UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

Programa de Pós-graduação

José Cristiano Delabio

**ECOFISIOLOGIA COMPARATIVA ENTRE GRAMÍNEAS NATIVAS E
GRAMÍNEAS EXÓTICAS INVASORAS EM UM CERRADO CAMPO SUJO, SP.**

São Paulo

2014

José Cristiano Delabio

**ECOFISIOLOGIA COMPARATIVA ENTRE GRAMÍNEAS NATIVAS E
GRAMÍNEAS EXÓTICAS INVASORAS EM UM CERRADO CAMPO SUJO, SP.**

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-graduação da Universidade de São
Paulo, como requisito parcial para
obtenção do título de mestre em Ecologia.

**Orientador: Prof. Dr. Sérgio Tadeu
Meirelles**

Versão corrigida após defesa. A versão
original desta dissertação encontra-se
disponível no Instituto de Biociências
da USP

São Paulo

2014

FICHA CATALOGRÁFICA

Delabio, Jose Cristiano
Ecofisiologia Comparativa entre Gramíneas Nativas e Gramíneas Exóticas Invasoras de um Cerrado Campo Sujo, S. P. / Jose Cristiano Delabio; Orientador Sérgio Tadeu Meirelles.-- São Paulo, 2014.
137 f.

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

1. Invasões Biológicas. 2. Restrição hídrica. 3. Eficiência na Utilização de Recursos. 4. Fotoproteção. 5. Variáveis Microclimáticas. I Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. (a). Dr. (a).

Prof. (a). Dr. (a).

Prof. Dr. Sérgio Tadeu Meirelles
Orientador

Dedico este trabalho à minha família e à memória de meu pai, Antonio Delabio, que sempre me ensinou a ter coragem na vida e a amar a natureza.

Agradecimentos

A Deus, por me conceder saúde, coragem e força todos os dias da minha vida e por estar ao meu lado mesmo quando eu acreditava estar sozinho.

Ao Professor Dr. Sérgio Tadeu Meirelles, pela oportunidade, confiança e auxílio que foram fundamentais para a realização deste trabalho.

À Capes pela bolsa concedida.

A todos os funcionários do Parque Estadual do Juquery pela receptividade e ajuda incondicionais. Um agradecimento especial aos monitores Jimmy e principalmente ao Anderson que me ajudaram em vários momentos seja nas coletas em campo, quanto nas eventuais necessidades que surgiam.

Ao José Ubirantan Cordeiro, vulgo Bira, e Juliano de Moraes que me ajudaram na coleta de dados desde o início e principalmente ao Bira que esteve comigo em campo praticamente todas às vezes.

Ao Técnico de laboratório Mauricio Perine, pela realização das análises de nitrogênio e todo o apoio nas atividades laboratoriais, além das boas conversas e sessões de acupuntura gratuitas.

Ao técnico de laboratório Valtemir Soares, vulgo Valtão, pela ajuda nos trabalho na casa de vegetação e pela sua contagiosa alegria.

Ao técnico de laboratório Marco Antonio (Marcão) que, recentemente, foi para o departamento de Ecologia e me ajudou em vários momentos durante alguns experimentos na casa de vegetação.

Ao técnico de laboratório Geison Castro, pela realização das análises de fósforo juntamente com o estudante de iniciação científica, Fernando.

À amiga e Mestra em Ecofisiologia Vegetal, Joyce Barbosa, vulgo Joyce-chan, por me ensinar a trabalhar com o IRGA, por sempre me ajudar em tarefas em que eu era novato, além de me ajudar na confecção deste trabalho, seja através de conversas, leituras ou na produção de imagens que somente ela faz.

Ao amigo Maurício Lamano pela ajuda nas análises estatísticas e considerações importantes na redação do trabalho.

Ao especialista em meio ambiente e amigo Wagner Isidoro, pelo seu profundo conhecimento em geoprocessamento e auxílio.

À mestranda e amiga Roseli (lika) pela auxílio na leitura da tese e pelas considerações importantes.

Às professoras Dr^a. Regina Moraes e Vânia Pivello por aceitarem fazer parte do comitê de acompanhamento e, pelas idéias e correções pertinentes ao trabalho.

Aos funcionários da secretaria de Pós-graduação: Vera, Socorro, Bernadete e Luís Felipe pela amizade e ajuda em vários momentos.

Ao Luís Carlos, responsável pela informática, pela amizade e ajuda quanto aos assuntos voltados à informática.

À minha família , pela paciência e força dadas a mim todos os dias, principalmente durante a fase final da dissertação.

RESUMO: As invasões por espécies exóticas vêm acarretando a homogeneização das comunidades naturais tornando-se; atualmente, a segunda principal causa da perda da biodiversidade. Entre os domínios brasileiros mais afetados está o Cerrado, que possui mais de 11 fitofisionomias e 33% de toda biodiversidade vegetal do país. As alterações pela atividade humana foram facilitadas em decorrência das áreas de Cerrado estarem dispostas em quase todo o território nacional e, na fisionomia de campo sujo, em particular, pela facilidade de mecanização e consequentemente pelo emprego da agricultura em larga escala. Dessa forma, foram inseridas gramíneas exóticas africanas para a melhoria da qualidade e produtividade do forrageio. Essas gramíneas se ajustaram tão bem em áreas de campo sujo que se expandiram desordenadamente e conduziram a um desequilíbrio estrutural e funcional destas áreas. O objetivo deste estudo foi investigar os padrões de utilização de recursos em gramíneas nativas e invasoras em um campo sujo levando em conta os períodos de maior e menor disponibilidade hídrica e os possíveis efeitos das variáveis microclimáticas sobre as respostas fisiológicas de gramíneas nativas e invasoras. A área de estudo localiza-se no Parque Estadual do Juquery, município de Franco da Rocha, Estado de São Paulo. As espécies utilizadas para o estudo foram as nativas: *Tristachya leiostachya*, *Imperata brasiliensis*, *Axonopus pressus* e *Axonopus siccus*. E as invasoras: *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora*. As respostas fisiológicas frente às flutuações entre os períodos úmido e seco foram obtidas através de análises de trocas gasosas, análise de fluorescência e de medições das variáveis microclimáticas ao longo de 23 meses entre 8:00 e 12:00. Os resultados indicaram que gramíneas nativas investem 16% menos em fotoproteção do que gramíneas invasoras, sendo estas mais sensíveis aos fotodanos. No entanto, gramíneas nativas investem 13% a mais na síntese de clorofila total e se equivalem na capacidade de assimilação de carbono (A) e quanto as taxas de transporte de elétrons (ETR) indicando uma provável equivalência no uso da luz que pode estar associada a maiores taxas de eficiência no uso do nitrogênio em nativas tanto no período úmido (70%) quanto no seco (70%), além da ausência de diferença estatística no conteúdo de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) e na eficiência no uso deste recurso (EUP). A condutância estomática (gs) e transpiração (E) foram respectivamente 22 e 60% maiores nas gramíneas nativas, por isso, a eficiência no uso da água foi 60% menor nestas em comparação às invasoras, tanto no período úmido quanto no seco. Como esperado, gramíneas nativas apresentaram respostas de menor sensibilidade à seca em comparação às invasoras. Gramíneas invasoras, por sua vez, não corroboraram a expectativa de maior oportunismo em relação às nativas quanto a captação e uso de recursos.

Palavras-chave: Invasões biológicas; eficiência na utilização de recursos; fotoproteção; estresse hídrico.

Abstract: Invasions by alien species are currently the second leading cause of biodiversity loss. The Cerrado is one of the most affected vegetation types in Brazil due to the easy transformation in pastures by the introduction of african grasses to improve the quality and productivity of forages. These grasses have adjusted so well in areas of open Cerrado formations that expanded wildly and led to a structural and functional imbalance of the natural communities. The aim of this study was to investigate the patterns of resource use of native and invasive grasses in a campo sujo Cerrado type taking into account periods of high and low water availability and the effects of microclimate on the physiological responses. The site of investigation is located in the Juquery State Park - Franco da Rocha, Sao Paulo, Brazil. The native species used in this study were : *Tristachya leiostachya*, *Imperata brasiliensis*, *Axonopus pressus* and *Axonopus siccus*. The invasive grasses investigated were *Urochloa brizantha* and *Melinis minutiflora*. The *in situ* physiological responses to environmental fluctuations between wet and dry periods were inferred from gas exchange analysis, chlorophyll fluorescence induction measurements together with measurements of microclimate variables over 23 months between 8:00 am and 12:00 am. The results indicate that native grasses invest 16% less in photoprotection when compared with invasive grasses. However, native grasses invest 13% more in the synthesis of chlorophyll and have carbon assimilation (A) rates similar to those found in invasive grasses. The rates of electron transport (ETR) follow the same pattern, being similar among native and invasive grasses. Nitrogen use efficiency was 70% higher in native grasses when compared with invaders. The stomatal conductance (gs) and transpiration rates (E) were respectively 22 and 60% higher in native grasses, resulting in a 60% lower water use efficiency compared to the invasive, even during the dry season. Responses of native grasses showed lower sensitivity to drought compared to invasive. The expectation of a higher opportunism in the resource use pattern in invasive grasses when compared with native was not supported. Unlike expected, the invasive grasses were highly sensitive to drought and showed a more conservative behavior in water use .

Keywords: biological invasions; resource use efficiency; photoprotection; drought resistance.

