conditions are predicted to be less shade tolerant (Smith & Huston 1989). Thus, as predicted by our model, the intensity of the positive effect of *Capparis* in the survival and growth of the seedlings diminishes with age, and eventually becomes neutral.

The negative effect of *Leucaena* on *Erythrina* is worsened by the presence of *Capparis*, which is the native plant that is most often observed growing under *Leucaena*. When associated with *Leucaena*, *Capparis* diminishes the probability of survival of *Erythrina*. Their effects on the survival and growth of *Erythrina* are not the addition of their single effects when isolated. On the contrary, when *Capparis* and *Leucaena* co-occur the negative effects on *Erythrina* are even worse than the effect of *Leucaena* alone. The lowest survival of *Erythrina* was observed in the treatment that combined both the exotic and the native species. Moreover, in this treatment the instantaneous survival probability predicted by the selected model decreased with time. The growth pattern of the seedlings was the same as the one observed for the survival. The few seedlings that survived under *Leucaena* plus *Capparis* were smaller than those under *Leucaena* and much smaller than those in the control or under *Capparis* alone.

This finding indicates that the presence of *Capparis* under *Leucaena*'s canopy further inhibits the establishment of *Erythrina*. It is possible that *Leucaena* debilitates the seedlings to such an extent that they cannot cope with a new competitor. Whenever there are many species interacting, the negative effects of one species on another can decrease the latter's negative effect on a third species, in a phenomenon known as indirect facilitation (Brooker *et al.* 2008). Nonetheless, in the case of *Leucaena*'s invasion, the negative effect of *Leucaena* on *Erythrina* might change the effect of *Capparis* from positive or neutral to negative, so the negative effect of *Leucaena* takes place both directly and indirectly. To our knowledge, this is the first time that it was demonstrated experimentally that the interactions balance between native species changes in the presence of an exotic invader and further promotes the exclusion of other native species.

Interactions among plants influence how a community recovers from disturbance events (Connell & Slatyer 1977). Many of the areas in Fernando de Noronha that are now dominated by *Leucaena* and *Capparis* were deforested decades ago. The presence of pioneer species has been suggested to facilitate the establishment of seedlings of other species, especially in stressful environments such as dry ecosystems, as is the case of the *caatinga* (Moura *et al.* 2013). However, when the pioneer is an exotic species that inhibits the establishment of seedlings instead of facilitating it, succession may be arrested for several decades (Colón & Lugo 2006), even if seed arrival is sufficient (Hata *et al.* 2010). From a restoration and conservation viewpoint, this situation is alarming, as the association of *Leucaena* and *Capparis* is one of the most common in Fernando de Noronha Island.

References

- Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 52–66.
- Alves, R.J.V. (2006) Terrestrial vascular floras of Brazil's oceanic archipelagos. Ilhas Oceânicas Brasileiras da Pesquisa ao Manejo (eds R.J.V. Alves & J.W. de A. Castro), pp. 83–104. MMA, SBF, Brasília.
- Baldwin, I.T. (2003) Finally, Proof of Weapons of Mass Destruction. *Science Signaling*, **203**, 1–3.
- Batistella, M. (1996) Espécies vegetais dominantes do Arquipélago de Fernando de Noronha: grupos ecológicos e repartição espacial. *Acta Botanica Brasilica*, **10**, 223–235.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-4. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S. (2008) Generalized linear mixed models : a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 127–135.
- Bolker, B. & R Development Core Team (2013). bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. R package version 1.0.13. <http://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18–34.

Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 119–125.

Callaway, R.M. & Maron, J.L. (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 369–74.

Callaway, R.M. & Ridenour, W.M. (2004) Novel Weapons: Invasive Success and the Evolution of Increased Competitive Ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 436–443.

Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958–1965.

Chou, C. & Kuo, Y.-L. (1986) Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan III. Allelopathic exclusion of understorey by *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *Journal of Chemical Ecology*, **12**, 1431–1448.

Colón, S.M. & Lugo, A.E. (2006) Recovery of a Subtropical Dry Forest After Abandonment of Different Land Uses. *Biotropica*, **38**, 354–364.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119–1144.

Freitas, A.M.M. (2007) *A Flora Fanerogâmica Atual Do Arquipélago de Fernando de Noronha - Brasil*. PhD thesis, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana.

Greene, B.T. & Blossey, B. (2012) Lost in the weeds: *Ligustrum sinense* reduces native plant growth and survival. *Biological Invasions*, **14**, 139–150.

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

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

Hierro, J.L. & Callaway, R.M. (2003) Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Plant and Soil*, **256**, 29–39.

Holmgren, M., Scheffer, M. & Huston, M.A. (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, **78**, 1966–1975.

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

Inderjit & del Moral, R. (1997) Is separating resource competition from allelopathy realistic? *The Botanical Review*, **63**, 221–230.

Inderjit, Seastedt, T.R., Callaway, R.M., Pollock, J.L. & Kaur, J. (2008) Allelopathy and plant invasions: traditional, congeneric, and bio-geographical approaches. *Biological Invasions*, **10**, 875–890.

Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 101–108.

Jurado, E., Flores, J., Navar, J. & Jimenez, J. (1998) Seedling establishment under native tamaulipan thornscrub and *Leucaena leucocephala* plantation. *Forest Ecology and Management*, **105**, 151–157.

Kueffer, C., Daehler, C.C., Torres-Santana, C.W., Lavergne, C., Meyer, J.-Y., Otto, R. & Silva, L. (2010) A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 145–161.

Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species - A Selection from the Global Invasive Species Database*. The

Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L., Morris, W.F., Parker, I.M., Power, A.G., Seabloom, E.W., Torchin, M.E. & Vázquez, D.P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, **9**, 726–40.

Peguero, G., Lanuza, O.R., Savé, R. & Espelta, J.M. (2012) Allelopathic potential of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula* Benth.: inhibition of seedling establishment exceeds facilitation under tree canopies. *Plant Ecology*, **213**, 1945–1953.

Prasad, M. N. V. & Subhashini, P. (1994) Mimosine-inhibited seed germination, seedling growth, and enzymes of *Oryza sativa* L. *Journal of Chemical Ecology*, **20**, 1689–1696.

R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What Attributes Make Some Plant Species More Invasive ? *Ecology*, **77**, 1655–1661.

Ridenour, W.M. & Callaway, R.M. (2001) The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, **126**, 444–450.

Rizvi, S.J.H., Tahir, M., Rizvi, V., Kohli, R.K. & Ansari, A. (1999) Allelopathic Interactions in Agroforestry Systems. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **18**, 773–796.

Sax, D.F. & Gaines, S.D. (2008) Species invasions and extinction : The future of native biodiversity on islands. *PNAS*, **105**, 11490 – 11497.

Silva-Júnior, M.C., Felfili, J.M., Proença, C.E.B., Brasileiro, A.C.M., Melo-Filho, B., Silva, P.E.N & Costa, K.L. (1988) Fitossociologia da mata do morro da quixaba no território de Fernando de Noronha. *Acta Botanica Brasilica*, **1**, 257-262.

Simberloff, D. (2003) How Much Information on Population Biology Is Needed to Manage Introduced Species? *Conservation Biology*, **17**, 83–92.

Smith, T. & Huston, M. (1989) A Theory of the Spatial and Temporal Dynamics of Plant Communities. *Vegetatio*, **83**, 49–69.

Suresh, K. K. & Vinaya Rai, R. S. (1987). Studies on the allelopathic effects of some agroforestry tree crops. *International Tree Crops Journal*, **4**, 109–115.

Svenning, J.-C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Engelbrecht, B.M.J. & Wright, S.J. (2004) Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, **85**, 2526–2538.

Teixeira, W., Cordani, U.G., Menor, E.A., Teixeira, M.G. & Linsker, R. (2011) *Arquipélago de Fernando de Noronha: o paraíso do vulcão*. Terra Virgem Editora, São Paulo.

Tilman, D. (1987) The Importance of the Mechanisms of Interspecific Competition. *The American Naturalist*, **129**, 769–774.

Tilman, D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**, 81–92.

Vivanco, J.M., Bais, H.P., Stermitz, F.R., Thelen, G.C. & Callaway, R.M. (2004) Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, **7**, 285–292.

TABLES

Table 1. Model selection results for the effect of soil from *Leucaena leucocephala* stands and *Leucaena leucocephala* litter on the germination of *Erythrina velutina* seeds. The models were binomial generalized linear mixed models (GLMM) with germination as response variable; soil from *L. leucocephala* stands and cover with *L. leucocephala* litter as fixed predictor variables, and tray as random variable. AIC = Akaike's Information Criterion; Δ AIC = AIC of each model – AIC best model

Experiment	Models	Δ AIC	Estimate	Std. Error
Soil	Leucaena	0.0	0.52	0.30
	Null	0.9		
Cover	Leucaena	1.0	0.21	0.22
	Null	0.0		

Table 4: Coefficient estimates and standard errors of the parameters included in the most plausible model in table 3 (model 1). leu=*L. leucocephala*; cap=*C. flexuosa*

	Parameters					
	leu	cap	age	leu:cap	leu:age	cap:age
Estimate	-0.751	0.201	0.010	-0.708	-0.007	-0.003
Std. Error	0.14	0.15	0.003	0.16	0.001	0.001

FIGURES

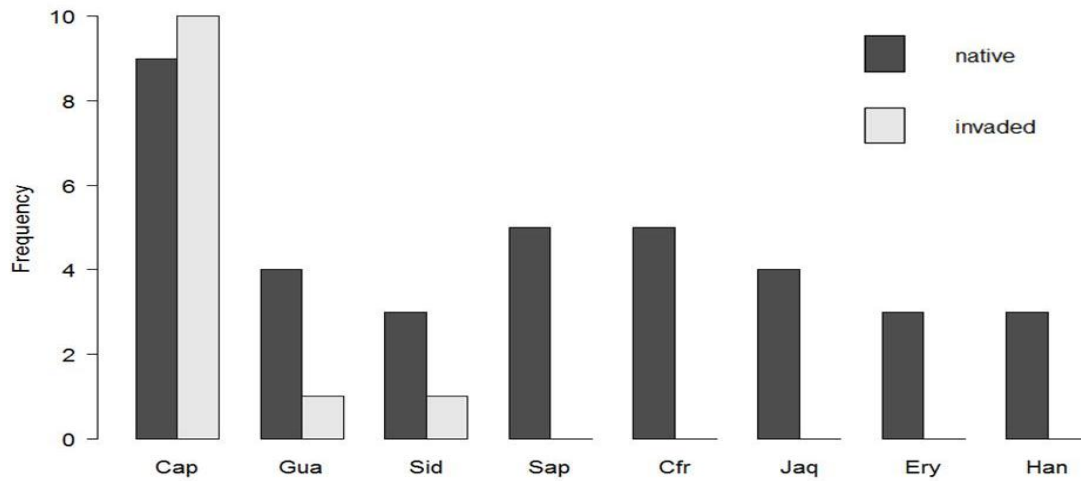


Figure 1. Frequency of the eight most common species in 10 invaded areas and in 10 native forest sites at Fernando de Noronha Island, Brazil. Cap- *Capparis flexuosa*, Gua- *Guapira laxa*, Sid- *Sideroxylon obtusifolium*, Sap- *Sapium argutum*, Cfr- *Capparis frondosa*, Jaq- *Jaquinia armilaris*, Ery- *Erythrina velutina*, Han- *Handroanthus roseo-alba*.