LISTA DE SÍMBOLOS E SIGLAS

A	Assimilação de carbono (Fotossíntese líquida);
ACP	Análise de componentes principais
Car	Carotenóides ($\mu\text{g}/\text{cm}^{-2}$)
Cla/b	Razão clorofila a/b
Cl_t	Logaritmo do conteúdo total de clorofila ($\mu\text{g}/\text{cm}^{-2}$)
DMSO	Dimetilsulfóxido
Dpv	Desvio padrão
E	Transpiração ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
E.D.	Estatística Descritiva
ETR	Taxa de transporte de elétrons ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)
EUA	Eficiência no uso da água ($\text{mmol}/\mu\text{mol}$);
EUN	Eficiência no uso do nitrogênio ($\mu\text{mol}/\text{mg.g}^{-1}$)
EUP	Eficiência no uso do fósforo ($\mu\text{mol}/\text{mg.g}^{-1}$)
FFFA	Fluxo de fótons fotossinteticamente ativos/ radiação visível ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$);
gs	Condutância estomática ($\text{mol.m}^{-1}.\text{s}^{-1}$)
IRGA	Analizador de gás por infravermelho
Md	Média
nm	nanômetros
NH₄⁺	amônio
NO₃⁻	nitrato
Nmg/g	Nitrogênio total foliar por grama de massa seca
P_{≥ 2*T}	(Período úmido) Precipitação maior ou igual a duas vezes a temperatura do ar

$P \leq 2 \cdot T$ (Período seco) Precipitação menor ou igual a duas vezes a temperatura do ar

Pmg/g Logaritmo de fósforo total foliar por massa seca

RLC Curva rápida de luz

T°C ar Temperatura do ar

U. R. Umidade relativa do ar

U. S. Umidade do solo

V. vento Velocidade do vento

SUMÁRIO

1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	12
2. INTRODUÇÃO	16
3. HIPÓTESES DE TRABALHO	21
4. OBJETIVO GERAL.....	22
5. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	22
6. MATERIAL E MÉTODOS	23
6.1 ÁREA DE ESTUDO.....	23
6.2 ESPÉCIES ESTUDADAS.....	25
6.3 COLETA DE DADOS.....	31
7. CARACTERIZAÇÃO SAZONAL.....	37
8. ANÁLISE DE DADOS	38
9. RESULTADOS.....	40
9.1 CLIMA DURANTE O PERÍODO DE ESTUDO	40
9.2 GRAMÍNEAS NATIVAS	41
9.3 GRAMÍNEAS INVASORAS.....	64
9.4 GRAMÍNEAS NATIVAS VERSUS GRAMÍNEAS INVASORAS	86
10. DISCUSSÃO	102
10.1 GRAMÍNEAS NATIVAS.....	104
10.2 GRAMÍNEAS INVASORAS	108
10.3 GRAMÍNEAS NATIVAS X GRAMÍNEAS INVASORAS	112
11. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	124
12. CONCLUSÕES.....	126
13. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	127

1. Revisão Bibliográfica

O problema das invasões biológicas é tão antigo que seu primeiro relato foi feito por Charles Darwin, durante sua viagem exploratória no Beagle, em 1860 (MMA/Ibama, 2007). Entretanto, a primeira abordagem ecológica foi realizada por Elton (1958), quando o autor atenta para os problemas ecológicos provenientes das invasões nos mais diversos continentes. O mesmo autor ainda alerta para as necessidades de se conhecer e estabelecer estratégias de controle, uma vez que as invasões biológicas tenderiam a crescer concomitantemente à mobilidade humana. Apesar disso, poucas foram as ações acerca do problema que, mais de um século depois, fez Mack (1985) prever que as invasões por espécies exóticas acarretariam em uma homogeneização de 3% da superfície terrestre, tornando-se atualmente a segunda principal causa de perda de biodiversidade no planeta (Gooden *et al.*, 2009a).

As espécies exóticas podem ser definidas como espécies que ocorrem fora de sua abrangência natural conhecida, provavelmente facilitada por ação antrópica, seja esta intencional ou não (Richardson *et al.*, 2000; Gurevitch *et al.*, 2009). Para que um organismo seja considerado invasor é necessário que obtenha sucesso em quatro estágios consecutivos (Kolar & Lodge, 2001): 1) Que seja transportado para um novo habitat, intencional ou acidentalmente; 2) Que possa se estabelecer, processo este relacionado com sua capacidade de colonização; c) Que possa se ajustar ou se integrar no novo ambiente, sendo que sua aptidão pode ser melhorada por seleção natural ou pela estocasticidade do meio. Por último: 4) Apresente disseminação de propágulos suficiente, permitindo aumentar sua área de abrangência e possível dominância no local. Somente com estes atributos, uma espécie exótica torna-se invasora e, conseqüentemente, adquire potencial para desestruturar o novo meio (CDB 1992).

As premissas propostas para explicar o sucesso desses organismos em seu novo habitat estão associadas à ausência de inimigos naturais e, conseqüentemente, pelas menores pressões ambientais que eles encontram no novo local (Torchin *et al.*, 2003). Além disso, a baixa biodiversidade do local aumentaria o potencial colonizador de espécies exóticas invasoras (Elton, 1958; MacArthur, 1970, 1972). De acordo com Levine & D'Antonio (1999), comunidades ricas em espécies apresentariam maior capacidade de resistência às invasões. Outro atributo facilitador seria a similaridade edafoclimática entre o local de origem do organismo com o atual (Solbrig *et al.*, 1996). A existência de nichos vazios em comunidades também permitiria um acesso iminente a recursos que estejam prontamente disponíveis (Elton, 1958; Ricklefs, 1990). Além disso, muitas vezes, tais eventos estão associados a processos de perturbação, sejam eles antes ou durante a colonização, uma vez que promovem alterações físicas e biológicas no ambiente (Baker, 1974). Embora alguns autores tenham evidenciado em seus estudos que o aumento de perturbações não tenha potencializado o processo invasivo (Smith & Knapp, 1999). Entretanto, Levine & D'Antonio (1999), ressaltam dualismo em seu estudo, visto que alguns resultados confirmam tal afirmação, enquanto outros rejeitam.

Alguns atributos inerentes ao organismo, como amplo limite de tolerância a condições adversas através de um elevado potencial adaptativo (Fulton 1962) e comportamento oportunista na captação e utilização dos recursos (Baruch *et al.*, 1985, D'Antonio & Vitousek, 1992 e Baruch & Goldstein, 1999) maximizariam a eficiência de indivíduos invasores em seu novo habitat. Além destas características, outras como maior alocação de recursos para reprodução, ciclos reprodutivos mais curtos e mais investimento em quantidade de

descendentes (Rejmanek & Richardson, 1996) privilegiariam os organismos invasores em relação às espécies nativas.

Em decorrência da presença das espécies invasoras, o que se tem visto em todos os ecossistemas sejam eles terrestres ou aquáticos, são alterações estruturais e funcionais (Gooden *et al.*, 2009a). Os casos mais evidentes são alterações na disponibilidade de recursos e ciclagem de nutrientes (D'Antonio & Vitousek, 1992) e nas condições microclimáticas, alterando a resiliência natural do ambiente (Hughes & Vitousek 1993). Tudo isso tem como principal efeito o deslocamento e, em muitos casos, a extinção de espécies nativas (D'Antonio & Vitousek, 1992), como se tem observado em áreas nativas de Cerrado (Pivello *et al.*, 1999a, 1999b).

O Cerrado é o segundo maior domínio brasileiro abrangendo uma área aproximada de 2.000.000 de Km², correspondendo a 21% do território brasileiro (Embrapa Cerrados, 1998). Sua área de distribuição é mais concentrada no Planalto Central (IBGE, 2004), embora existam áreas menores e isoladas em todas as cinco regiões do país (Rawitscher & Rachid, 1946; Guerra, 1954; Ferri & Lamberti, 1960; Magalhães, 1955; Ferri, 1955). O complexo fitofisionômico engloba três tipos vegetacionais: campestre, com predomínio de herbáceas; savânico, com presença de árvores e arbustos esparsos sobre um adensado de gramíneas e o florestal, constituído por árvores que formam dosséis contínuos e descontínuos (Ribeiro & Walter 1998), totalizando 11 tipos de fitofisionomias. Dessa forma, o domínio do Cerrado é caracterizado por um mosaico heterogêneo de fisionomias vegetais de acordo com um gradiente de altura e densidade (Eiten, 1972), representando 33% de toda diversidade biológica do Brasil (Aguar & Camargo, 2004).

O aumento da população humana a partir da metade do século passado ocasionou uma necessidade iminente de mais espaço para moradias e de se produzir mais alimento, o que acarretou alterações drásticas no meio físico através de sobre-exploração de espaço e recursos (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Devido às áreas de Cerrado estarem dispostas em quase todo território nacional e, conseqüentemente, próximas às comunidades humanas, a agricultura extensiva foi altamente empregada através do cultivo de cereais (Feuer, 1956), e nas décadas de 1970 e 1980 foi iniciado o emprego da pecuária (Klink & Moreira, 2002) principalmente em áreas de Cerrado campo sujo. O resultado foi a drástica alteração dos ecossistemas constituintes do Cerrado, sendo que 55% de sua área total já tenha sido desmatada ou sofrido outros tipos de alterações (Klink & Moreira, 2004).

A fisionomia de campo sujo é caracterizada pela presença de um estrato herbáceo associado à presença de arbustos disjuntos, tendo indivíduos da família Cyperaceae e principalmente, da família Poaceae, como os mais abundantes (Warming *et al.*, 1973). Em decorrências da maior facilidade em se converter áreas de campo sujo em pastejo, esta é uma das fisionomias do Cerrado mais afetadas pelo uso e ocupação do solo pelo homem através da agricultura extensiva com a inserção de gramíneas africanas (Klink & Moreira, 2004).

2. INTRODUÇÃO

De acordo com Pivello *et al.*, (1999), uma das principais gramíneas introduzidas com o objetivo de melhorar a qualidade do forrageio e que, conseqüentemente, obtiveram maior sucesso em se estabelecer e se disseminar em áreas de campo sujo foram *Melinis minutiflora* P. Beauv. e *Urochloa decumbens* Stapf. Segundo Klink (1994), gramíneas exóticas invasoras se ajustaram bem às condições ambientais de campo sujo. Este fato ocorreu, uma vez que no ambiente de Cerrado não há limitação de luz, principalmente no verão, ao mesmo tempo em que gramíneas exóticas invasoras possuem altas taxas de carboxilação e investimento em biomassa (Baruch 1984; Baruch *et al.*, 1985). Estes atributos, associados a altas taxas reprodutivas, com sementes viáveis e rápido crescimento, além de boa resistência a danos foliares, as tornaram as principais invasoras de áreas agrícolas e de pastagens, como também de áreas naturais como o de campo sujo (Pivello, 2011).

Entre os recursos e condições mais importantes às gramíneas do Cerrado estão as variáveis climáticas: luz, temperatura e água. E entre as variáveis edáficas, a umidade do solo e os nutrientes minerais (Whiteman, 1980; Ometto, 1980). A ação mecânica do vento sobre as folhas, segundo (Ometto & Caramori, 1981), também seria um diferencial importante sobre as respostas fisiológicas de gramíneas. Assim, embora sendo variáveis que normalmente são interdependentes, cada uma, por si só, possui a capacidade de influenciar em todas as etapas o ciclo de vida de um vegetal.

Em áreas de Cerrado campo sujo, a irradiância, ou fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) que compreende a luz visível entre os comprimentos de onda de 400-700 nanômetro (nm) é essencial ao estrato herbáceo, plantas de pequeno porte, uma vez que ela é necessária ao balanço de carbono positivo e, conseqüentemente, ao seu crescimento (Costa &

Townsend, 2002). Devido às flutuações diárias e sazonais que ocorrem neste domínio, a intensidade luminosa tende a variar muito, por isso, as espécies que apresentarem mecanismos ecofisiológicos mais ajustados a estas mudanças obterão maior vantagem competitiva (Larcher, 2000).

A localização predominante do Cerrado coincide em áreas de clima tropical (Marcuzo *et al.*, 2012), o que acarreta em uma variação sazonal na temperatura (Santos *et al.*, 2011). Dessa forma, muitos dos problemas no aparato fotossintético e, conseqüentemente, na capacidade de uso da luz, estão associados não somente a baixa ou alta intensidade luminosa mas, muitas vezes, a variações na temperatura (Demmig-Adams, 1996). A temperatura tem papel preponderante para as respostas bioquímicas das plantas uma vez que as reações enzimáticas são dependentes de temperatura (Taiz & Zeiger, 2004). Temperaturas mais altas elevam a atividade enzimática e, por conseguinte, as respostas metabólicas (Taiz & Zeiger, 2004). Se a faixa de temperatura estiver dentro de um ótimo, o que para gramíneas C4 situa-se entre 30 a 40°C (Whiteman, 1980; Larcher, 2000) e se não houver restrição hídrica, a planta poderá transpirar livremente, se resfriando ao mesmo tempo em que capta CO₂ atmosférico e luz.

A disponibilidade de água às gramíneas de campo sujo, assim como a luz e a temperatura, também está sujeita a flutuações, por isso, a períodos de maior ou menor precipitação (Assad & Evangelista, 1994). Considerando a atmosfera um meio dessecante às folhas (Raven *et al.*, 2001), os períodos de chuva são essenciais, pois alteram a umidade relativa do ar tornando-a menos seca (Winter 1973), também preenchem os interstícios dos solos. A umidade relativa do ar é muito importante para as plantas, visto que ela influencia o balanço hídrico através dos processos transpiratórios uma vez que ocorrem por diferenças de

pressão de vapor entre a atmosfera e a folha (Ometto, 1980). A capacidade de se obter água do solo depende da textura do solo (Farias 2005), quanto do sistema de raízes das plantas (Larcher, 2000). À medida que o solo seca, maior é a resistência matricial exercida por ele, diminuindo a disponibilidade de água às plantas (Santos & Carlesso, 1998), o que neste caso, favoreceria espécies nativas adaptadas a secas sazonais (Daehler 2003), em comparação a gramíneas invasoras que, normalmente, apresentam respostas mais sensíveis à seca (Baruch *et al.*, 1985; Zinnert *et al.*, 2013). Os efeitos mais iminentes em gramíneas sob déficit hídrico associado a altas intensidades luminosas e altas temperaturas é a degradação da clorofila (Chaves & Oliveira, 2004), perda de turgescência foliar, enrolamento das folhas Lyshed, (1982), fechamento estomático (Baruch & Fernandes, 1993) e diminuição das taxas fotossintéticas (Sarmiento, 1984).

Outra variável ambiental, o vento, possui a capacidade de influenciar as respostas fisiológicas de gramíneas do Cerrado, devido a características intrínsecas do estrato herbáceo de áreas de campo sujo como baixa estratificação e plantas disjuntas, conforme ressalta (Leite & Saito 1997). O vento tem papel importante na troca de calor sensível por convecção, auxiliando no balanço de energia de um local (Ometto & Caramori, 1981). Porém, mais significativa é a influência do vento sobre a troca de calor latente, transferindo energia para o meio ambiente através do processo transpiratório (Mota, 1976). Ventos com velocidades maiores do que 2m/s possuem a capacidade de alterar o gradiente de temperatura e umidade relativa do ar que circunda as gramíneas e, com isso, alterar a espessura da camada limítrofe que circunda o limbo foliar (Larcher, 2000). Esta camada é um componente da resistência à transpiração e sua eficácia à planta é proporcional a área foliar (Gurevitch *et al.*, 2009).

Entretanto, quando desestabilizada pelo vento tem sua capacidade de agir como uma barreira ao fluxo transpiratório diminuída (Ometto, 1980).

O nitrogênio e o fósforo são os nutrientes mais importantes às plantas de Cerrado devido à necessidade nutricional e pela baixa disponibilidade no meio (Holford, 1997). Ambos são captados pelas raízes das plantas junto com a água do solo durante o processo de transpiração (Winter, 1973). As formas de absorção do nitrogênio no solo são nitrato (NO_3^-) ou amônio (NH_4^+) havendo, na maioria dos solos não ácidos, a predominância do nitrato que, através de um processo de nitrificação, a planta disponibiliza amônio para síntese de aminoácidos (Raven *et al.*, 2001).

O fósforo possui menor mobilidade no solo, por isso, as gramíneas possuem dificuldades em absorvê-lo (Aguilar & Camargo, 2004; Embrapa Cerrados, 2007). Este nutriente tem papel importante no crescimento radicular e perfilhamento de gramíneas (Embrapa Cerrados, 2007), além da sua importância na regulação das atividades metabólicas (Larcher, 2000). Além disso, de acordo com (Gniazdowska *et al.*, 1999), a deficiência de fósforo pode diminuir a capacidade da planta em captar e metabolizar o nitrogênio e de aumentar o seu sistema radicular (Aguilar & Camargo, 2004; Embrapa Cerrados, 2007). Alguns autores ainda sugerem que os níveis de nutrientes em uma folha variam com a espécie e suas necessidades nutricionais, heterogeneidade do meio e disponibilidade de água (Bates 1971; Alvarez, 1996).

As condições ambientais encontradas em áreas de Cerrado podem atuar como pressões ambientais sobre as plantas mas, mesmo estando sujeitas a todas as variações do meio, elas são capazes de ajustes modulativos, que podem conduzi-las a uma maior eficiência do uso dos recursos (Larcher, 2000). Um dos principais mecanismos de ajuste entre a planta e o meio

ambiente são os estômatos (Turner, 1974; Sinclair *et al.*, 1975). O controle da abertura e fechamento dos estômatos tem papel preponderante nas respostas das plantas, pois é pela transpiração que elas podem manter um balanço hídrico e de carbono positivos, assim como conseguir captar nutrientes minerais com maior eficiência (Larcher, 2000; Prado & Casali, 2006). Dessa forma, gramíneas que respondam com maior eficiência no ajuste estomático frente às variações do meio, poderiam apresentar respostas mais eficazes frente às variáveis abióticas. Sendo assim, poderiam agir de forma mais oportunista nos momentos de maior disponibilidade de recursos, como no caso de gramíneas invasoras (Baruch *et al.*, 1985), enquanto as gramíneas nativas apresentariam mecanismos mais eficientes para resistir aos momentos de menor disponibilidade de recursos (Daehler, 2003).

D'Antonio & Vitousek (1994) sugerem que plantas invasoras se valeriam de uma estratégia oportunista explorando grandes quantidades de recursos disponíveis como luz, água e nutrientes em detrimento a sistemas que aumentassem sua tolerância ao estresse hídrico (Baruch *et al.*, 1985; Baruch & Fernandez, 1993; Willians & Black, 1994 apud Huxman *et al.*, 2004; Hoffman *et al.*, 2004). Isso poderia ocorrer especialmente em condições sazonais de abundância relativa do aporte hídrico, o que é muito característico do domínio do Cerrado (Guimarães *et al.*, 2005). As gramíneas nativas, por sua vez, estariam bem ajustadas à seca periódica do Cerrado (Sarmiento, 1984), visto que parte das gramíneas nativas apresenta mecanismos para reduzir a perda de água através da redução da abertura estomática (Moraes & Prado, 1998), assim como através da perda da folhagem no período seco (Sarmiento, 1984).

3. Hipóteses de Trabalho

Considerando a necessidade de sobreviver e de obter vantagem competitiva nas condições de solo pobre em nutrientes e seca recorrente, além de estratégias contrastantes tanto na aquisição quanto na utilização de recursos entre gramíneas nativas e invasoras, foi levantada a seguinte questão: Qual o efeito da flutuação da disponibilidade hídrica sobre as respostas fisiológicas de gramíneas nativas e invasoras? A hipótese é que períodos secos tenham impactos mais negativos sobre as respostas fisiológicas de gramíneas invasoras e, conseqüentemente, na eficiência na captação de recursos. É esperado que as gramíneas nativas mostrem maior eficiência no uso da água, entretanto, menor eficiência no uso da luz e de nutrientes, em comparação às espécies invasoras no período úmido (Baruch *et al.*, 1985). Por outro lado, é esperado maior eficiência na captação dos recursos em gramíneas nativas durante o período hídrico mais restritivo (Daehler, 2003).

4. Objetivo Geral

O objetivo deste estudo foi investigar os padrões na utilização de recursos em gramíneas nativas e invasoras exóticas em uma área de Cerrado campo sujo levando em conta os períodos de maior e menor restrição hídrica.

5. Objetivos específicos

- Estimar o conteúdo de pigmentos fotossintéticos e sua participação no desempenho do uso da luz;
- Estimar as taxas de trocas gasosas: assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e eficiência no uso da água (EUA) entre os dois grupos de gramíneas e suas variações entre os períodos seco e úmido;
- Estimar as variações na capacidade de interceptação e usos da luz através da taxa de transporte de elétrons (ETR);
- Avaliar as variações no conteúdo de nutrientes foliares e a participação dos mesmos no desempenho do uso da luz;
- Correlacionar os processos fisiológicos e as variáveis microclimáticas de ambos o grupos durante os dois períodos.

6. Material e Métodos

6.1 Área de estudo

O Parque Estadual do Juquery está localizado na cidade de Franco da Rocha a noroeste da cidade de São Paulo, com coordenadas aproximadas de 23°21'S e 46°42'W, (figura 1). O Parque foi fundado em 1993, através do Decreto Estadual nº 36859, na área onde se situava o Hospital Psiquiátrico II. O Parque possui uma área de 1927,70ha e altitude média de 700m com uma altitude máxima de 950m (Baitello *et al.*, 2013). A paisagem é caracterizada por fitofisionomias savânicas, campestres e florestais, estas sendo mais especificamente matas de galeria (Baitello *et al.*, 2013). O clima local é classificado como mesotérmico úmido, com sazonalidade deficiente (Köppen, 1949). A temperatura média anual é em torno de 20°C. A estação úmida se concentra no período de verão, de outubro a fevereiro.

Figura 1. Parque Estadual do Juquery, Município de Franco da Rocha-SP. Imagem proveniente do Satélite GeoEye e processada no software de geoprocessamento ArcGis 10.1. Sistema de coordenadas SIRGAS 2000. Autor Wagner Américo Isidoro. A linha amarela indica a delimitação do Parque. As áreas mais verdes são as fisionomias florestais e as mais claras as fisionomias savânicas e campestres.

A precipitação anual tende a variar entre 1200 a 2000mm/ano. O solo, de acordo com Oliveira *et al.*, (1999) é caracterizado como Argissolo Vermelho-Amarelo.