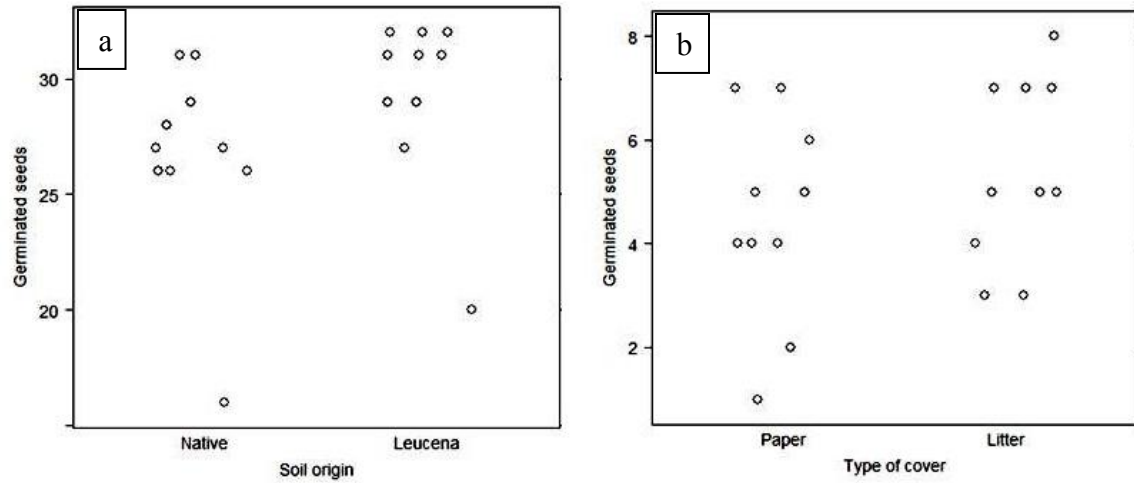


Figure 2. Number of germinated seeds of the native species *Erythrina velutina* in a nursery experiments. Each tray is represented by a point. (a) Soil experiment and (b) type of cover experiment.

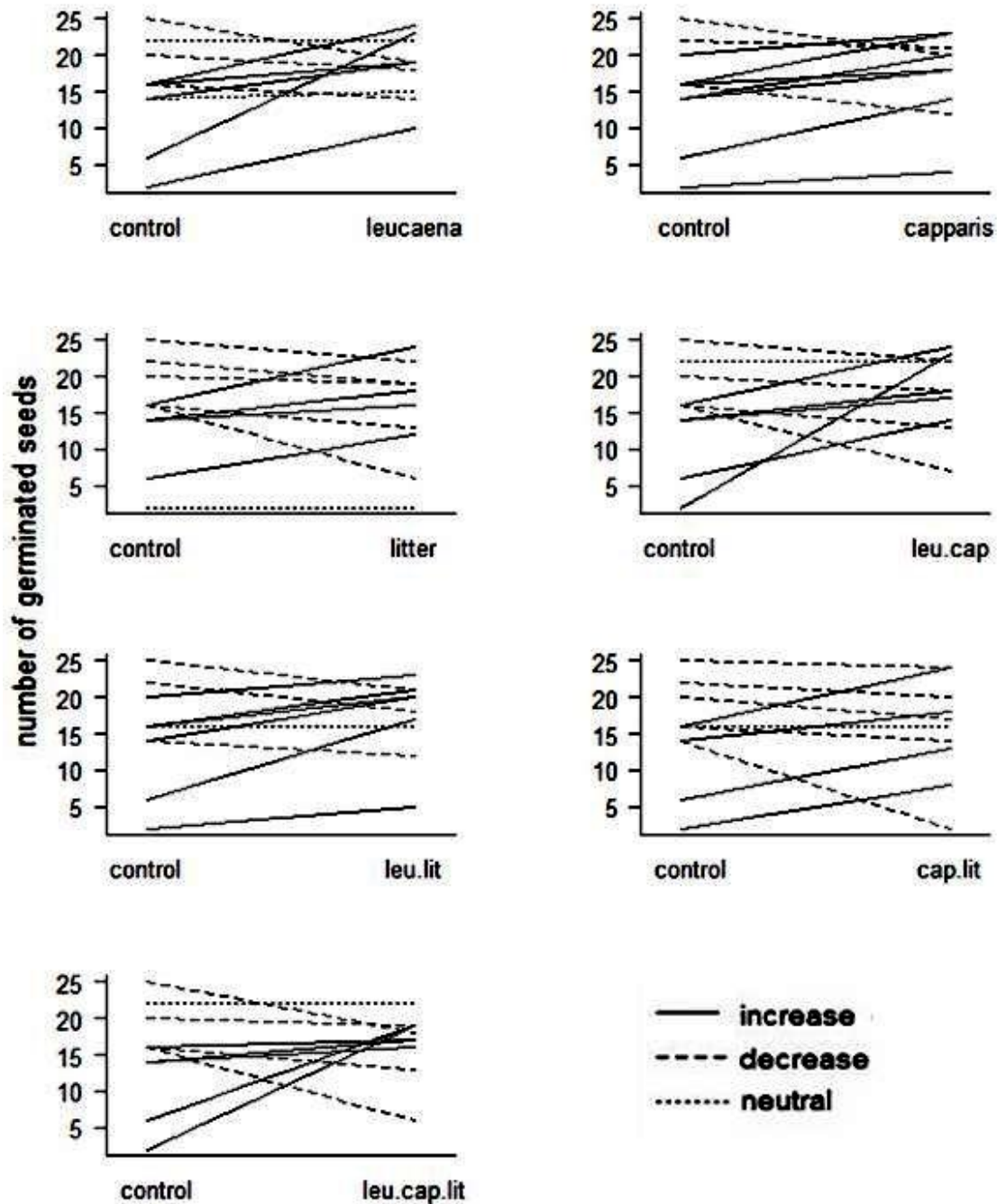


Figure 3. Number of germinated seeds of the native species *Erythrina velutina* in a field experiment. The lines connect observations within the same block. Control=areas without *Leucaena leucocephala* and *Capparis flexuosa*, leu=areas with *L. leucocephala*, cap=areas with *Capparis flexuosa*, lit=presence of *L. leucocephala* litter.

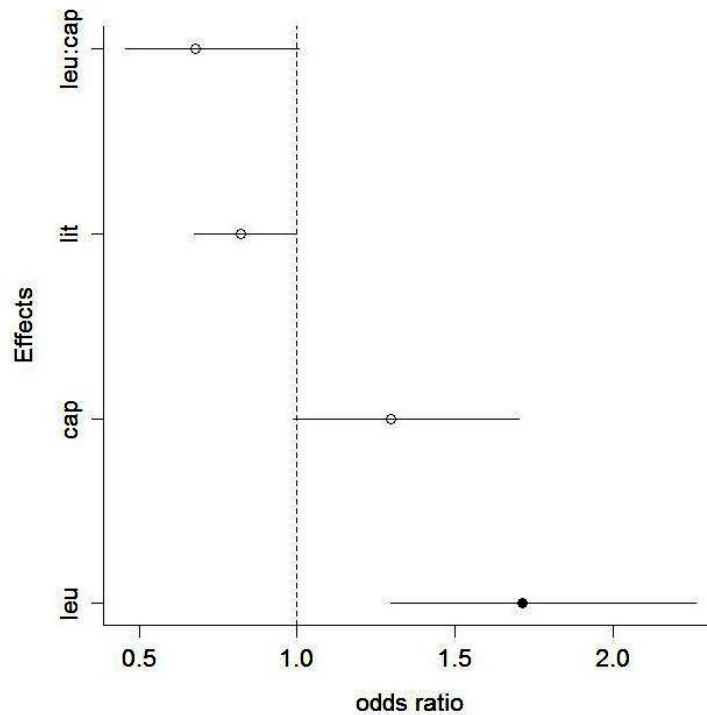


Figure 4. Odds ratios of model 5 (lowest AIC - Table 2), describing the germination of the native species *Erythrina velutina* in a field experiment. Circles show odds ratios for each parameter, with 95 % confidence limits (CL) represented by horizontal lines. Odds ratios that include 1 (95 % CL) are indicated by empty circles. leu= areas with *Leucaena leucocephala*; cap= areas with *Capparis flexuosa*; lit= presence of *L. leucocephala* litter.

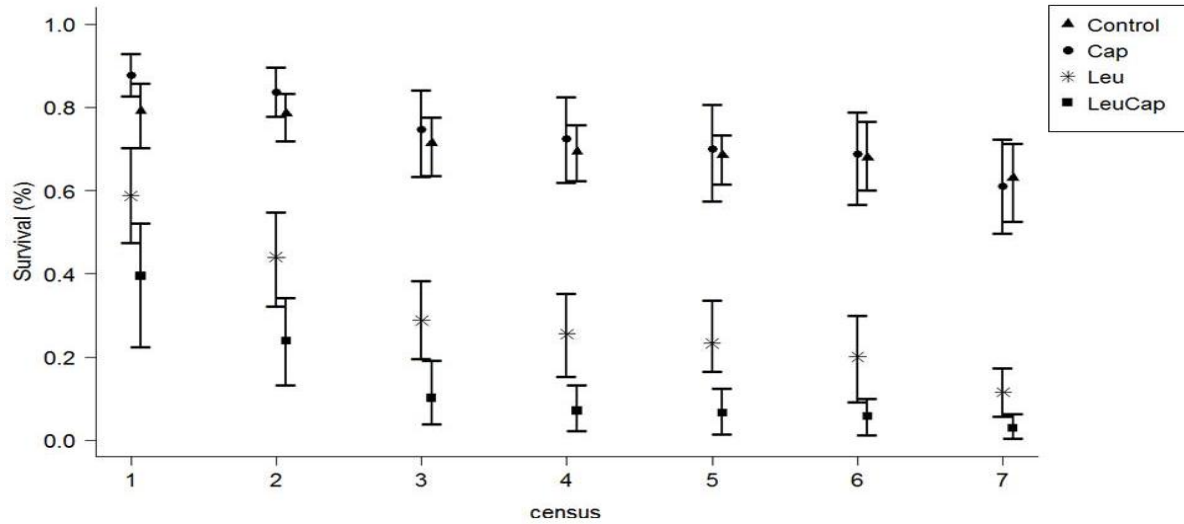


Figure 5. Mean cumulative survival percentage of *Erythrina velutina* seedlings under different treatments in each census. Vertical lines indicate 95% bootstrapped confidence interval. Control= areas without *Leucaena leucocephala* and *Capparis flexuosa*, Cap= areas with *Capparis flexuosa*, Leu= areas with *Leucaena leucocephala*, LeuCap= areas with *L. leucocephala* and *C. flexuosa*.

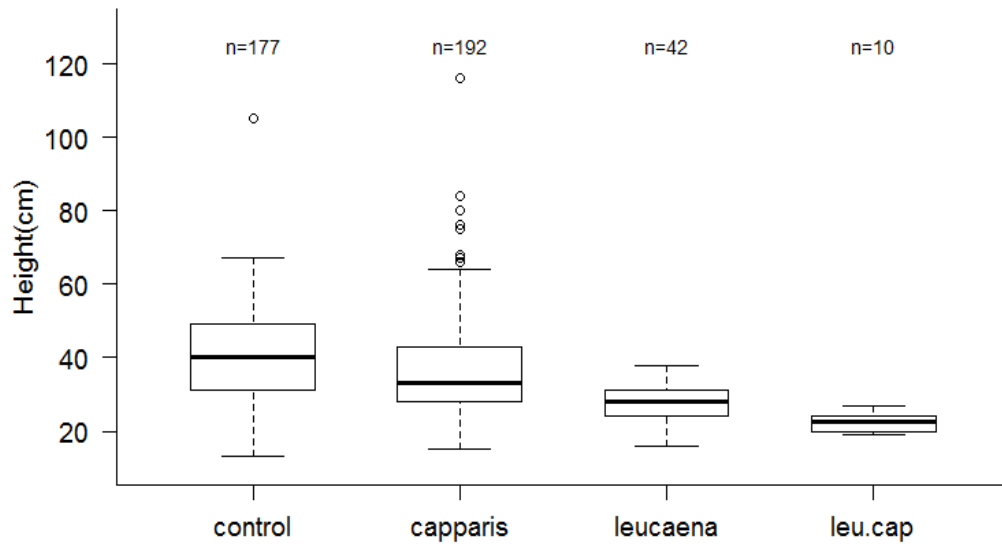


Figure 6. Heights of *Erythrina velutina* seedlings 9 months after sowing in four different treatments. Bars indicate one and a half times the interquartile space; boxes confine 50% of the data; horizontal lines in the boxes represent the median; circles indicate outliers. Number of survival seedlings at the end of the experiment in each treatment is shown above the boxplots. Control= areas without *Leucaena leucocephala* and *Capparis flexuosa*, cappariz= areas with *C. flexuosa*, leucaena= areas with *L. leucocephala*, cap.leu= areas with *Capparis flexuosa* + *Leucaena leucocephala*.

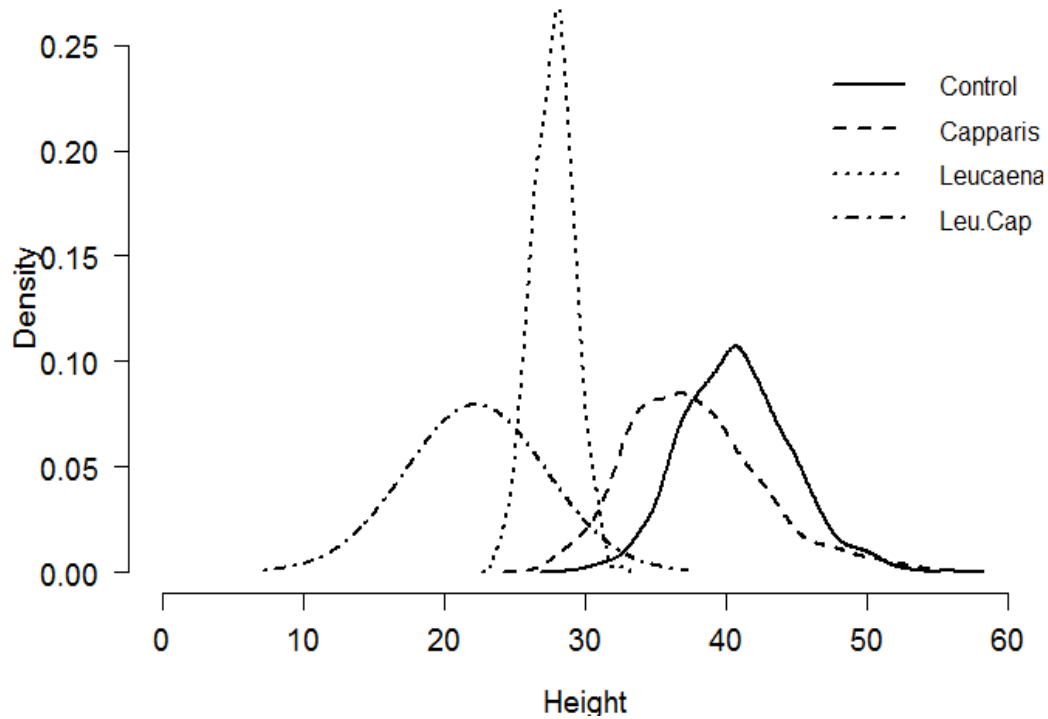


Figure 7. Density distribution of mean *Erythrina velutina* seedlings heights (cm) obtained by 1,000 permutations without reposition of the mean ($n=10$) height values in four different treatments. Control= areas without *Leucaena leucocephala* and *Capparis flexuosa*, cappariss= areas with *C. flexuosa*, leucaena= areas with *L. leucocephala*, Leu.Cap= areas with Leucaena + Capparis.

Capítulo 2

Invasão de *Leucaena leucocephala* em Fernando de Noronha: distribuição espacial e expansão, fatores determinantes e impacto sobre a comunidade

Resumo

A leguminosa arbustiva *Leucaena leucocephala* é uma das principais espécies invasoras do planeta, e está estabelecida em inúmeras ilhas oceânicas tropicais. No Brasil, foi introduzida na ilha de Fernando de Noronha na década de 1940, e hoje ocupa vastas áreas. Apesar da relevância ecológica de Fernando de Noronha, não há informações essenciais para subsidiar o planejamento de ações de manejo de *L. leucocephala*, como a extensão da invasão, seus impactos sobre a comunidade de plantas e fatores determinantes. Neste trabalho, fornecemos um diagnóstico da situação atual da invasão por *L. leucocephala* em Fernando de Noronha, em que modelamos a distribuição da exótica em toda a ilha e descrevemos a expansão da invasão a partir da área ocupada pela espécie em 1989. Analisamos os fatores ambientais e antrópicos determinantes da invasão e avaliamos o impacto da exótica sobre a riqueza e composição da comunidade de plantas na ilha através da comparação de áreas invadidas e não invadidas. Concluímos que *L. leucocephala* está amplamente distribuída em Fernando de Noronha, povoando densamente a maioria dos locais onde ocorre. A exótica permanece na maior parte dos locais que ocupava em 1989 e expandiu sua área de ocupação em cerca de 40% nas últimas duas décadas. Isso indica que ela não está sendo substituída por outras espécies e está se difundindo a partir dos pontos onde já ocorria. Não há restrições ambientais para o seu estabelecimento. Sua ocorrência é favorecida pela proximidade a áreas com atividade agropecuária, mas a exótica ocorre até mesmo em locais livres de distúrbio antrópico, em área com vegetação herbácea. Considerando o padrão de expansão observado, apesar de *L. leucocephala* ainda não ocorrer em formações florestais conservadas, é possível que seu estabelecimento nestas áreas seja questão de tempo. Em locais com alta dominância de *L. leucocephala*, diminui a riqueza local e observamos uma tendência à homogeneização da composição de espécies nativas. Concluímos que medidas de controle da expansão de *L. leucocephala* e restauração das áreas invadidas são urgentes para a conservação da biodiversidade em Fernando de Noronha.

Introdução

Invasões biológicas estão entre as principais causas da perda de biodiversidade no planeta (Mack *et al.* 2000). As espécies invasoras alteram o funcionamento dos ecossistemas e podem diminuir a riqueza e diversidade de plantas nativas através de competição e hibridização (McGeoch *et al.* 2010), entre outros processos. Por meio destes processos ecológicos, as plantas exóticas podem causar mudanças na estrutura (Hedja *et al.* 2009) e homogeneização da fisionomia e da composição de comunidades antes diversificadas (McKinney & Lockwood 1999; Hortal *et al.* 2010).

Embora certos tipos de habitat, como ilhas, habitats ripários e ambientes sujeitos a distúrbios sejam considerados mais propensos à invasão, ainda não há consenso na literatura sobre os fatores determinantes no estabelecimento das espécies invasoras (Alpert *et al.* 2000). O estabelecimento das plantas depende de fatores que governam sua dispersão, germinação, crescimento e interação com outras plantas. Estes fatores podem estar relacionados a características do ambiente e à atividade antrópica. No caso das espécies exóticas invasoras, o distúrbio gerado pela atividade antrópica pode facilitar seu estabelecimento ao criar áreas abertas, aumentar a disponibilidade de recursos e diminuir a competição com espécies nativas (Stachowicz & Tilman 2005).

Diferentes fatores ambientais e processos ecológicos podem estar envolvidos em fases distintas do processo de invasão, em especial as fases de estabelecimento, naturalização e dispersão de espécies exóticas. Dietz & Edwards (2006) sugerem que o hábito ruderal das espécies exóticas pode estar relacionado a uma fase preliminar da invasão, em que a abundância da espécie aumenta rapidamente em habitats perturbados e ricos em recursos. Numa segunda fase, a propagação depende de plasticidade fenotípica ou de adaptação genética às circunstâncias ecológicas de habitats mais conservados. No entanto, a maioria dos estudos sobre invasões biológicas retrata um único momento da invasão. Estudos que acompanham a dinâmica espacial e temporal das invasões são relativamente raros (mas veja Brown & Carter 1998; Pysek & Hulme 2005; Aikio *et al.* 2012; Veeneklaas *et al.* 2013) impossibilitando a análise sobre mudanças nos processos ecológicos envolvidos e

fatores ambientais determinantes ao longo do tempo. Obter informações sobre quais fatores ambientais influenciam o estabelecimento de espécies exóticas é fundamental para o planejamento do manejo de invasoras e para a previsão de futuras invasões (Funk 2008; Torres & Vercillo 2012).

Em comparação às áreas continentais, as ilhas oceânicas são aparentemente mais suscetíveis a invasões biológicas (Reaser *et al.* 2007), que causam extinções em taxas muito maiores do que nos continentes (Mulongoy *et al.* 2006). As ilhas são sistemas relativamente fechados, com diversos graus de isolamento e grande variação de área, forma e origem. Assim, o estudo das invasões em ilhas pode servir de modelo de investigação dos processos ecológicos reguladores, dos fatores ambientais determinantes e dos impactos das invasões, e de como estes variam no tempo e no espaço, servindo de base para o desenvolvimento de técnicas de prevenção e manejo (Denslow 2003).

As espécies introduzidas nas ilhas oceânicas em todo o mundo são frequentemente as mesmas, o que pode possibilitar generalizações acerca do processo de invasão nestes locais (Kueffer *et al.* 2010). A leguminosa *Leucaena leucocephala* (Lam) de Wit. é uma das três espécies invasoras mais frequentes em ilhas oceânicas, sendo considerada invasora em 82% das ilhas onde ocorre (Kueffer *et al.* 2010). Estudos que descrevem a distribuição de *L. leucocephala* tanto em ilhas quanto em áreas continentais relatam que a espécie ocupa áreas com histórico de distúrbio antrópico intenso, sendo ausente em áreas conservadas (Cólón & Lugo 2006; Costa & Durigan 2010). Entretanto, não há informações sobre os fatores ambientais determinantes para o estabelecimento da espécie.

Leucaena leucocephala foi introduzida no arquipélago oceânico de Fernando de Noronha, no Brasil, em 1940 para servir como espécie forrageira, e expandiu sua área de ocupação além dos locais onde foi cultivada inicialmente. É provável que a expansão de *L. leucocephala* tenha sido favorecida pela presença de áreas sujeitas a distúrbio antrópico na ilha (Batistella 1993). A vegetação do Arquipélago de Fernando de Noronha sofreu com diversas formas de distúrbio antrópico, como desmatamento, extração seletiva de madeira e queimadas desde os primeiros anos

de sua colonização, no século XVI (Alves 2006). Com a criação de duas Unidades de Conservação, a partir de 1986, Fernando de Noronha passou a desenvolver sua vocação turística e com isso o desmatamento de novas áreas diminuiu. Apesar do status de proteção da ilha, em 1989 estimou-se que *L. leucocephala* cobria cerca de 9% da área terrestre do arquipélago (Batistella 1993). Os planos de manejo das duas Unidades de Conservação do Arquipélago destacam a necessidade de restauração das áreas ocupadas por *L. leucocephala* (IBAMA & FUNATURA 1990; IBAMA 2005). Contudo, os fatores que influenciam o padrão de distribuição da espécie na ilha não são conhecidos. O histórico de distúrbio, o *status* atual de proteção de Fernando de Noronha e a existência de um diagnóstico pretérito sobre a distribuição de *L. leucocephala* na ilha fazem de Fernando de Noronha um ótimo local para estudar questões importantes para a ecologia das invasões em ilhas e para o manejo de *L. leucocephala*.

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi responder às seguintes perguntas: (1) Como a *L. leucocephala* está distribuída atualmente em Fernando de Noronha e como variou a área ocupada pela espécie nos últimos 20 anos? (2) Quais são os fatores ambientais e antrópicos determinantes da ocorrência atual de *L. leucocephala* em Fernando de Noronha? (3) Qual é o impacto do aumento de abundância de *L. leucocephala* na comunidade vegetal?