6.2 Espécies Estudadas

As gramíneas invasoras presentes em maior quantidade no Parque do Juquery são *Urochloa brizantha* e *Melinis minutiflora*. As espécies nativas utilizadas neste estudo, foram selecionadas através de visitas ao Parque Estadual do Juquery selecionando-se as mais comumente encontradas nas áreas de campo sujo do Parque e que, ao mesmo tempo, ocorriam em meio a touceiras das gramíneas invasoras. As gramíneas nativas selecionadas foram *Tristachya leiostachya* Nees, *Imperata brasiliensis* Trin. N.V *Axonopus pressus* (Kunth.) Hitchc e *Axonopus siccus* (Nees) Kuhlman.

Tristachya leiostachya (Nees) Conert, é uma gramínea nativa dos cerrados brasileiros, encontrada normalmente em cerrados das regiões centro-oeste e sudeste e em campo secos e arenosos (Longhi-Wagner, 2001). Seu hábito é cespitoso ereto. É uma planta de tipo fotossintético C4. Sua fenologia reprodutiva vai de janeiro a maio e sua propagação é por sementes. As folhas são estreitas e longas, além de possuírem estômatos em sulcos (Alvarez *et al.*, 2005). Em períodos secos as folhas tendem a se enrolar (Lyshede, 1982) (figura 2).

Figura 2. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea nativa *Tristachya leiostachya*. O círculo em vermelho destaca as folhas desta espécie (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013).

O capim-sapé (*Imperata brasiliensis* Trin.) é uma planta perene de hábito cespitoso e rizomatoso, que ocorre com frequência em pastagens degradadas e em áreas cultivadas. Esta espécie tem ampla distribuição geográfica no Brasil, ocorrendo nas regiões sul, sudeste, nordeste e, em parte, no centro-oeste. Sua disseminação é facilitada pela presença de rizomas que contribuem para a reprodução da espécie (Carvalho *et al.*, 2000). Como as gramíneas anteriores, possui tipo fotossintético C4 e a altura da planta varia entre 50 a 80 centímetros (figura 3).

Figura 3. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea nativa *Imperata brasiliensis*. As setas em vermelho destacam as folhas desta espécie (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013)

Axonopus pressus (Kunth) ocorre, preferencialmente, em campos de solo seco e impermeável (Rocha & Secco, 2004). É uma gramínea perene rizomatosa (Rocha & Secco, 2004). Suas folhas são, finas e compridas variando de 10 a 30 centímetros de comprimento e entre 12 a 20 milímetros de largura, podendo chegar até 1 metro de altura. As folhas possuem a presença de tricomas. Seu tipo fotossintético segue a via C4. Sua reprodução é por sementes e sua fenologia reprodutiva ocorre entre Janeiro a Março. Estão distribuídas em áreas de cerrado nas regiões sul, sudeste, centro-oeste e norte do país (Rocha & Secco, 2004) (figura 4).

Figura 4. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea nativa *Axonopus pressus*. O círculo em vermelho destaca as folhas desta espécie (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013).

Axonopus siccus é uma gramínea de tipo fotossintético C4, perene, e que pode chegar até 1,5 metros. Suas folhas são extremamente finas e com poucos tricomas. Sua reprodução é através de sementes e sua fenologia reprodutiva ocorre entre Setembro a Novembro. Possui uma distribuição em áreas de campo limpo e campo sujo por todo o Brasil, principalmente nas regiões sul e sudeste do país (Rocha & Secco, 2004) (figura 5).

Figura 5. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea nativa *Axonopus siccus*. O círculo em vermelho destaca as folhas desta espécie (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013).

Urochloa brizantha, espécie invasora de alto risco de acordo com o banco de dados de espécies exóticas invasoras (Instituto Horus 2014), oriunda do continente Africano e comumente denominada capim-braquiária. Ela é bastante difundida nas regiões brasileiras e apresenta boa adaptação, principalmente nas áreas de cerrado, as quais se caracterizam pela relativa acidez e baixa fertilidade dos solos (Santos & Monteiro, 1999). É uma planta de hábito cespitoso decumbente e perene que possui tipo fotossintético C4. A altura média varia de 70 a 1,50 centímetros. As suas folhas têm comprimento em média de 20cm e 20mm de largura. Sua fenologia reprodutiva é de janeiro a abril e sua propagação é por sementes. Esta gramínea está distribuída em todo o país, mas possui maior concentração na região central do Brasil (figura 6).

Figura 6. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea invasora *Urochloa brizantha* (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013).

Melinis minutiflora (capim-gordura), é uma gramínea altamente difundida em regiões do cerrado assim como a *U. brizantha*. Ela é considerada uma espécie exótica invasora de médio risco segundo (Instituto Horus 2014), e também proveniente da África. É uma planta perene ereta, com metabolismo fotossintético do tipo C4 e reproduz-se tanto por sementes como vegetativamente. Sua altura média varia entre 50 a 80 centímetros. As folhas possuem comprimento que varia entre 10 a 15 centímetros e 10mm de largura. Sua fenologia reprodutiva ocorre de junho a agosto. Foi introduzida em muitos países tropicais como forrageira. Essa gramínea é sensível ao fogo e aparentemente está ajustada a solos oligotróficos (Martins *et al.*, 2004) (figura 7).

Figura 7. Vegetação de Campo Sujo no Parque Estadual do Juquery com a presença da gramínea invasora *Melinis minutiflora*. O círculo em vermelho destaca as folhas desta espécie (Foto: J.C. Delabio, 13 de Abril de 2013).

6.3 Coleta de Dados

Os indivíduos das espécies selecionadas foram estudados em condições de campo em locais onde estavam em consórcio. Cinco sítios (figura 8) localizados em manchas de Cerrado campo sujo foram identificados ao longo da estrada de terra usada para segurança e controle de incêndios. Cada um dos sítios possui uma altitude média de 870 metros e com uma distância mínima entre 300 metros e uma distância máxima de 1200 metros entre os pontos. Diante disso, em cada um dos cinco sítios havia populações das seis espécies anteriormente citadas. A fim de considerar as plantas estudadas que ocorrem em condições similares de

recursos disponíveis, a investigação foi concentrada em grupos de gramíneas invasoras e nativas nas áreas de borda.

Figura 8. Localização dos cinco sítios de estudo na área do Parque Estadual do Juquery, Município de Franco da Rocha, S.P. Imagem proveniente do Satélite GeoEye e processada no software de geoprocessamento ArcGis 10.1. Sistema de coordenadas SIRGAS 2000. Autor: Wagner Américo Isidoro.

Para avaliar possíveis variações de respostas fisiológicas em resposta às flutuações sazonais, o procedimento incluiu medições quinzenais, quando possível, sendo às vezes por medições mensais. As medições dos dados das trocas gasosas de CO_2 , água e análise de fluorescência ocorreram ao longo de um ano e onze meses (novembro de 2011 a setembro de

2013), totalizando 39 dias de coletas por tomada de dados pontuais entre 8:00 e 12:00 horas. A escolha do período da manhã foi necessária para a observação da atividade máxima das plantas em resposta ao meio ambiente.

As trocas gasosas foliares foram avaliadas com o auxílio do sistema portátil de análises de trocas gasosas por infravermelho (IRGA), modelo 6400 Q da marca LI-COR. As trocas gasosas foliares permitiram estimar valores de assimilação de carbono (A , $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), taxa de transpiração (E , mol.m^{-2}) e eficiência do uso da água (EUA , A/E ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1} / \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)).

A escolha de cada folha foi padronizada de acordo com alguns critérios, como: totalmente expandida, iluminada, ausência de injúrias provenientes de herbivoria ou alteração de coloração. Além disso, para as gramíneas invasoras *U. brizantha* e *M. minutiflora*, foi estabelecido que as folhas analisadas estivessem, quando possível, no segundo nó. Entretanto, tal metodologia não pôde ser utilizada para gramíneas nativas devido à sua forma de crescimento em roseta. As folhas analisadas para cada dia de coleta foram, em média, de três a cinco folhas por espécie, sendo uma folha por indivíduo (touceira isolada). No caso de *A. siccus*, foi necessário inserir várias folhas simultaneamente na câmara foliar para que fossem tomadas medidas satisfatórias de trocas gasosas.

As folhas escolhidas para tomada de dados foram acopladas na sua região central em uma câmara foliar (6400-05) e submetidas à irradiância padronizada de $1000\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a uma concentração de CO_2 atmosférico de $380\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Ambos os valores foram assumidos, *a priori*, com o intuito de padronizar os dados coletados. A temperatura da folha foi medida através de um termômetro foliar infravermelho (modelo HM-88A) e a largura da folha medida com uma régua milimetrada, valor este que era multiplicado pelo comprimento

da câmara foliar do IRGA para obtenção da área foliar total. Dessa forma, os únicos parâmetros distintos entre as folhas de cada indivíduo eram a temperatura da folha e a área foliar. Os dados obtidos após seis medidas por folhas representaram a fotossíntese líquida, condutância estomática e transpiração de cada folha (ou conjunto de algumas folhas no caso de *A.siccas*).

A capacidade de uso da luz foi investigada usando técnicas de análise de fluorescência da clorofila *a* para estimar as taxas de transferência de elétrons (ETR, $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (Demmig & Bjorkman, 1987). Essa análise foi realizada após cada medida de trocas gasosas, utilizando um fluorômetro modulado modelo “FluorPen” (Photon Systems Instruments, Brno, Republica Tcheca). A medida correspondeu ao ETR máximo estimado a partir da técnica de curva rápida de luz (RLC) (White & Critchley, 1999).

Ao mesmo tempo das análises de trocas gasosas e fluorescência, foram mensurados valores de umidade do solo nas camadas superficiais com o equipamento Intelligent Moisture Meter (MD 918, U.S.A) e medidas de microclima a cada 30 minutos. As variáveis microclimáticas foram coletadas sempre em locais abertos e próximos às medidas fisiológicas, a uma altura em torno de dois metros, sendo elas: Temperatura do ar ($^{\circ}\text{C}$ ar) e Umidade Relativa do Ar (U.R.) através de um psicrômetro aspirado (SP-G 5, Brasil); Velocidade do vento com o auxílio de um anemômetro de pás hemisféricas(Pacer DA 400, Alemanha) e de Irradiância (FFFA) com um quantômetro Li-Cor (Modelo Li-250,U.S.A).

Para cada folha, após as análises de trocas gasosas e de fluorescência, foram retirados três discos de $0,198\text{cm}^2$, sendo um da base, outro da região mediana e outro do ápice foliar. As três amostras foram mergulhadas em frascos do tipo eppendorf contendo 2ml de

Dimetilsulfóxido (DMSO), (Laboratórios Synth, São Paulo, Brasil) que foram previamente preparados no laboratório.