Material e Métodos

DISTRIBUIÇÃO ATUAL E VARIAÇÃO DA ÁREA OCUPADA

Para diagnosticar a distribuição atual de *L. leucocephala* (Leucena, daqui em diante) em Fernando de Noronha, fizemos uma amostragem sistemática em toda a ilha. Amostramos 176 sítios, em parcelas circulares com 20 m de raio, dispostas a 300 m de distância entre si, durante os meses de outubro e novembro de 2012. Este sistema de amostragem possibilitou coletar dados em uma ampla variedade de fitofisionomias, tipos de solo e relevo.

Atribuímos uma categoria de ocorrência de Leucena para cada parcela, segundo a escala utilizada por Lourenço *et al.* (2011): 0 - Leucena ausente, 1 - uma planta isolada de Leucena; 2 - algumas plantas isoladas de Leucena; 3 - plantas de Leucena formando grupos, 4 - local dominado por Leucena, com ocorrência de outras espécies; 5 - povoamento monoespecífico por Leucena. Adicionalmente, estimamos a porcentagem de cobertura por Leucena em cada parcela (0%, 1 a 20%, 21 até 50%, 51 a 99%, 100%). Apesar de correlacionadas, estas duas estimativas são complementares, já que a primeira descreve a distribuição espacial da Leucena e indica se outras espécies ocorrem ou não em conjunto com ela, e a segunda quantifica a área recoberta pela espécie.

Para elaborar um mapa da cobertura atual por Leucena em toda a ilha, avaliamos a distribuição espacial dos valores de cobertura usando semivariogramas. Os semivariogramas descrevem a covariância dos valores de cobertura em função da separação espacial entre as parcelas (Lam, 1983). Para gerar semivariogramas, comparamos 15.400 pares de parcelas, com intervalo de distância entre 300 e 3.000 m. Testamos três tipos de ajustes de curvas: esférico, exponencial e gaussiano, e escolhemos a curva que gerou a menor soma do erro quadrático.

Uma vez obtido o padrão espacial da cobertura por Leucena por meio do semivariograma, ele foi usado para interpolar as parcelas através do método de krigagem ordinária (Oliver & Webster 1990). A krigagem permite visualizar, em forma de mapas, o padrão espacial obtido pelos semivariogramas e assim podemos

estimar a distribuição espacial da espécie invasora (Cilliers *et al.* 2008). A evidência de autocorrelação espacial direcional foi baixa (Tabela 1). Isso significa que a cobertura por *Leucena* é um valor estacionário, sem tendência de aumento na direção norte/sul ou leste/oeste, permitindo o uso da técnica de krigagem.

Tabela 1: Regressão entre valores de porcentagem de cobertura por *Leucena* e posição geográfica (x=longitude, y=latitude)

Cobertura	p	Adj R ²
$\sim y$	0.00033	0.066
$\sim y^2$	0.00033	0.066
$\sim x$	0.001788	0.049
$\sim x^2$	0.001788	0.049
$\sim x + y$	0.001252	0.063
$\sim x + y^2$	0.001252	0.063
$\sim y + x^2$	0.001259	0.063

Selecionamos aleatoriamente 90% das parcelas amostradas em campo para criar as predições da krigagem. Com o restante das parcelas verificamos a acurácia das estimativas de porcentagem de cobertura de *Leucena*, comparando valores previstos pelo modelo com valores obtidos em campo (10% dos dados). Nesta etapa, calculamos o erro quadrático médio (EQM):

$$EQM = \sqrt{\frac{\sum(\text{estimado} - \text{predito})^2}{\text{número de pontos}}}$$

Para investigar a variação da área ocupada por *Leucena* nos últimos 20 anos, utilizamos como base de comparação o estudo realizado por Batistella (1993). Neste estudo, cujas amostragens em campo foram realizadas em 1989, o autor estimou que a *Leucena* era dominante em 9,2% da área da ilha de Fernando de Noronha (8,6% da área de todo o arquipélago). O autor considerou como espécies dominantes aquelas que cobriam mais de 20% do estrato ao qual pertencem. Para comparar o diagnóstico de Batistella (1993) com a situação atual, computamos no nosso mapa de cobertura apenas as áreas com cobertura por *Leucena* maior do que 20%.

FATORES DETERMINANTES DA OCORRÊNCIA DE LEUCENA

Para descrever as características do ambiente, selecionamos as variáveis: tipo de substrato, distância da costa, altitude, declividade e orientação de vertente. O tipo de substrato (areia, terra, rocha ou artificial) influencia a disponibilidade de água e nutrientes para a planta, e por consequência sua germinação, crescimento e sobrevivência. A orientação de vertente está relacionada à intensidade de vento à qual cada ambiente está exposto, sendo que a exposição ao vento pode levar à dessecação. Fernando de Noronha recebe constantemente os ventos alíseos, do quadrante ESE (Teixeira *et al.* 2011). Ambientes mais próximos à costa estão mais expostos à salinidade e ao vento. A altitude e a declividade estão relacionadas à disponibilidade hídrica e a exposição ao sol.

Para descrever o efeito da atividade antrópica selecionamos as variáveis: distância de estradas, distância de áreas urbanas e distância de áreas com atividade agropecuária. Além de serem locais abertos, as estradas podem funcionar como vias de dispersão de sementes. Áreas urbanas e com atividade agropecuária também podem ser locais propícios para o estabelecimento de *Leucena*, por serem áreas abertas e, no caso das áreas com atividade agropecuária, pela presença de animais que podem atuar como dispersores de sementes.

Para avaliar a relação entre a presença de *Leucena* e as variáveis ambientais e antrópicas registramos em campo o tipo de substrato. Extraímos do Sistema de Informações Geográficas (SIG) de Fernando de Noronha (IBAMA 2005) as variáveis: orientação de vertente (graus), distância da costa (m), altitude (m), declividade (m), distância de estradas (m), distância de áreas urbanas (m) e distância de áreas com atividade agropecuária (m) para o ponto central de cada parcela. Para evitar problemas relacionados à alta colinearidade entre as variáveis, fizemos testes de correlação entre cada par de variáveis. Consideramos como correlacionados os pares de variáveis com $|R^2| > 0.4$. Encontramos correlação entre distância de área urbana e distância de áreas com uso agropecuário; distância da costa e distância de áreas com uso agropecuário; e distância da costa e distância de área urbana. Por

este motivo, distância de área urbana e distância da costa não foram incluídas na modelagem.

Utilizamos um modelo linear generalizado binomial (GLM) com presença/ausência de *Leucena* como variável resposta. As variáveis preditoras foram altitude, declividade, tipo de substrato, orientação de vertente, distância de áreas com atividade agropecuária e distância de estradas. Todas as variáveis contínuas foram padronizadas antes das análises subtraindo sua média e dividindo-se por duas vezes o seu desvio padrão. Este procedimento permite uma comparação direta entre a magnitude e direção dos coeficientes estimados pelos modelos (Schielzeth 2010). Consideramos como tendo efeito substancial na presença de *Leucena* as variáveis com $p < 0,05$ nas regressões logísticas individuais de cada parâmetro do modelo.

IMPACTO DO AUMENTO DE ABUNDÂNCIA DE LEUCENA NA COMUNIDADE VEGETAL

Para investigar a relação entre as classes de ocorrência de *Leucena* e as fisionomias vegetais, classificamos a fisionomia de cada parcela em arbórea, arbustiva, herbácea ou antrópica. Consideramos como fisionomia arbórea as parcelas em que as árvores formavam dossel contínuo com mais de 3 metros de altura; fisionomias arbustivas aquelas formadas principalmente por arbustos de menos de 3 metros, tanto isolados quanto agrupados; e fisionomias herbáceas aquelas formadas principalmente por campos e plantas não lenhosas. Consideramos como fisionomia antrópica as parcelas localizadas em áreas urbanizadas, áreas de cultivo e áreas de extração mineral.

Para avaliar como a composição de espécies muda com o aumento da dominância de *Leucena*, registramos as três espécies de plantas nativas dominantes, além de *Leucena* em cada parcela. Testamos a diferença entre o número registrado de espécies nativas dominantes entre áreas sem *Leucena* (classe 0) e cada uma das classes de ocorrência de *Leucena* com espécies nativas (classes 1 a 4) através de teste t.

As análises estatísticas e os gráficos foram feitos usando o programa R v. 3.00.2 (R Development Core Team, 2013). A krigagem foi feita usando o pacote *gstat* (Pebesma 2004).

Resultados

DISTRIBUIÇÃO ATUAL DE LEUCENA E VARIAÇÃO DA ÁREA OCUPADA

A Leucena foi encontrada em 62,5% das parcelas amostradas, sendo que em 63,7% dessas parcelas havia grupos de Leucena, ou seja, a classe de ocorrência foi igual ou maior que 3 (Figura 1). A distribuição espacial das classes de ocorrência na ilha não é homogênea, e observa-se tendência de ausência de Leucena (categoria 0) na porção oeste da ilha, que é dominada por formações florestais. Indivíduos isolados da exótica ocorrem por toda a ilha, exceto na porção oeste. Na costa leste observam-se grupos (classes 2 e 3), em áreas com formações herbáceas. Parcelas com dominâncias intermediárias estão espalhadas pelo interior da ilha, nas bordas de parcelas com as maiores ocorrências (classes 4 e 5), que concentram-se em duas regiões, ao nordeste e sul da ilha.

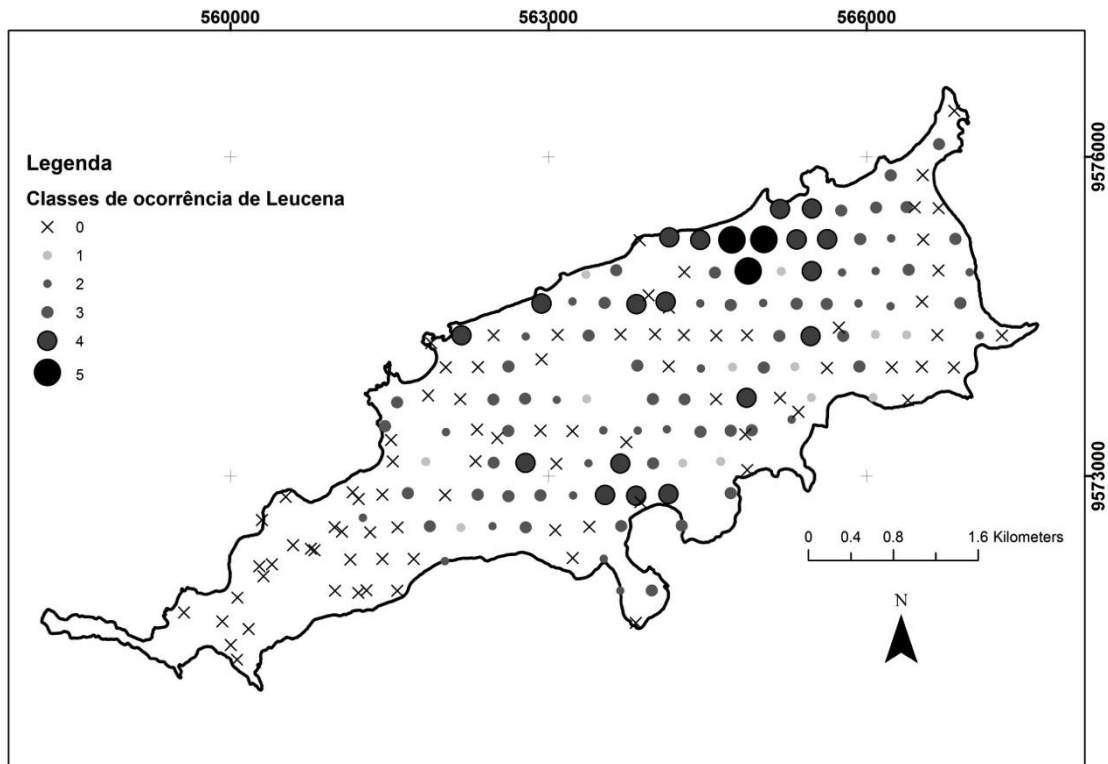


Figura 1: Classes de ocorrência de *Leucaena leucocephala* observadas nas parcelas amostradas na Ilha de Fernando de Noronha em 2012. 0 - Leucena ausente, 1 - uma planta isolada de Leucena; 2 - algumas plantas isoladas de Leucena; 3 - plantas de Leucena formando grupos, 4 - local dominado por Leucena, com ocorrência de outras espécies; 5 - povoamento monoespecífico por Leucena.

O semivariograma que melhor estimou a porcentagem de cobertura por Leucena (Figura 2a) foi do modelo exponencial e apresentou um erro quadrático médio na predição de cobertura de Leucena de 15%. A capacidade de predição do modelo foi maior para os valores de cobertura mais altos e menor para os valores de cobertura mais baixos (Figura 2b). A distribuição espacial das classes de ocorrência de Leucena observadas em campo (Figura 1) foi consistente com o mapa de ocorrência de Leucena gerado pela krigagem (Figura 3), no qual verificamos ampla ocorrência de Leucena na parte nordeste e sul da ilha.

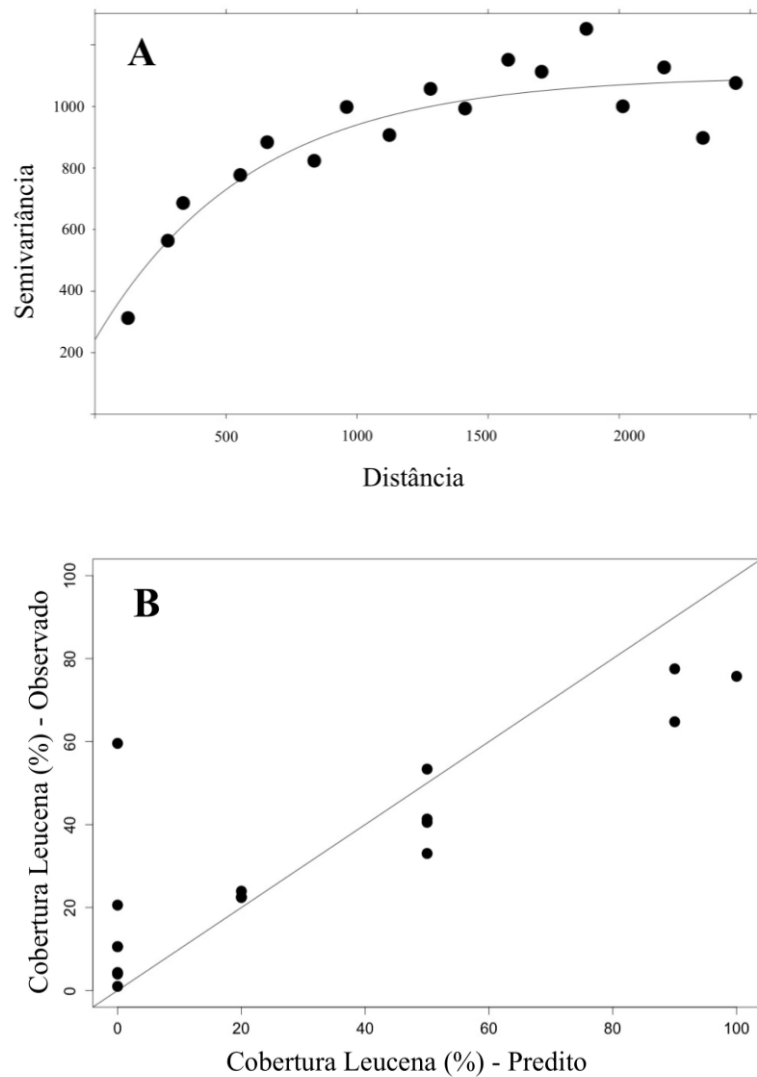


Figura 2: (A) Semivariograma indicando o padrão de distribuição espacial de cobertura por *L. leucocephala* na Ilha de Fernando de Noronha (B) Relação entre valores observados em campo com valores preditos pela krigagem na mesma posição geográfica (linha do gráfico B indica relação 1:1 entre eixos).

O mapa de cobertura atual por Leucena gerado pela krigagem (Figura 3) mostra que aproximadamente 50% da área da ilha possui Leucena ocorrendo como dominante, ou seja, recobrindo entre 20% e 100% da área. A distribuição de Leucena apresenta alta dependência espacial, ou seja, tendência de distribuição espacial agregada dos valores similares de dominância da espécie, principalmente até 1000 m de distância.

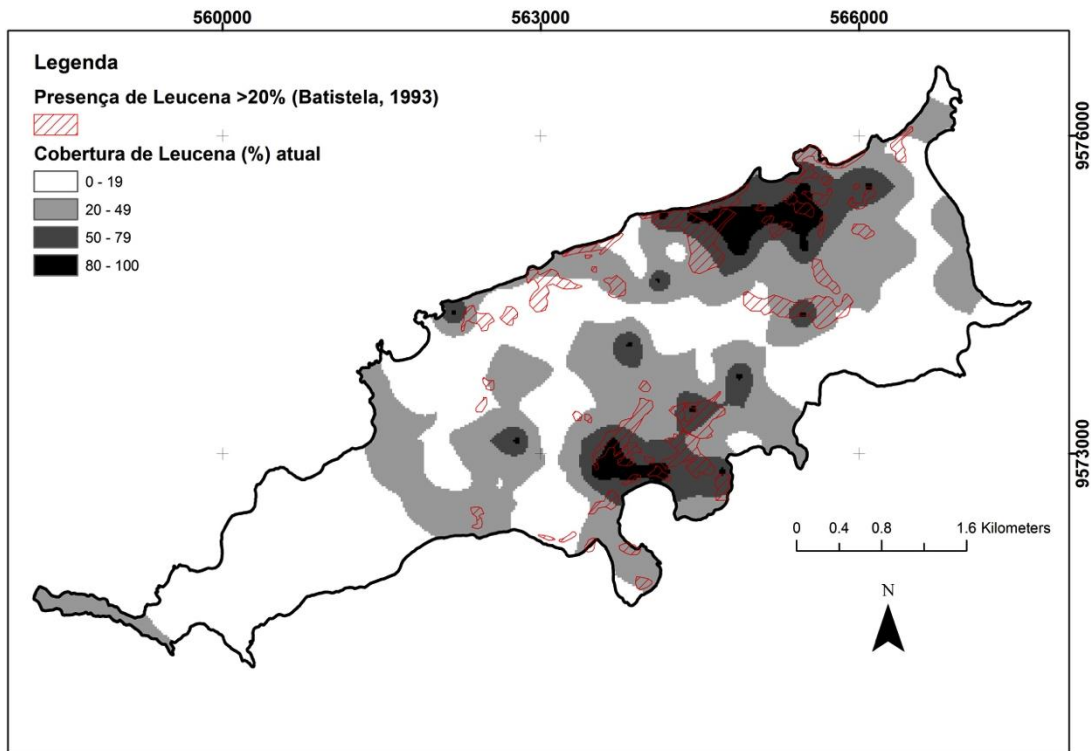


Figura 3: Estimativa de área com cobertura por *L. leucocephala* na Ilha de Fernando de Noronha maior que 20% em 1993 (Batistella, 1993) e estimativa de cobertura (%) em 2012 gerada através de krigagem.

FATORES DETERMINANTES DA OCORRÊNCIA DE LEUCENA

Não encontramos relação significativa entre a presença de Leucena e as variáveis ambientais declividade, orientação de vertente, altitude e tipo de substrato, nem com a variável antrópica distância de estradas (Tabela 2). Entretanto, há uma forte relação negativa entre a ocorrência de Leucena e a distância de áreas com uso agropecuário (Tabela 2). A maior parte das parcelas com ocorrência de Leucena está localizada a até 800 m de áreas com atividade agropecuária (Figura 4).

Tabela 2: Resultados do modelo linear generalizado binomial (GLM) com presença de *Leucena* como variável resposta e distância de áreas com atividade agropecuária, distância de estradas, declividade, altitude, orientação de vertente e tipo de substrato como variáveis predictoras

Parâmetros		Estimativa	Erro padrão	p
Uso agropecuário		-1,35	0,32	<0,001
Estradas		0,18	0,22	0,41
Declividade		0,39	0,31	0,20
Altitude		-0,37	0,24	0,12
Vertente	NE	0,18	0,74	0,81
	NW	0,54	0,78	0,49
	SE	-0,18	0,69	0,80
	SW	0,54	0,64	0,40
Substrato	artificial	14,29	1000,52	0,99
	rocha	-0,36	1,19	0,76
	terra	0,16	1,18	0,89

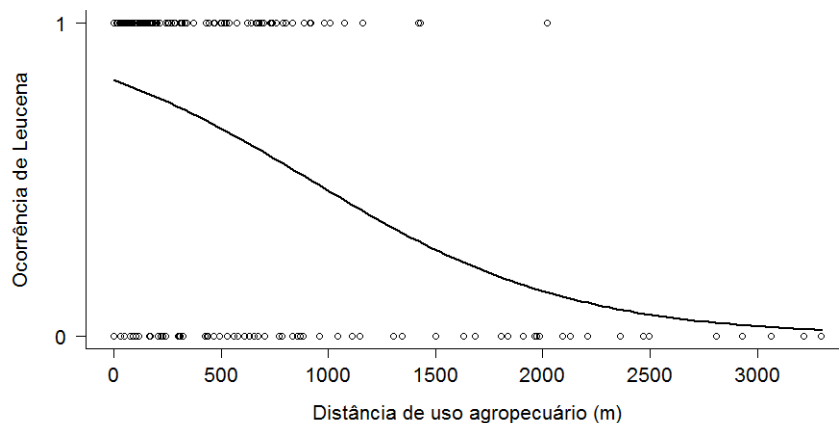


Figura 4: Distância de áreas com uso agropecuário em relação à presença ou ausência de *L. leucocephala* em Fernando de Noronha. Cada círculo representa uma parcela, e a curva representa o ajuste do modelo.

IMPACTO DO AUMENTO DE ABUNDÂNCIA DE LEUCENA NA COMUNIDADE VEGETAL

Em relação à ocorrência de *Leucena* em cada fisionomia (Figura 5), observamos as classes de ocorrência de *Leucena* 0 e 1, respectivamente ausência de *Leucena* e presença de um indivíduo isolado, principalmente nas formações herbáceas. Já as

classes 2 e 3, correspondentes à presença de indivíduos isolados e de um grupo de Leucena, principalmente nas fisionomias antrópicas. Observamos a classe 4, corresponde à dominância de Leucena com presença de indivíduos de outras espécies principalmente com fisionomia arbórea. Nos locais onde ocorre apenas Leucena, correspondente à classe de dominância 5, a fisionomia é sempre arbórea (Figura 5).