Em seguida aos procedimentos de medição de trocas gasosas e de fluorescência da clorofila eram retiradas 5 a 10 folhas da planta estudada, próximas a cada folha analisada de cada indivíduo, para as análises de conteúdo foliar de nitrogênio e fósforo. Para escolha dessas folhas foram utilizados os mesmos critérios visuais de seleção como folha totalmente expandida e exposta ao sol, ausência de injúrias físicas e alterações de coloração. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos contendo água deionizada para evitar a contração e morte das folhas e inseridas dentro de sacos de papel pardo identificados com o nome da espécie, data de coleta e local.

No laboratório, as amostras de discos foliares embebidos em DMSO foram armazenadas em uma sala escura por três dias, para extração dos pigmentos e estimativa da clorofila total (Cl_t), razão clorofila a/b (Cl_a/b) e carotenóides (Car), valores estes, obtidos através da leitura em um espectrofotômetro (Bel photonics 2000 UV, São Paulo, Brasil), segundo Wellburn (1994). O material destinado à análise de conteúdo foliar de nitrogênio e fósforo (5 a 10 folhas de cada indivíduo) foi desidratado em estufa (Fanem modelo 315 SE Brasil) à temperatura de $\pm 60^{\circ}\text{C}$ por 72 horas até peso constante.

As análises para o nitrogênio seguiram o Método Micro Kjeldahl (Baker & Thompson, 1992). As amostras foram trituradas e pesadas. Em seguida, as amostras foram submetidas à digestão em tubos de ensaio de 15cm com catalisador ($\text{Na}_2\text{SO}_4 + \text{CuSO}_4$). Adicionou-se 5ml de ácido sulfúrico a 97% em cada tubo, levados em seguida ao bloco aquecido para o processo de digestão. A temperatura do bloco foi elevada, então, à 50°C a cada 30 minutos até chegar a 300°C . Esta temperatura foi mantida até que a solução tomasse uma coloração verde

clara. Tendo surgido esta tonalidade, as amostras foram retiradas do aquecimento e deixadas esfriar. Após este processo, foi adicionado 10 ml de água destilada e foram levadas ao destilador de nitrogênio. Os resultados provenientes da análise foram utilizados para quantificar a quantidade de nitrogênio foliar por massa seca foliar (Nmg/g).

O material coletado para análise de fósforo seguiu o método do molibdato de acordo com Moore (1992). Após acondicionamento e secagem na estufa, as folhas foram pesadas, sendo retirada uma alíquota de 0,1g por amostra, que era em seguida triturada para análise. A amostra era colocada em tubos de ensaio contendo um volume padronizado de 7ml de ácido nítrico e levada ao bloco digestor Sarge (modelo 4.0 Brasil), a uma temperatura de 150°C por quatro horas, que era aumentada para 250°C até a evaporação completa do líquido presente em cada tubo de ensaio. As amostras foram ressuspensas a 15ml de água destilada e passaram por agitação manual. Todo o material contido em cada tubo de ensaio foi passado para um tubo do tipo Falcon de 15ml e centrifugado por 5 minutos a 330 rpm. Na etapa seguinte, o conteúdo residente nos tubos falcon foi transferido para balões volumétricos de 25ml, onde foi adicionada água deionizada até completar o volume de cada balão volumétrico. O material de cada balão volumétrico foi transferido para tubos de ensaios, onde foram inseridos 4ml de reagente composto contendo ácido sulfúrico 5N, molibdato de amônio e ácido ascórbico. As amostras foram agitadas manualmente e acondicionadas em sala escura por 30 minutos. Em seguida, tinham a absorbância no comprimento de onda de 880nm medida em um espectrofotômetro (Bel photonics 2000 UV, São Paulo, Brasil). A estimativa dos valores de conteúdo de fósforo era feita com base em uma curva padrão gerada pela substituição da amostra por soluções padronizadas de fosfato de sódio bibásico. O valor

estimado do conteúdo de fósforo foi representado por miligrama por grama de massa seca foliar.

7. Caracterização Sazonal

Devido à irregularidade no padrão estacional esperado, os dias em que ocorreram as tomadas de dados foram separados entre dois períodos distintos quanto à disponibilidade hídrica e temperatura do ar: período úmido e período seco. Para chegar a esta categorização, foram coletados os dados climáticos da estação mais próxima à região de Franco da Rocha o que correspondia à estação de Santana (Latitude 23°5'S- 46°61'W, e 792m de altitude) de Novembro de 2011 a Setembro de 2013. A categorização dos períodos úmido e seco foi baseada livremente na relação das variáveis de precipitação e temperatura sugerida por Gaussen & Bognouls (1953; apud Nimer, 1977). Entretanto, foi realizada uma adaptação uma vez que os autores utilizaram a metodologia para classificação de meses úmidos e secos, enquanto que, neste estudo, a escala utilizada foi diária. Sendo assim, foi realizado o somatório de quatro dias anteriores ao da coleta de campo, tanto de precipitação quanto de temperatura média. Dessa forma, os períodos úmidos foram representado pelos dias em que a precipitação era maior ou igual a duas vezes a temperatura média ($P \geq 2 \cdot T$) e os períodos secos quando a precipitação era menor ou igual a duas vezes a temperatura média ($P \leq 2 \cdot T$). Sendo assim, dos 39 dias amostrados, 21 dias foram considerados para as análises durante o período úmido e 18 dias amostrados considerados nas análises como períodos secos.

8. Análise de Dados

Para avaliar as premissas de normalidade e homocedasticidade das distribuições dos valores das variáveis na amostragem foi empregado o teste de Kolmogorov Smirnov e Levene (Zar, 1999). Por não atenderem as premissas de distribuição normal e homocedasticidade, os dados brutos de clorofila total (Cl_t), taxa de transporte de elétrons (ETR) e fósforo foliar por massa seca (P_{mg/g}) foram transformados utilizando-se o logaritmo neperiano dos valores. Para avaliar as amplitudes, dispersão e simetria dos dados foram feitas análises descritivas com a obtenção de médias, medianas, máximo, mínimo e desvio padrão.

Para análise simultânea das interações entre as variáveis e seus efeitos na ordenação das amostras foram realizadas análises de componentes principais (ACP). Esse procedimento foi empregado para explorar a variabilidade dos atributos fisiológicos entre os tipos de gramíneas (nativas e invasoras) e os efeitos associados com os períodos úmido e seco. A seleção dos eixos teve o intuito de verificar quais atributos explicariam melhor as respostas fisiológicas das gramíneas em grupos homogêneos como nativas e invasoras. Para execução da análise os dados foram inicialmente padronizados segundo técnica de escalarização completa (ranging) igualando a amplitude da escala das variáveis, (conforme Legendre & Legendre, 2012). Os padrões de segregação foram detectados submetendo os escores obtidos associados aos tipos de gramínea e período a análises de variância. Para detectar o padrão de ordenação que mostrasse respostas fisiológicas comuns nos grupos de gramíneas nativas e de invasoras nos períodos úmido e seco foram desconsiderados os eixos que mostravam padrões de segregação entre as espécies. As variáveis de condutância estomática (gs), clorofila total (Cl_t), eficiência no uso da água (EUA), eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e eficiência no

uso do fósforo (EUP), foram retiradas da análise devido à colinearidade com outras variáveis, o que corromperia o arranjo final da análise. Para verificar quais variáveis ambientais explicaram melhor a variabilidade de respostas dos processos fisiológicos foram feitas análises de correlação de Pearson entre os escores obtidos na ACP e os dados microclimáticos nos períodos úmido e seco.

A partir das análises exploratórias, os dados originais foram submetidos a análises de variância de dois fatores a fim de verificar possíveis diferenças entre os valores médios encontrados para os processos fisiológicos quanto ao tipo de gramínea (fator A) e o período do ano (fator B). Para todas as análises estatísticas foi considerado o alfa crítico de 0,05.

9. Resultados

9.1 Clima durante o período de estudo

Os 23 meses deste estudo compreenderam os dois últimos meses do ano de 2011, o ano inteiro de 2012 e de janeiro até setembro de 2013. O ano de 2012 e os nove meses de 2013 exibiram acumulado de chuvas respectivamente de 1623,24 mm e 1144,88mm. Os valores referentes ao ano de 2013 foram bem atípicos uma vez que, para a região, é esperado uma média anual de 1403mm (IAG/USP, 2012). No ano de 2011, a precipitação no mês de novembro foi mais baixo que o esperado para o período, (figura 9).

No ano de 2012, as maiores taxas de precipitação ocorreram entre Janeiro a Março e em Dezembro. Neste ano ocorreu uma seca entre Maio a Agosto, sendo que neste mês não houve ocorrência de chuvas (figura 9). O mesmo ocorreu em novembro, o que não era esperado. Em 2013, os níveis de precipitação principalmente nos primeiros meses do ano continuaram mais altos do que o esperado (IAG/USP, 2012) para São Paulo, mostrando os meses de Janeiro a Março como os mais úmidos e os de Maio a Setembro como os mais secos, sendo que no mês de Julho não houve incidência de chuvas. Dessa forma, pôde-se concluir que, os dois anos anteriores, principalmente o de 2012, foram úmidos.

Figura 9. Total mensal para pluviosidade (mm) e Temperaturas do ar (°C) máximas e mínimas para a região de São Paulo entre os anos de 2011, 2012 e 2013.

9.2 Gramíneas nativas

Durante o período úmido ($P \geq 2 \cdot T$), as folhas das gramíneas nativas ($N = 72$) apresentaram valor médio de conteúdo de carotenóides de $4,46 \pm 1,54 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ com máximo de $7,40 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e mínimo de $0,89 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. No período seco ($P \leq 2 \cdot T$) as folhas de gramíneas nativas ($N = 113$) mostraram valor médio de conteúdo de carotenóides de $4,14 \pm 2,38 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ com valor máximo de $12,18 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e mínimo de $0,27 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. O fator período para este processo fisiológico não foi significativo ($p = 0,36$) (figura 10).

Figura 10. Diagrama de caixas representando o conteúdo de carotenóides (Car) ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) das folhas das gramíneas nativas durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A razão clorofila a/b (Cla/b) durante o período úmido (N=76) apresentou valor médio de $2,28 \pm 0,79$ com o máximo de 4,14 e mínimo de 0,80. Durante o período seco (N=111) o valor médio para a razão clorofila a/b foi de $2,49 \pm 1,56$ com máximo de 8,88 e mínimo de 0,62. A tendência no aumento na razão clorofila a/b durante o período seco não foi significativa ($p=0,28$) (figura 11).

Figura 11. Diagrama de caixas representando a razão de clorofila a/b (Cla/b) nas folhas de gramíneas nativas durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

As gramíneas nativas no período úmido (N=79) apresentaram valor médio de clorofila total (Cl_t) maiores quando comparadas aos do período seco (N=113), $3,71 \pm 0,47 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $3,46 \pm 0,64 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ respectivamente. Os valores máximos e mínimos foram de $3,46 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $2,51 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ no período úmido e de $4,57 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $2,02 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ no período seco. Esta diferença foi significativa entre os dois períodos ($p=0,03$) (figura 12).