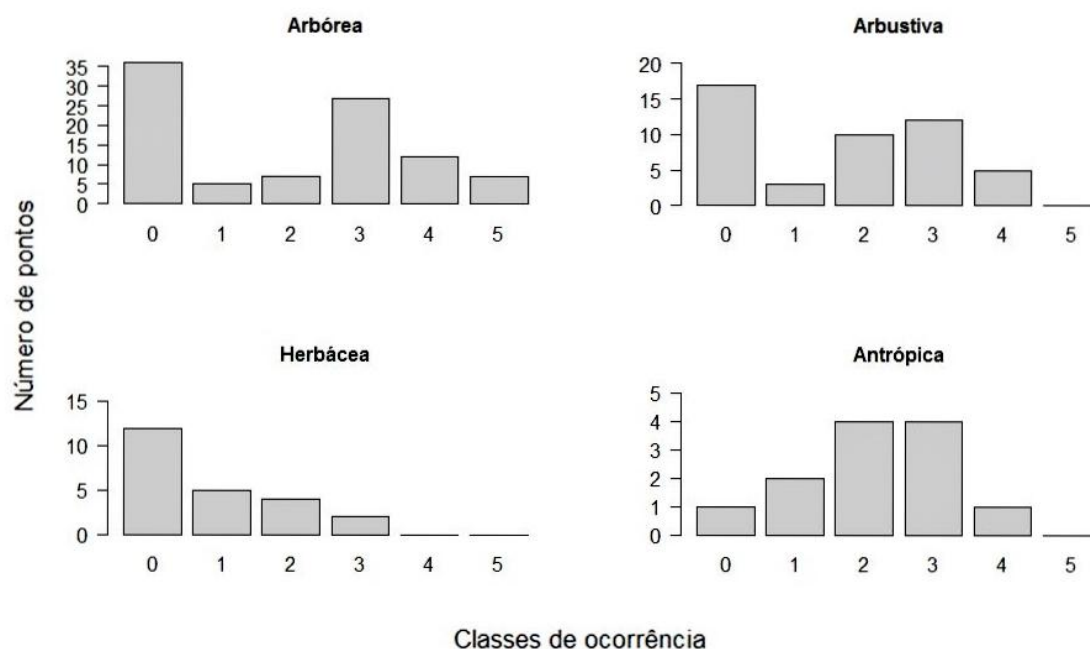


Figura 5: Número de parcelas observadas com cada classe de ocorrência de *L. leucocephala* por fisionomia em Fernando de Noronha.

Observamos sete parcelas em que a Leucena forma manchas monoespecíficas. Vinte espécies diferentes ocorrem como dominantes nas áreas livres de Leucena (classe 0). A diferença entre o número de espécies nativas em áreas livres de Leucena e áreas invadidas é significativa ($p < 0,05$) para as classes 3 e 4 de ocorrência de Leucena. Nas áreas com grupos de Leucena (classe 3) 14 espécies nativas ocorrem como dominantes, e nas dominadas por Leucena (classe 4), registramos apenas 11 espécies nativas (Tabela 3).

A resposta das espécies nativas ao aumento de dominância da Leucena variou entre as espécies (Tabela 3): *Capparis flexuosa* (feijão-bravo) e *Capparis frondosa* (jitó), por exemplo, ficaram cada vez mais frequentes à medida que aumenta a

dominância de *Leucena*. Já *Sapium argutum* (burra-leitera) e *Jatropha molissima* (pinhão-branco) mantiveram frequência similar em todas as classes de ocorrência de *Leucena*. *Erythrina velutina* (mulungu) diminui de frequência em áreas com alta dominância de *Leucena* (classe 4). A frequência de *Handroanthus roseo-alba* (ipê-branco) foi reduzida com o aumento da dominância de *Leucena*, assim como ocorreu com espécies mais raras como *Jacquinia armilaris* (alfinetinho) e *Ficus noronhae* (gameleira).

As três espécies mais frequentes nas parcelas amostradas (Tabela 3) foram *C. flexuosa*, *C. frondosa* e *S. argutum* tanto na ausência (classe 0) quanto com alta dominância de *Leucena* (classe 4). Entretanto, *C. flexuosa* passou de dominante em 42% das parcelas na classe 0 para 72% dos parcelas na classe 4.

Tabela 3: Frequência com que cada espécie nativa aparece como uma das três principais dominantes nas parcelas amostradas em Fernando de Noronha, por classe de ocorrência de Leucena.

	0	1	2	3	4
<i>Capparis flexuosa</i>	42	53	48	64	72
<i>Sapium argutum</i>	23	27	24	27	22
<i>Capparis frondosa</i>	24	7	4	20	28
<i>Paspalum cf. paniculatum</i>	12	20	20	11	17
<i>Jatropha molissima</i>	17	20	8	16	11
<i>Erythrina velutina</i>	14	13	20	18	6
<i>Guapira laxa</i>	21	7	12	16	11
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	8	7	8	27	17
<i>Handroanthus roseo-alba</i>	21	13	0	4	0
<i>Guettarda platypoda</i>	8	7	0	9	0
<i>Manihot glaziovii</i>	0	7	0	7	6
<i>Blutaparon portulacoides</i>	2	7	8	0	0
<i>Desmanthus pernambucanus</i>	6	0	4	0	6
<i>Cereus insularis</i>	3	0	4	2	6
<i>Ficus noronhae</i>	9	0	0	0	0
<i>Jacquinia armilaris</i>	9	0	4	0	0
<i>Cnidoscolus urens</i>	0	7	4	0	0
<i>Ipomoea sp.</i>	2	7	0	2	0
<i>Eugenia rotundifolia</i>	2	0	4	0	0
<i>Oxalis psoraleoides</i>	3	0	0	2	0
<i>Cleome spinosa</i>	0	0	4	0	0
<i>Rauvolfia ligustrina</i>	3	0	0	0	0
<i>Cordia globosa</i>	2	0	0	0	0

Discussão

A Leucena está amplamente distribuída em Fernando de Noronha, povoando densamente a maioria dos locais onde ocorre. A probabilidade de encontrar áreas próximas entre si com valores de cobertura similares é alta, mostrando que a espécie tem distribuição agregada. Como a Leucena é dispersa principalmente pelo vento (Walton 2003), áreas com alta dominância da espécie fornecem grandes quantidades de sementes para áreas vizinhas, o que pode ter contribuído para gerar o padrão de distribuição observado.

O padrão de distribuição espacial da espécie nos permitiu elaborar um modelo preditivo da ocorrência e dominância de Leucena em Fernando de Noronha. A acurácia do modelo foi suficiente para identificar áreas da ilha que possuem cobertura por Leucena acima de 20% permitindo a comparação com a estimativa de cobertura realizada em 1989 (Batistella 1993). A comparação das estimativas de área coberta por Leucena em 1989 e 2013 revelou um aumento de cerca de 40 % na área ocupada pela espécie. A ocorrência atual de Leucena tem forte relação espacial com sua distribuição pretérita, e a exótica permanece na maior parte dos locais que dominava em 1989.

A distribuição atual e o padrão de expansão da Leucena em Fernando de Noronha indicam que ela não está sendo substituída por outras espécies, e está se difundindo a partir dos pontos onde já ocorria, sem restrições ambientais e facilitada pela antropização. A Leucena é encontrada preferencialmente em locais próximos a atividade agropecuária, independente da distância de estradas. Ademais, se estabelece indistintamente em pontos próximos e distantes da costa, em áreas planas ou de declividade acentuada, pontos expostos ou protegidos do vento, próximos ao nível do mar ou em altitudes mais elevadas. A Leucena cresce em substratos rochosos, arenosos, solos mais profundos e até em substratos artificiais como ruínas de construções históricas.

Não encontramos Leucena nas áreas de florestas conservadas, localizadas no oeste da Ilha. Entretanto, registramos novas ocorrências da exótica, ainda que em baixas densidades, em áreas classificadas como livres de artificialização por Batistella

(1993), com substrato rochoso e vegetação herbácea na costa leste da Ilha. Apesar do histórico de distúrbio mais recente nestas áreas não ter sido documentado, trata-se de locais íngremes, com grande dificuldade de acesso e vegetação densa, que não aparentam ter sofrido interferência recente. A importância do distúrbio para a ocorrência das invasões sempre foi enfatizada na literatura (Callaway & Maron 2006), mas há cada vez mais evidências de que áreas não perturbadas não são imunes a invasões (Tilman 1997; Alpert 2000; Martin *et al.* 2008). Florestas de dossel fechado são consideradas altamente resistentes à invasão (Cavers e Harper 1967), mas as florestas em Fernando de Noronha são decíduas, permitindo a entrada de luminosidade durante a estação seca, o que pode favorecer a invasão de *Leucena*. O sucesso no estabelecimento de espécies exóticas em áreas conservadas pode estar associado à plasticidade fenotípica, o que as torna capazes de expressar fenótipos vantajosos sob uma grande variedade de condições ambientais (Alpert *et al.* 2000; Daehler 2003; Godoy *et al.* 2011). Desta forma, embora a espécie ainda não esteja presente em áreas florestais conservadas, a invasão destas áreas pode ser apenas uma questão de tempo, se considerarmos a forma com que a *Leucena* vem se expandindo nas últimas duas décadas e a sua alta plasticidade fenotípica (Funk 2008).

Encontramos a *Leucena* em todas as fisionomias vegetais existentes na ilha. Suas maiores dominâncias foram observadas em fisionomias arbóreas, as intermediárias em fisionomias arbustivas e as menores em fisionomias herbáceas. O estabelecimento de uma invasora pode causar mudança na estrutura física da vegetação e alterar o funcionamento da comunidade (Tilman 1997), especialmente quando o invasor tem características funcionais diferentes da comunidade nativa (Simberloff *et al.* 2013). Dessa maneira, é possível que locais onde anteriormente as fisionomias eram herbáceas ou arbustivas agora tenham fisionomia arbórea. O aumento do sombreamento por *Leucena* pode provocar a supressão das espécies menos tolerantes à sombra e resultar na transformação da fisionomia. Este pode ser o caso, por exemplo, de áreas hoje ocupadas por *Leucena* em praias e dunas da Ilha.

Há lugares em que a *Leucena* forma povoamentos monoespecíficos, mas este padrão é pouco frequente. Nos locais onde ainda ocorrem espécies nativas, apesar

da dominância de *Leucena* (classe de ocorrência 4), o número de espécies nativas observado diminuiu quase pela metade em relação às áreas livres da exótica. As espécies nativas geralmente exibem diferentes resistências à invasão (Standish 2001), e por esse motivo a invasão pode estar associada não só à diminuição na riqueza, mas também à mudança na composição de espécies (Hejda *et al* 2009). Embora testes mais aprofundados ainda sejam necessários, há indícios de que a frequência da maioria das espécies nativas diminuiu com o aumento da dominância de *Leucena*. Por outro lado, algumas poucas nativas, como *C. flexuosa*, tornaram-se mais frequentes nas áreas invadidas do que eram nas comunidades livres da exótica. Assim, observa-se uma tendência à homogeneização das áreas dominadas por *Leucena*, não só pelo aumento da dominância da exótica, mas também pelo aumento da dominância de determinadas espécies pioneiras nativas. A tendência de homogeneização da composição de espécies nativas, com o favorecimento das pioneiras, tem sido observada em paisagens tropicais sujeitas à modificação antrópica (Tabarelli *et al.* 2012).

Considerando que a *Leucena* ocupa preferencialmente áreas sujeitas à modificação antrópica, não é possível afirmar que a diminuição de riqueza e a mudança na composição de espécies sejam causadas pela *Leucena*. A dominância da exótica pode ser uma consequência indireta da modificação dos habitats, que causa perda de espécies nativas (Didham *et al.* 2005). A maior frequência de espécies pioneiras como *C. flexuosa* e a menor frequência de espécies de crescimento lento como *H. roseo-alba* em áreas com maiores dominâncias de *Leucena* podem estar mais relacionados à tolerância destas espécies à degradação do ambiente do que à exclusão competitiva pela exótica (MacDougall & Turkington 2005). Independente de suas causas, a homogeneização biótica tem consequências negativas no funcionamento das comunidades (Lobo *et al.* 2011). O impacto se estende às cadeias alimentares, à fauna associada e acarreta em diminuição da resiliência dos ecossistemas (Olden 2006).