Figura 12. Diagrama de caixas representando clorofila total por área (Clt $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) transformada em logaritmo, nas folhas das gramíneas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo * significa $p \leq 0,05$.

As taxas assimilatórias médias de carbono (A) durante o período úmido (N=79) foram de $15,87 \pm 0,59 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ com máximo e mínimo de $33,55 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e $2,84 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. No período seco (N=112); entretanto, o valor médio caiu significativamente ($p=0,00$) para $11,57 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ com máximo e mínimo de $25,44 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e $1,51 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectivamente (figura 13).

Figura 13. Diagrama de caixas representando a assimilação de carbono ($A \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas folhas de gramináceas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$

A condutância estomática ao vapor d'água (gs) durante o período úmido ($N=73$) alcançou o valor médio de $0,11 \pm 0,08 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores de máximo e mínimo de $0,28 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,00 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente. Em relação ao período seco ($N=105$), ocorreu uma diminuição significativa destes valores ($p=0,02$), uma vez que o valor médio foi de $0,08 \pm 0,06 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com valores de máximo e mínimo de $0,25 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,01 \text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. (figura 14).

Figura 14. Diagrama de caixas representando a condutância estomática (gs) ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) das gramíneas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo * significa $p \leq 0,05$.

Em relação às taxas transpiratórias (E), as gramíneas nativas durante o período úmido ($N=79$) mostraram valor médio de $2,98 \pm 1,60 \text{ mol.m}^{-2}$, com valores máximo de $7,61 \text{ mol.m}^{-2}$ e mínimo de $0,08 \text{ mol.m}^{-2}$. Estes valores foram significativamente distintos dos encontrados durante o período seco ($N=111$) ($p=0,00$), sendo a média de $2,38 \pm 1,31 \text{ mol.m}^{-2}$ e $5,76 \text{ mol.m}^{-2}$ para o valor máximo e de $0,26 \text{ mol.m}^{-2}$ para o mínimo. (figura 15).

Figura 15. Diagrama de caixas representando as taxas transpiratórias (E) (mol.m^{-2}) das gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

A eficiência no uso da água (EUA) nas folhas analisadas durante o período úmido (N=76) mostrou valor médio de $5,82 \pm 2,67 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$ com valor máximo de $12,98 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$ e mínimo de $0,78 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$. Em contrapartida, no período seco (N=107), o valor médio na EUA encontrado foi de $4,56 \pm 2,12 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$ com valor máximo de $9,36 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$ e mínimo de $0,35 \text{ mmol.}\mu\text{mol}^{-1}$. Por esta queda no período seco houve diferença significativa entre os períodos para este processo fisiológico ($p=0,00$). (figura 16).

Figura 16. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso da água (EUA) mmol.mol^{-1} das gramíneas nativas durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

Os valores das taxas de transporte de elétrons (ETR) encontrados nas gramíneas nativas ($N=59$) durante o período úmido mostraram um valor médio de $1,47 \pm 0,21 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com um valor máximo de $1,71 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e mínimo de $0,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Em comparação ao período seco, estes valores foram significativamente diferentes ($p=0,00$) aos encontrados nas folhas do período de menor aporte hídrico ($N=101$). A média neste período foi de $1,33 \pm 0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com valor máximo de $1,90 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e mínimo de $0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. (figura 17).

Figura 17. Diagrama de caixas representando as taxas de transporte de elétrons (ETR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) transformadas em logaritmo, das gramíneas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

O conteúdo de nitrogênio por grama de massa seca foliar (Nmg/g) encontrado nas nativas no período úmido (N=60) mostrou uma média de $10,16 \pm 2,47 \text{mg/g}^{-1}$ com um valor máximo de $14,86 \text{mg/g}$ e mínimo de $5,69 \text{mg/g}$. Entretanto, tais valores tiveram uma queda significativa nas folhas analisadas no período seco (N=73) ($p=0,03$), sendo que a média encontrada foi de $9,07 \pm 2,81 \text{mg/g}^{-1}$, o valor máximo de $17,00 \text{mg/g}$ e o mínimo de $4,93 \text{mg/g}$. (figura 18).

Figura 18. Diagrama de caixas representando o conteúdo de nitrogênio por grama de massa seca foliar (mg/g) em folhas de gramíneas nativas durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo * significa $p \leq 0,05$.

O valor médio do conteúdo de fósforo foliar expresso pelo fósforo por massa seca foliar (Pmg/g) encontrado nas gramíneas nativas no período de maior aporte hídrico (N=60), foi de $1,64 \pm 0,32 \text{ mg/g}^{-1}$. O valor máximo foi de $2,45 \text{ mg/g}^{-1}$ e o mínimo de $0,98 \text{ mg/g}^{-1}$. Durante o período seco (N=71) apresentaram uma média no valor de $1,65 \pm 0,26 \text{ mg/g}^{-1}$, um valor máximo de $2,45 \text{ mg/g}^{-1}$ e um mínimo de $1,17 \text{ mg/g}^{-1}$. Devido ao pouco aumento no conteúdo deste nutriente no período seco, não houve diferença significativa entre os períodos ($p=0,79$) (figura 19).

Figura 19. Diagrama de caixas representando o conteúdo de fósforo foliar por grama de massa seca foliar (mg/g) transformado em logaritmo, em folhas de gramíneas nativas durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A eficiência no uso do nitrogênio (EUN) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) encontrada nas gramíneas nativas no período úmido ($n=57$) mostrou uma média de $1,42 \pm 0,55 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ com um valor máximo de $2,84 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e de um mínimo de $0,29 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$. Durante o período seco, ($n=81$) não apresentaram alterações significativas em seus valores ($p=0,16$). A média foi de $1,28 \pm 0,61 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, enquanto que o valor máximo foi de $2,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e o mínimo de $0,17 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ (figura 20).

Figura 20. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso do nitrogênio ($EUN_{\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}}$) em folhas de gramíneas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A eficiência no uso do fósforo ($EUP_{\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}}$) encontrada nas gramíneas nativas no período úmido ($N=60$) apresentou uma média de $8,80 \pm 2,94 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ com um valor máximo de $15,33 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e de um mínimo de $1,75 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$. No período seco ($N=71$), não foi encontrada variação significativa nos valores ($p=0,31$). A média foi de $8,23 \pm 3,07 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, o valor máximo encontrado foi de $15,13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e o mínimo de $0,79 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ (figura 21).

Figura 21. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso do fósforo ($EUP \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) transformada em logaritmo em folhas de gramíneas nativas entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A análise de componentes principais (ACP) realizada com as medidas de carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), assimilação de carbono (A), transpiração (E), taxa de transporte de elétrons (ETR), nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) no período úmido explicou 55,22% da variabilidade dos dados nos eixos um e dois, sendo que o eixo um explicou 34,41% desta variabilidade e o eixo dois 20,81%. A análise de variância aplicada aos escores obtidos por espécie resultou em uma segregação

significativa em ambos os eixos ($p \leq 0,001$). Os valores de Pmg/g, A, de E e ETR apresentaram uma forte relação com o eixo um. Em contrapartida, os valores de razão Cla/b e Pmg/g apresentaram uma forte relação positiva com o eixo 2 em contraste à A que apresentou forte relação com este eixo, porém, negativa (Tabela 1).

Tabela 1. Relação dos escores das variáveis Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Cla/b; A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Nmg/g e Pmg/g das gramíneas nativas com os eixos resultantes da análise de componentes principais (ACP) durante o período úmido, $p \leq 0,001$.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Atributos					
Car	0,28	-0,28	-0,53	-0,25	-0,20
Cla/b	0,04	0,69	0,16	0,16	0,10
A	0,36	-0,50	0,17	0,21	0,21
E	0,36	0,16	-0,37	0,45	0,55
ETR	0,34	-0,05	0,46	0,45	-0,53
Nmg/g	0,28	-0,08	0,50	-0,52	0,47
Pmg/g	0,41	0,36	-0,06	-0,47	-0,21

O gráfico da análise de componentes principais (ACP) entre o primeiro e segundo eixo no período úmido mostra que existe um comportamento distinto entre as espécies em relação ao período (figura 22).

Figura 22. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da Análise de componentes principais (eixo 1 x eixo 2) de gramíneas nativas para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Nmg/g e Pmg/g durante o período úmido (número 3). As letras S em azul, T em preto, I em roxo e P em vermelho representam respectivamente as espécies: *A. siccus*, *T. leiostachya*, *I. brasiliensis* e *A. pressus*.

No período úmido as unidades amostrais das espécies *T. leiostachya*, e *A. pressus* ficaram do lado negativo do eixo 1 ($p=0,00$), enquanto que *I. brasiliensis* e *A. siccus* ficaram do lado positivo (tabela 2).

Tabela 2. Estatística descritiva dos escores obtidos da análise de componentes principais das gramíneas nativas durante o período úmido. Md e Dpv significam respectivamente: Média e desvio padrão. As espécies são *Tristachya leiostachya* (*T. leiostachya*), *Imperata brasiliensis* (*I. brasiliensis*), *Axonopus siccus* (*A.siccus*) e *Axonopus pressus* (*A. pressus*), $p=0,00$.

Período	Espécie		Eixos				
			1	2	3	4	5
Úmido	<i>T. leiostachya</i>	Md	-0,71	-0,84	0,42	-0,32	-0,40
		Dpv	0,06	0,29	0,13	0,24	0,19
	<i>I. brasiliensis</i>	M.d	0,74	-0,19	0,78	0,50	0,65
		Dpv	0,06	0,04	0,15	0,28	0,52
	<i>A. siccus</i>	M.d	0,22	1,33	-0,67	0,04	0,92
		Dpv	0,02	0,43	0,09	0,01	0,01
	<i>A. pressus</i>	M.d	-0,25	-0,44	-0,57	0,67	0,73
		Dpv	0,02	0,05	0,02	0,15	0,23
		Md					
		Dpv					
		Md					
		Dpv					

Devido à importância de se categorizar o grupo de nativas, foi necessário avaliar os outros eixos, onde as espécies nativas realmente respondessem similarmente nos dois períodos. Dessa forma, no quarto eixo ($p=0,05$), que explicou 10,55% das variabilidades dos dados, foi encontrado um padrão que tipifica as gramíneas nativas quanto ao seu comportamento em relação ao período úmido (figura 23) no eixo 4, tendo como as variáveis mais importantes: ETR, E, A, Nmg/g e Pmg/g. No período úmido, foi possível observar as unidades amostrais das espécies no lado positivo deste eixo (figura 23 e tabela 3).