Em locais alterados pelo homem, como é o caso de Fernando de Noronha, o distúrbio antrópico e as interações entre as espécies atuam em conjunto moldando as comunidades (MacDougall & Turkington 2005). Há relatos na literatura de que a

Leucena exclui outras espécies por competição (Chou & Kuo 1986; Jurado 1998; Yoshida & Oka 2004). Por outro lado, algumas espécies nativas da caatinga podem facilitar o estabelecimento da Leucena (Fernández 2013), assim como a Leucena pode facilitar o estabelecimento de nativas (Wolfe 2012). Para compreender melhor o processo de estruturação destas comunidades, é preciso determinar o sinal, a importância e intensidade das interações entre as espécies envolvidas, assim como a importância da influência antrópica. Isso só será possível através de experimentos planejados com esta finalidade e de monitoramento da dinâmica destas comunidades, para os quais nossos resultados podem servir de base.

Concluimos que há impacto negativo sobre as comunidades vegetais da Ilha de Fernando de Noronha, associado ao aumento da dominância da Leucena, com modificação da paisagem, homogeneização das fisionomias e da composição de espécies. Passados pouco mais de 70 anos da sua introdução na ilha, a Leucena já ocupa vastas áreas e vem expandindo sua distribuição sem enfrentar restrições ambientais consideráveis. O Arquipélago de Fernando de Noronha é uma área de extrema importância para a conservação da biodiversidade, motivo pelo qual é protegido por duas Unidades de Conservação e detém o título de Sítio do Patrimônio Mundial Natural da UNESCO. Apesar disso, áreas de alto interesse para conservação no Arquipélago estão sendo invadidas por Leucena. Considerando que o principal objetivo das Unidades de Conservação é proteger a diversidade biológica, medidas de controle da Leucena e de outras espécies invasoras, assim como medidas de restauração das áreas invadidas demonstram-se urgentes.

Bibliografia

Aikio, S., Duncan, R.P. & Hulme, P.E. (2012) The vulnerability of habitats to plant invasion: disentangling the roles of propagule pressure, time and sampling effort. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 778–786.

Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 52–66.

Alves, R.J.V. (2006) Terrestrial vascular floras of Brazil's oceanic archipelagos. Ilhas Oceânicas Brasileiras da Pesquisa ao Manejo (eds R.J.V. Alves & J.W. de A. Castro), pp. 83–104. MMA, SBF, Brasília.

Batistella, M. (1993) *Cartografia Ecológica do Arquipélago de Fernando de Noronha*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Brown, J.R. & Carter, J. (1998) Spatial and temporal patterns of exotic shrub invasion in an Australian tropical grassland. *Landscape Ecology*, **13**, 93–102.

Callaway, R.M. & Maron, J.L. (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 369–74.

Cavers, P.B. & Harper, J.L. (1967) Studies in the Dynamics of Plant Populations: I. The fate of Seed and Transplants Introduced into Various Habitats. *Journal of Ecology*, **55**, 59–71.

Chou, C. & Kuo, Y.L. (1986) Allelopathic research of subtropical vegetation in Taiwan III. Allelopathic exclusion of understorey by *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. *Journal of Chemical Ecology*, **12**, 1431–1448.

Cilliers, S.S., Williams, N.S.G. and Barnard, F.J. (2008) Patterns of exotic plant invasions in fragmented urban and rural grasslands across continents. *Landscape Ecology*, **23**, 1243–1256.

Colón, S.M. & Lugo, A.E. (2006) Recovery of a Subtropical Dry Forest After Abandonment of Different Land Uses. *Biotropica*, **38**, 354–364.

Costa, J.N.M.N. & Durigan, G. (2010) *Leucaena leucocephala*: invasora ou ruderal? *Árvore*, **34**, 825–833.

Daehler, C.C. (2003) Performance Comparisons of Co-occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 183–211.

Denslow, J.S. (2003) Weeds in Paradise: Thoughts on the Invasibility of Tropical Islands. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **90**, 119–127.

Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M. & Gemmill, N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 470–474.

Dietz, H. & Edwards, P.J. (2006) Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, **87**, 1359–1367.

Fernández, L.M. (2013) *Ajudando Os Inimigos: Espécies Nativas Facilitam a Invasão Do Semiárido Brasileiro Por Árvores Exóticas*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal.

Funk, J.L. (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, **96**, 1162–1173.

Godoy, O., Saldaña, A., Fuentes, N., Valladares, F. & Gianoli, E. (2011) Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, **13**, 1615–1625.

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

Hortal, J., Borges, P. a. V., Jiménez-Valverde, A., de Azevedo, E.B. & Silva, L. (2010) Assessing the areas under risk of invasion within islands through potential distribution modelling: The case of *Pittosporum undulatum* in São Miguel, Azores. *Journal for Nature Conservation*, **18**, 247–257.

Jurado, E., Flores, J., Navar, J. & Jimenez, J. (1998) Seedling establishment under native tamaulipan thornscrub and *Leucaena leucocephala* plantation. *Forest Ecology and Management*, **105**, 151–157.

Lam, N.S.N. (1983) Spatial Interpolation Methods: A Review. *The American Cartographer*, **10**, 129-150.

Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M. & Tabarelli, M. (2011) Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions*, **17**, 287–296.

Lourenço, P., Medeiros, V., Gil, A. & Silva, L. (2011) Distribution, habitat and biomass of *Pittosporum undulatum*, the most important woody plant invader in the Azores Archipelago. *Forest Ecology and Management*, **262**, 178–187.

MacDougall, A.S. & Turkington, R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, **86**, 42–55.

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

Martin, P.H., Canham, C.D. & Marks, P.L. (2008) Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 142–149.

- McGeoch, M.A., Butchart, S.H.M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E.J., Symes, A., Chanson, J. & Hoffmann, M. (2010) Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, **16**, 95–108.
- McKinney, M. & Lockwood, J. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 450–453.
- Mulongoy, K.J., Webbe, J., Ferreira, M. & Mittermeier, C. (2006) The Wealth of Islands - A Global Call for Conservation. *Special Issue of the CDB Technical Series* p. vi + 23. Montreal.
- Olden, J.D. (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, **33**, 2027–2039.
- Oliver, M.A. & Webster, R. (1990) Kriging: a method of interpolation for geographical information systems. *International Journal of Geographical Information Systems*, **4**, 313–332.
- Kueffer, C., Daehler, C.C., Torres-Santana, C.W., Lavergne, C., Meyer, J.-Y., Otto, R. & Silva, L. (2010) A global comparison of plant invasions on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 145–161.
- IBAMA-FUNATURA (1990) Plano de manejo do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha. Brasília: Ibama, Funatura, 1990. 253 p.
- IBAMA (2005) Plano de manejo da Área de Proteção Ambiental de Fernando de Noronha - Rocas - São Pedro e São Paulo - Encarte 3.
- Pebesma, E.J. (2004) Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences*, **30**, 683-691.
- Pysek, P. & Hulme, P.E. (2005) Spatio-temporal dynamics of plant invasions : Linking pattern to process. *Ecoscience*, **12**, 302–315.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Reaser, J.K., Meyerson, L.A., Cronk, Q., Poorter, M.A.J.D.E., Eldrege, L.G., Green, E., Kairo, M., Latasi, P. & Richard, N. (2007) Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation*, **34**, 1–14.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. a., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. & Vilà, M. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 58–66.

- Stachowicz, J.J. & Tilman, D. (2005) Species Invasions and the Relationships between Species Diversity, Community Saturation, and Ecosystem Functioning. *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (eds D.F. Sax, J.J. Stachowicz & S.D. Gaines), pp. 41–64. Sinauer Associates Incorporated.
- Standish, R.J., Robertson, A.W. & Williams, P. a. (2001) The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1253–1263.
- Tabarelli, M., Peres, C. a. & Melo, F.P.L. (2012) The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation*, **155**, 136–140.
- Teixeira, W., Cordani, U.G., Menor, E.A., Teixeira, M.G. & Linsker, R. (2011) *Arquipélago de Fernando de Noronha: o paraíso do vulcão*. Terra Virgem Editora, São Paulo.
- Tilman, D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**, 81–92.
- Tôrres, N.M. & Vercillo, U.E. (2012) Como Ferramentas de Modelagem de Distribuição de Espécies Podem Subsidiar Ações de Governo? *Natureza & Conservação*, **10**, 228–230.
- Veeneklaas, R.M., Dijkema, K.S., Hecker, N. & Bakker, J.P. (2013) Spatio-temporal dynamics of the invasive plant species *Elytrigia atherica* on natural salt marshes (ed J Schaminée). *Applied Vegetation Science*, **16**, 205–216.
- Walton, C.S. (2003) *Leucaena (Leucaena leucocephala)* in Queensland. *Pest Status Review Series - Land Protection* p. 55. Department of Natural Resources and Mines, Qld., Brisbane.
- Wolfe, B.T. & Van Bloem, S.J. (2012) Subtropical dry forest regeneration in grass-invaded areas of Puerto Rico: Understanding why *Leucaena leucocephala* dominates and native species fail. *Forest Ecology and Management*, **267**, 253–261.
- Yoshida, K. & Oka, S. (2004) Invasion of *Leucaena leucocephala* and its Effects on the Native Plant Community in the Ogasawara (Bonin) Islands. *Weed Technology*, **18**, 1371–1375.
-

Considerações Finais

"The wish to maintain the global diversity of native communities and ecosystems has nothing to do with xenophobia. On the contrary, it stems from principles similar to those that defend the right for every human society to retain its cultural distinctiveness.

Moral concerns are more a collective elaboration of norms from the ground up than purely deductive applications of theoretical principles. By honestly and respectfully engaging in this debate, scientists and managers might not only influence public perceptions but also test and improve their own moral positions."

(Simberloff et al. 2013)

Uma das principais motivações para a produção desta dissertação foi a intenção de contribuir para a superação da lacuna entre a pesquisa e a aplicação (Rocha *et al.* 2013). A interação horizontal e aprendizado mútuo entre o conhecimento acadêmico e prático é essencial para chegar a soluções para enfrentar questões ambientais complexas (Pardini *et al.* 2013). Neste contexto, esta dissertação é finalizada integrando as conclusões dos dois capítulos, chamando atenção para algumas das implicações práticas dos resultados obtidos e fazendo recomendações para futuras pesquisas e para os gestores das Unidades de Conservação.

No Capítulo 1, concluímos que a *L. leucocephala* prejudica o estabelecimento da nativa *Erythrina velutina* (Mulungu), diminuindo seu crescimento e sobrevivência. O efeito negativo de *L. leucocephala* é ainda mais pronunciado na presença da nativa *Capparis flexuosa* (Feijão-bravo), demonstrando a importância dos efeitos indiretos para o sucesso das invasões biológicas. Trata-se de um caso interessante de interação, em que o efeito das espécies não é aditivo, pois isoladamente o efeito de *C. flexuosa* sobre *E. velutina* varia de positivo a neutro. Não encontramos indícios de que substâncias alelopáticas liberadas pela *L. leucocephala* afetem a germinação de *E. velutina*. Contudo, é possível que a alelopatia seja o mecanismo por trás dos efeitos negativos de *L. leucocephala* na sobrevivência e crescimento da nativa.

No Capítulo 2, diagnosticamos a invasão por *Leucaena leucocephala* (Leucena) em toda a ilha de Fernando de Noronha. Concluímos que a área ocupada pela espécie aumentou cerca de 40% em 20 anos, e que não há restrições ambientais para o estabelecimento da exótica. Apesar de geralmente associada a locais sujeitos a distúrbios antrópicos, ela também foi observada em áreas preservadas, com vegetação herbácea. A *L. leucocephala* só não foi encontrada na porção oeste da ilha, onde há formações florestais conservadas. Isto pode significar, conforme sugerem alguns estudos, que formações florestais sejam imunes à invasão (Cavers & Harper 1967). Entretanto, cada vez mais estudos apontam o contrário (Godoy *et al.* 2011). A alta plasticidade fenotípica é apontada como uma característica que permite o estabelecimento de invasoras em áreas conservadas (Alpert *et al.* 2000), e é atributo notório da *L. leucocephala* (Funk 2008). Desta maneira, é possível que o estabelecimento da exótica em formações florestais conservadas seja apenas questão de tempo.

A relação de causa-efeito entre o estabelecimento de espécies exóticas e a perda de biodiversidade tem sido alvo de questionamento na literatura, por ser geralmente baseada apenas em correlações simples entre o domínio das exóticas e diminuição da riqueza de espécies nativas em sistemas degradados (Didham *et al.* 2005). Este padrão pode ser causado por fatores não interativos, fruto da degradação dos habitats, como a limitação de dispersão, que restringem o estabelecimento das nativas, mas não das exóticas (MacDougall & Turkington 2005). Neste caso, as exóticas seriam passageiras (*passengers*) nestes ecossistemas, e não causadoras (*drivers*) das mudanças ecológicas (MacDougall & Turkington 2005). Alguns autores argumentam que a *L. leucocephala* só se estabelece em áreas degradadas, e tende a ser substituída por espécies nativas tolerantes à sombra, classificando-a como ruderal e não invasora (Costa & Durigan 2010).

É muito provável que o alto grau de perturbação e modificação do habitat em Fernando de Noronha tenha influência na perda de espécies nativas. Entretanto, nossos resultados fornecem fortes evidências de que *L. leucocephala* seja causadora de mudanças ecológicas em Fernando de Noronha. Obtivemos dados descritivos atestando uma relação negativa entre o aumento da dominância de *L. leucocephala* e a diminuição da riqueza de espécies nativas. Ao mesmo tempo, demonstramos experimentalmente que a interação da exótica com uma espécie nativa resulta na diminuição do crescimento e da sobrevivência da nativa.

Diversas questões relacionadas ao tema ainda permanecem em aberto e podem contribuir para melhor compreensão do processo de invasão. Em relação às interações bióticas e o processo de invasão, a interação entre *L. leucocephala* e *C. flexuosa*, com a possível facilitação mútua entre as espécies, requer investigação. Além da possível facilitação entre *L. leucocephala* e *C. flexuosa*, pode haver facilitação entre *L. leucocephala* e outras espécies de plantas exóticas invasoras, conforme prevê a hipótese do colapso da invasão (Simberloff & Von Holle 1999). A fixação de nitrogênio pela *L. leucocephala* no solo geralmente oligotrófico de ilhas oceânicas tende a ser encarada de maneira positiva, e por este motivo o uso de *L. leucocephala* em projetos de restauração de áreas degradadas na caatinga é frequentemente estimulado (Silva *et al.* 2007; Lima *et al.* 2011). Entretanto, o

aumento da disponibilidade de nitrogênio pode ter consequências negativas nas comunidades de plantas locais (Simberloff *et al.* 2013).

O diagnóstico da situação atual da invasão por *L. leucocephala* em Fernando de Noronha evidencia a magnitude do problema e releva o alto grau de ameaça à biodiversidade da ilha devido à propagação da espécie. Entretanto, este é apenas um primeiro passo para enfrentar o problema. Ainda são necessários testes de mecanismos de controle e restauração, considerando as peculiaridades das áreas invadidas, como as dunas e o mangue, que podem ter a estabilidade dos substratos comprometida. O monitoramento para impedir estabelecimento de invasoras em novas áreas é essencial, principalmente em áreas abertas à visitação, já que o número de espécies exóticas em Unidades de Conservação tende a crescer com o número de visitantes (Lonsdale 1999). É importante também acompanhar a relação entre a retirada gradual do gado de Fernando de Noronha e a expansão da *L. leucocephala* e de outras exóticas. Apesar de o gado ter impactos negativos que justificam sua retirada da área do Parque, herbívoros introduzidos pelo homem podem evitar invasões em certas situações ambientais (Lockwood 2007), e moradores locais afirmam que a expansão da *L. leucocephala* coincidiu com a retirada do gado de algumas áreas da Ilha.

A necessidade de ações de manejo das áreas ocupadas por *L. leucocephala* em Fernando de Noronha é evidente. A espécie prejudica o estabelecimento de nativas, inibindo a sucessão e o retorno das espécies que ocupavam os locais atualmente invadidos. Além disso, está aumentando a sua área de ocupação, até mesmo em áreas preservadas. Apesar de a ilha estar dividida em duas Unidades de Conservação, é evidente que a invasão biológica não respeita fronteiras políticas (Fonseca *et al.* 2013). Por este motivo, o planejamento de ações de manejo e controle desta e de outras espécies invasoras em Fernando de Noronha deve considerar a ilha como um sistema totalmente conectado. Do contrário, dificilmente será efetivo para a conservação da biodiversidade de Fernando de Noronha.

Bibliografia

- Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 52–66.
- Cavers, P.B. & Harper, J.L. (1967) Studies in the Dynamics of Plant Populations: I. The fate of Seed and Transplants Introduced into Various Habitats. *Journal of Ecology*, **55**, 59–71.
- Costa, J.N.M.N. & Durigan, G. (2010) *Leucaena leucocephala*: invasora ou ruderal? *Árvore*, **34**, 825–833.
- Didham, R.K., Tylianakis, J.M., Hutchison, M.A., Ewers, R.M. & Gemmill, N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 470–474.
- Fonseca, C.R., Guadagnin, D.L., Emer, C., Masciadri, S., Germain, P. & Zalba, S.M. (2013) Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions*, **15**, 1751–1763.
- Funk, J.L. (2008) Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, **96**, 1162–1173.
- Godoy, O., Saldaña, A., Fuentes, N., Valladares, F. & Gianoli, E. (2011) Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, **13**, 1615–1625.
- Lima, F.A.A., Brito, C.B.M., Fraga, A.R., Sombra, C.C., Nascimento, M.A. & Bonilla, O.H. (2011) Atividade de sensibilização ambiental para coleta de sementes em Sussuí – Quixadá - CE. *Resumos do VII Congresso Brasileiro de Agroecologia*, **6**, 1–5.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2007) *Invasion Ecology*. Blackwell Publishing.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. *Ecology*, **80**, 1522–1536.
- MacDougall, A.S. & Turkington, R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, **86**, 42–55.
- Pardini, R., Rocha, P.L.B., El-Hani, C. & Pardini, F. (2013) Challenges and Opportunities for Bridging the Research – Implementation Gap in Ecological Science and Management in Brazil. *Conservation Biology: Voices from the Tropics* (eds N.S. Sodhi, L. Gibson & P.H. Raven), pp. 77–85. John Wiley & Sons.
- Rocha, P.L.B. Da, El-Hani, C.N. & Renata, P. (2013) Extensão universitária e lacuna pesquisa-aplicação. *Revista CAITITU*, **1**, 7–16.

Silva, L.X., Figueiredo, M.V.B., Silva, G.A., Goto, B.T., Oliveira, J.P. & Burity, H.A. (2007) Fungos micorrízicos arbusculares em áreas de plantio de Leucena e Sabiá no estado de Pernambuco. *Revista Árvore*, **31**, 427–435.

Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. a., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E. & Vilà, M. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 58–66.

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

Anexo



Foto 1: Experimento em viveiro, com solo proveniente de áreas com e sem *Leucaena leucocephala*, 10 dias após a semeadura de *Erythrina velutina*.



Foto 2: Experimento em campo, com tratamento *Capparis flexuosa* em primeiro plano e controle em segundo plano.



Foto 3: Vista da área do Sueste da Ilha de Fernando de Noronha, densamente ocupada por *L. leucocephala* (observar os frutos marrons da espécie).



Foto 4: *Leucaena leucocephala* crescendo sobre substrato rochoso na ilha de Fernando de Noronha.



Foto 5: Vista de um povoamento monoespecífico de *L. leucocephala* no morro do meio, na costa nordeste da Ilha de Fernando de Noronha.



Foto 6: Associação de *L. leucocephala* e *C. flexuosa* em na Ilha de Fernando de Noronha.



Foto 7: Indivíduos de *L. leucocephala* (frutos marrons) em meio à vegetação nativa costa leste da Ilha de Fernando de Noronha.



Foto 8: Indivíduos de *L. leucocephala* na duna da praia do Leão, no sudoeste da Ilha de Fernando de Noronha.



Foto 9: Vista de vegetação nativa na praia do Leão, com *Paspalum cf. paniculatum* em primeiro plano e *E.velutina* ao fundo.

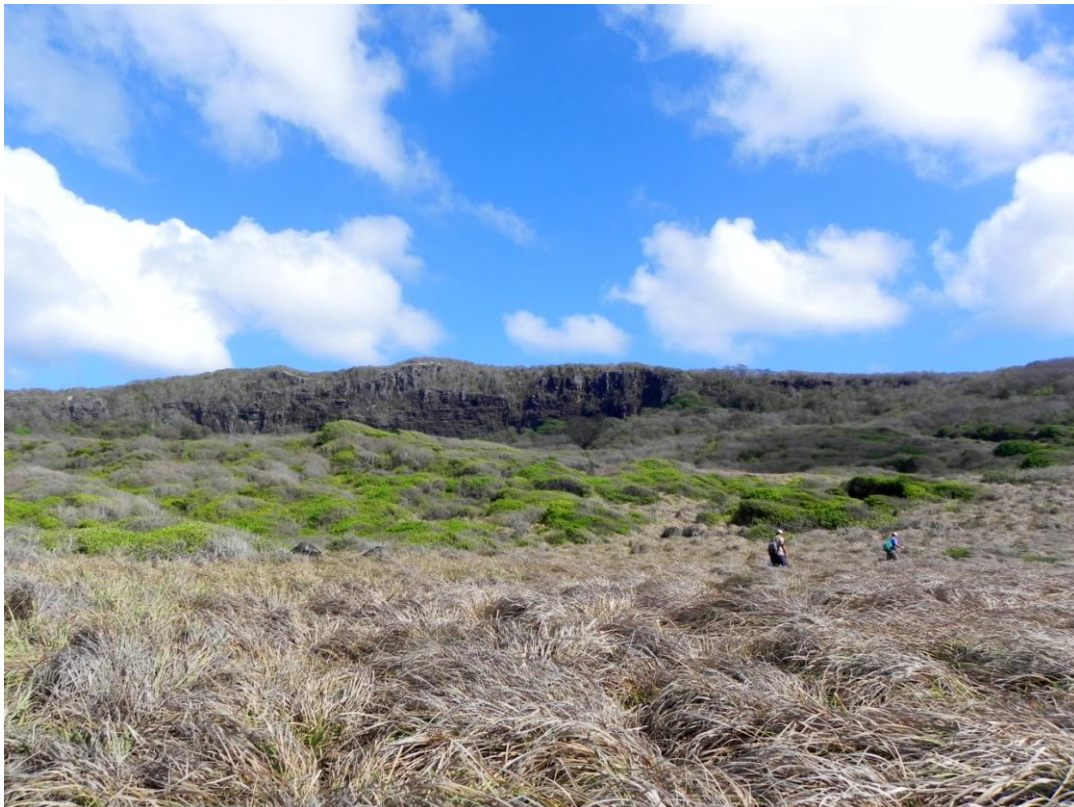


Foto 10: Vista da planície da Viração, área livre de *L. leucocephala* no sudoeste da Ilha de Fernando de Noronha.



Foto 11: Vegetação nativa herbácea crescendo sobre substrato rochoso, com destaque ao *Cereus insularis* (Cactaceae), endêmico da Ilha de Fernando de Noronha.