Figura 23. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais referentes aos componentes 1 e 4 referentes a gramíneas nativas para os processos fisiológicos $A \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; $E \mu\text{mol.m}^{-2}$; $ETR \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; Cla/b; Car $\mu\text{g cm}^{-2}$; Nmg/g e Pmg/g durante o período úmido número 3. As letras S em azul, T em preto, I em roxo e P em vermelho representam respectivamente as espécies: *A. siccus*, *T. leiostachya*, *I. brasiliensis* e *A. pressus*.

A análise de componentes principais (ACP) realizada para os processos fisiológicos carotenóides (Car), razão clorofila a/b (CLa/b), assimilação de carbono (A), transpiração (E), taxa de transporte de elétrons (ETR), nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) no período seco explicou 50,97% da variabilidade dos dados, sendo que o eixo um explicou 33,44% desta variabilidade e o eixo dois 17,53%. A análise de variância aplicada aos escores obtidos por espécie resultou em uma segregação significativa em ambos os eixos ($p \leq 0.001$). Os valores de A, E, Nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e Pmg/g apresentaram uma forte relação com o eixo um.. Em contrapartida, os valores de Car apresentaram uma forte relação positiva com o eixo 2 em contraste à forte relação negativa de A e ETR (Tabela 3).

Tabela 3. Relação dos escores dos atributos Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); CLa/b; A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Nmg/g e Pmg/g das gramíneas nativas resultantes da análise de componentes principais (ACP) durante o período seco, $p \leq 0.001$.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Atributos					
Car	0,12	0,38	0,59	-0,16	0,50
CLa/b	0,20	0,20	0,64	0,46	-0,52
A	0,43	-0,20	0,17	-0,02	0,33
E	0,46	-0,33	0,08	0,38	-0,25
ETR	0,20	-0,55	0,14	-0,45	0,41
Nmg/g	0,38	0,24	-0,50	0,47	-0,03
Pmg/g	0,38	0,27	-0,33	0,15	0,04

O gráfico da análise de componentes principais (ACP) entre o primeiro e segundo eixo no período seco mostra que existe um comportamento distinto entre as espécies em relação ao período (figura 24).

Figura 24. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 1 x eixo 2 de gramíneas nativas para os processos fisiológicos A($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Nmg/g e Pmg/g durante o período seco (número 1). As letras S em azul, T em preto, I em roxo e P em vermelho representam respectivamente as espécies: *A. siccus*, *T. leiostachya*, *I. brasiliensis* e *A. pressus*.

No período seco, da mesma forma que no período úmido, ocorreu uma separação significativa ($p \leq 0,01$) entre as espécies sendo possível observar as unidades amostrais de *I. brasiliensis*, *A. pressus* e *T. leiostachya* no lado positivo do eixo 1, enquanto que as unidades amostrais de *A. siccus*, ficaram do lado negativo do eixo 1 (tabela 4).

Tabela 4. Estatística descritiva dos escores obtidos da análise de componentes principais das gramíneas nativas durante o período seco. E.D. Md e Dpv significam respectivamente: Estatística descritiva, Média e desvio padrão. As espécies são *Tristachya leiostachya* (*T. leiostachya*), *Imperata brasiliensis* (*I. brasiliensis*), *Axonopus siccus* (*A. siccus*) e *Axonopus pressus* (*A. pressus*), $p \leq 0,01$.

Período	Espécie	E.D.	Eixos				
			1	2	3	4	5
Seco	<i>T. leiostachya</i>	Md	1,23	0,16	0,14	-0,63	-0,53
		Dpv	1,16	0,07	0,06	0,08	0,03
	<i>I. brasiliensis</i>	M.d	1,30	-0,18	0,17	0,38	-0,18
		Dpv	0,76	0,22	0,08	0,23	0,03
	<i>A. siccus</i>	M.d	-0,91	0,29	0,67	0,04	0,92
		Dpv	0,03	0,11	0,45	0,02	0,08
	<i>A. pressus</i>	M.d	0,82	-0,60	0,15	-0,71	-0,35
		Dpv	0,37	0,09	0,08	0,09	0,03

Novamente, para categorizar o grupo de nativas, foi necessário avaliar os outros eixos, onde as espécies nativas realmente respondessem similarmente nos dois períodos. Dessa forma, no terceiro eixo ($p=0,05$) que explicou 13,31% das variabilidades dos dados foi encontrado um padrão que tipifica as gramíneas nativas quanto seu comportamento em relação ao período seco (figura 25). As variáveis carotenóides (Car) e razão Cla/b foram os componentes mais importantes junto com nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g).

Figura 25. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 1 x eixo 3) de gramíneas nativas para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b ; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Nmg/g e Pmg/g durante o período seco (número 1). As letras S em azul, T em preto, I em roxo e P em vermelho representam respectivamente as espécies: *A. siccus*, *T. leiostachya*, *I. brasiliensis* e *A. pressus*.

As análises de correlação entre as variáveis microclimáticas e as variáveis fisiológicas indicaram correlações significativas em ambos os períodos (Tabela 5). No período úmido, as variáveis climáticas irradiância ou fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA) e temperatura do ar (T°C) foram as que, possivelmente, mais influenciaram positivamente os processos fisiológicos nas gramíneas nativas: razão clorofila a/b (Cla/b), clorofila total (Cl_t), Assimilação de carbono(A), transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA), nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g), taxa de transporte de elétrons (ETR) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) (Tabela 5). Em seguida, o vento esteve correlacionado positivamente com cinco processos fisiológicos: A, condutância estomática (gs), E, e negativamente com EUA e Nmg/g, (Tabela 5). A umidade do solo (U.S.) se correlacionou com carotenóides (Car), Cla/b, Cl_t, gs, ETR e Pmg/g. Por fim, a umidade relativa do ar (U.R.) esteve correlacionada negativamente com EUA. Conforme indicado na tabela, eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP) não apresentaram correlação com nenhum fator físico.

No período seco a variável climática temperatura do ar (T°C) foi a que apresentou mais influencia sobre os processos fisiológicos (Tabela 5). Ela se correlacionou positivamente com Cla/b, Cl_t, A, E, Nmg/g e ETR. A variável umidade do solo (U.S) se correlacionou positivamente com Car, Cla/b, Cl_t, gs, Nmg/g e ETR. A umidade relativa do ar (U.R.) se correlacionou positivamente com gs e Nmg/g. O (FFFA) se correlacionou com Cla/b, Cl_t, A, E e ETR. E, por fim, o vento se correlacionou positivamente com A, E, Nmg/g e negativamente com EUA. De acordo com a Tabela 5, Pmg/g, EUN e EUP não tiveram influência de nem um fator abiótico.

Tabela 5. Correlação de Pearson entre as variáveis biológicas e variáveis microclimáticas das gramíneas nativas durante o período úmido e seco. Os valores com um * e dois ** significam respectivamente: $\leq 0,05$ e $\leq 0,01$. A sigla ns significa não significativo. As variáveis biológicas são: carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), clorofila total (Cl_t), assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), Transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA), taxa de transporte de elétrons (ETR), conteúdo de nitrogênio foliar por massas seca (Nmg/g), conteúdo de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP).

		Variáveis biológicas											
		Car	Cla/b	Cl _t	A	gs	E	EUA	ETR	Nmg/g	Pmg/g	EUN	EUP
Origem	Variáveis												
Nativas	Microclimáticas												
Úmido	T°C ar	ns	0,40**	0,50**	0,29**	ns	0,41**	ns	0,28**	0,49**	0,28**	ns	ns
	U.R. ar	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,38**	ns	ns	ns	ns	ns
	U. S.	0,48**	ns	0,28*	ns	0,48*	ns	ns	0,40*	ns	0,31**	ns	ns
	FFFA	ns	0,31**	0,42**	0,28**	ns	0,34**	ns	0,29*	0,43**	0,56**	ns	ns
	V. vento	ns	ns	ns	0,31**	0,39**	0,37**	-0,44**	0,37**	ns	ns	ns	ns
Seco	T°C ar	ns	0,22**	0,22**	ns	ns	0,34**	-0,40**	0,26**	0,30**	ns	ns	ns
	U.R. ar	ns	ns	ns	ns	0,32*	ns	ns	ns	0,28**	ns	ns	ns
	U. S.	0,36**	0,28**	0,32**	ns	0,45**	ns	ns	0,45**	ns	ns	ns	ns
	FFFA	ns	0,28**	0,27**	0,35**	ns	0,23**	ns	0,21**	ns	ns	ns	ns
	V. vento	ns	ns	ns	0,52**	ns	0,41*	-0,44*	ns	0,22**	ns	ns	ns

9.3 Gramíneas invasoras

Durante o período úmido ($P \geq 2^*T$), as folhas das gramíneas invasoras ($N= 56$) apresentaram valor médio de conteúdo de carotenóides (Car) de $3,75 \pm 1,46 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ com máximo de $7,3746 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e mínimo de $0,1546 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. No período seco ($P \leq 2^*T$) as folhas de gramíneas invasoras ($N=88$) mostraram valor médio de conteúdo de carotenóides de $3,22 \pm 1,41 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$, com valor máximo de $6,50 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e mínimo de $0,13 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. O fator período para este processo fisiológico foi significativo ($p=0,03$), (figura 26).

Figura 26. Diagrama de caixas representando o conteúdo de carotenóides (Car $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$) das folhas das gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo * significa $p \leq 0,05$.

A razão clorofila a/b (Cla/b) das gramíneas analisadas durante o período úmido (N=60) apresentou valor médio de $1,98 \pm 0,60$ com o máximo de 3,49 e mínimo de 0,68. Durante o período seco (N=88) o valor médio para a razão clorofila a/b foi mais alto $2,25 \pm 1,29$ com máximo de 6,54 e mínimo de 0,07. A tendência no aumento no conteúdo de pigmentos fotossintetizantes durante o período seco não foi significativa ($p=0,13$), (figura 27).

Figura 27. Diagrama de caixas representando a razão de clorofila a/b (Cla/b) nas folhas de gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

Em relação à clorofila total (Cl_t), as gramíneas no período úmido (N=61) apresentaram valor médio maiores quando comparadas às folhas do período seco (N=88), $3,30 \pm 0,37 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $3,06 \pm 0,63 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ respectivamente. Os valores máximos e mínimos foram de $4,45 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $2,60 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ no período úmido e de $4,07 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $1,81 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ no período seco. Esta diferença foi significativa entre os dois períodos ($p=0,00$) (figura 28).

Figura 28. Diagrama de caixas representando o conteúdo de clorofila total (Cl_t $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$) transformado em logaritmo, nas folhas das gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

As taxas assimilatórias médias de carbono (A) durante o período úmido (N=63) foram de $15,38 \pm 6,54 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com máximo e mínimo de $27,70 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $2,24 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. No período seco (N=88); entretanto, o valor médio caiu significativamente ($p=0,00$) para $11,91 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com máximo e mínimo de $34,18 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $1,39 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ respectivamente (figura 29).

Figura 29. Diagrama de caixas representando a assimilação de carbono (A) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) nas folhas de gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo significa $p \leq 0,01$.

A condutância estomática (g_s) durante o período úmido ($N=59$) mostrou valor médio de $0,09 \pm 0,06 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores de máximo e mínimo de $0,32 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,01 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente. Em relação ao período seco ($N=88$), embora um pouco maiores, estes valores não tiveram relevância estatística ($p=0,09$), uma vez que os valores médios foram de $0,07 \pm 0,06 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com valores de máximo e mínimo de $0,27 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,01 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figura 30).

Figura 30. Diagrama de caixas representando a condutância estomática ($g_s \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) das gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

Em relação às taxas transpiratórias (E), as folhas das gramíneas invasoras durante o período úmido (N=63) mostraram valor médio de $1,87 \pm 1,09 \text{ mol.m}^{-2}$, com valores máximo de $4,67 \text{ mol.m}^{-2}$ e mínimo de $0,16 \text{ mol.m}^{-2}$. Estes valores não foram significativamente distintos aos encontrados durante o período seco (N=88) ($p=0,33$) $1,69 \pm 1,51 \text{ mol.m}^{-2}$ para os valores medianos; $6,46 \text{ mol.m}^{-2}$ para os valores de máximo e de $0,25 \text{ mol.m}^{-2}$ para os valores de mínimo (figura 31).

Figura 31. Diagrama de caixas representando as taxas transpiratórias (Emmol.m^{-2}) das gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A eficiência no uso da água (EUA) durante o período úmido (N=62) mostrou valor médio de $9,68 \pm 4,58 \text{ mmol.mol}^{-1}$ com valor máximo de $15,30 \text{ mmol.mol}^{-1}$ e mínimo de $1,45 \text{ mmol.mol}^{-1}$. Em contrapartida, no período seco, (N=88), o valor médio na EUA encontrado foi de $8,35 \pm 4,34 \text{ mmol.mol}^{-1}$ com valor máximo de $11,15 \text{ mmol.mol}^{-1}$ e mínimo de $0,54 \text{ mmol.mol}^{-1}$. Não houve diferença significativa entre os períodos para este processo fisiológico ($p=0,08$) (figura 32).

Figura 32. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso da água (EUA) (mmol.mol^{-1}) das gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

Os valores das taxas de transporte de elétrons (ETR) encontradas nas folhas das gramíneas invasoras (N=40) durante o período úmido mostraram um valor médio de

$1,23 \pm 0,25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com um valor máximo de $1,87 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e mínimo de $0,88 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Em comparação ao período seco (N=88), estes valores não foram significativamente diferentes ($p=0,47$). A média neste período foi de $1,30 \pm 0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com valor máximo de $1,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e mínimo de $0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (figura 33).

Figura 33. Diagrama de caixas representando as taxa de transporte de elétrons (ETR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) transformadas em logaritmo, das gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

O conteúdo de nitrogênio por massa seco foliar (Nmg/g) encontrado nas folhas das invasoras no período úmido (N=27) mostrou uma média de $20,24 \pm 2,69 \text{mg/g}$ com um valor máximo de $25,95 \text{mg/g}$ e mínimo de $15,35 \text{mg/g}$. Entretanto, tais valores tiveram uma queda

significativa nas folhas analisadas no período seco (N=41) ($p=0,00$), sendo que a média encontrada foi de $15,26 \pm 2,96 \text{ mg/g}$, o valor máximo de $21,65 \text{ mg/g}$ e o mínimo de $9,01 \text{ mg/g}$ (figura 34).

Figura 34. Diagrama de caixas representando o conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar (Nmg/g^{-1}) em folhas de gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo significa $p \leq 0,01$.

Em relação ao fósforo, foi encontrado um valor médio de $1,73 \pm 0,26$ no fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), nas folhas analisadas no período de maior aporte hídrico (N=30). O valor máximo foi de $1,87 \text{ mg/g}^{-1}$ e o mínimo de $0,88 \text{ mg/g}^{-1}$. As folhas analisadas durante o período seco (N=46) apresentaram uma média no valor de $1,75 \pm 0,44 \text{ mg/g}^{-1}$, um valor máximo de $1,82 \text{ mg/g}^{-1}$ e um mínimo de $1,14 \text{ mg/g}^{-1}$. Devido ao pouco aumento no

conteúdo deste nutriente no período seco, não houve diferença significativa entre os períodos ($p=0,68$) (figura 35).

Figura 35. Diagrama de caixas representando o conteúdo de fósforo por massa seca foliar (Pmg/g^{-1}) transformado em logaritmo, em folhas de gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A eficiência no uso do nitrogênio (EUN) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) encontrada nas folhas das invasoras no período úmido ($N=30$) mostrou uma média de $0,83 \pm 0,45 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ com um valor máximo de $1,74 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e de um mínimo de $0,14 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$. Durante o período seco, as folhas analisadas ($N=61$) não apresentaram alterações significativas em seus valores ($p=0,31$). A média foi de

$0,73 \pm 0,39 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, enquanto que o valor máximo foi de $1,82 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e o mínimo de $0,14 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ (figura 36).

Figura 36. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso do nitrogênio (EUN) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) em folhas de gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A eficiência no uso do fósforo (EUP) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) encontrada nas gramíneas invasoras no período úmido (N=30) apresentou uma média de $8,80 \pm 3,28 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ com um valor máximo de $15,33 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e de um mínimo de $1,75 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$. No período seco (N=54) não foi encontrada variação significativa nos valores ($p=0,21$). A média foi de $8,23 \pm 4,08 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, o valor máximo

encontrado foi de $16,43 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e o mínimo de $1,29 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ (figura 37).

Figura 37. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso do fósforo (EUP) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) transformada em logaritmo, em folhas de gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

A análise de componentes principais (ACP) realizada para os processos fisiológicos carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), assimilação de carbono (A), transpiração (E), de taxa de transporte de elétrons (ETR), nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) durante o período úmido explicou 47,50% da variabilidade dos dados nos eixos um ($p=0,00$) e dois ($p=0,00$), sendo que o eixo um

explicou 33,23% desta variabilidade e o eixo dois 14,27%. Os valores de *E*, *A* e de *Pmg/g* apresentaram uma forte relação positiva com o eixo um. Em contrapartida, os valores de *Cla/b*, *Car* e *ETR* apresentaram uma forte relação positiva com o eixo 2, enquanto que *Nmg/g* apresentou relação negativa, tabela 6.

Tabela 6. Relação dos escores dos atributos fisiológicos de *Car* ($\mu\text{g cm}^{-2}$); *Cla/b*; *A* ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); *E* (mol.m^{-2}); *ETR* ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); *Nmg/g* e *Pmg/g* das gramíneas invasoras, resultantes da análise de componentes principais (ACP) durante o período úmido, $p=0,00$.

	Eixo1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Atributos					
<i>Car</i>	-0,02	0,30	0,79	0,56	0,03
<i>Cla/b</i>	0,03	0,70	0,08	0,04	0,12
<i>A</i>	0,56	-0,05	-0,17	0,02	0,59
<i>E</i>	0,61	0,13	0,09	-0,08	0,15
<i>ETR</i>	-0,12	0,55	-0,33	0,54	-0,03
<i>Nmg/g</i>	0,12	-0,29	0,37	0,81	-0,03
<i>Pmg/g</i>	0,51	0,07	-0,06	-0,02	-0,79

O gráfico da análise de componentes principais (ACP) entre o primeiro e segundo eixo mostra que existe um comportamento distinto entre as espécies em relação ao período úmido (figura 38).

Figura 38. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 1 x eixo 2) de gramíneas invasoras para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Nmg/g e Pmg/g durante o período úmido (número 3) . As letras m em azul e b em vermelho representam respectivamente as espécies: *M. minutiflora* e *U. brizantha*.

No período úmido, ao se comparar os valores médios dos escores das unidades amostrais das espécies *U. brizantha* e *M. minutiflora*, pôde-se observar que ficaram em lados opostos no eixo 1 ($p=0,01$). No segundo eixo ($p=0,00$), pôde-se visualizar que as unidades amostrais de *U. brizantha* e de *M. minutiflora* também ficaram em lados opostos do eixo (figura 38 e Tabela 7).

Tabela 7. Estatística descritiva dos escores médios obtidos da análise de componentes principais das gramíneas invasoras durante o período úmido. As siglas Md e Dpv significam respectivamente: média e desvio padrão. As espécies são *Urochloa brizantha* (*U. brizantha*) e *Melinis minutiflora* (*M. minutiflora*), $p=0,00$.

Período	Espécie		Eixos				
			1	2	3	4	5
Úmido	<i>U. brizantha</i>	M.D.	-0,53	0,76	-0,35	0,06	-0,12
		Dpv	0,01	0,40	0,04	0,01	0,06
	<i>M. minutiflora</i>	M.D.	0,51	-0,04	-0,03	0,07	0,02
		Dpv	0,28	0,07	0,02	0,06	0,02

Assim como o ocorrido com gramíneas nativas, foi necessário categorizar o grupo de invasoras. Dessa forma, outros eixos foram avaliados com o objetivo de encontrar um padrão comportamental de gramíneas invasoras, isto é, *U. brizantha* e *M. minutiflora* não havendo segregação entre elas neste período. Assim, no quarto eixo ($p=0,04$) que explicou 12,54% da variabilidade dos dados, foi encontrado um padrão mais evidente, que tipifica as gramíneas invasoras e seu comportamento em relação ao período, (figura 39). Os componentes mais importantes do quarto eixo foram: nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g), e carotenóides (Car). No período úmido, pôde-se observar também que as unidades amostrais de ambas as espécies ficaram no lado positivo do quarto eixo (figura 39 e Tabela 7).

Figura 39. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 4 x eixo 5) de gramíneas invasoras para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$), Nmg/g e Pmg/g durante o período úmido (número 3). As letras b em vermelho e m em azul representam respectivamente as espécies: *U. brizantha* e *M. minutiflora*.

A análise de componentes principais (ACP) realizada para os atributos: concentração de carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), assimilação de carbono (A), transpiração (E), taxa de transporte de elétrons (ETR), nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) no período seco explicou 66,30% da variabilidade dos dados nos eixos um ($p=0,00$) e dois ($p=0,00$), sendo que o eixo um explicou 47,23% desta variabilidade e o eixo dois 19,07%. Os valores de *Nmg/g*, *E*, de *Cla/b* e *Pmg/g* apresentaram uma forte relação positiva com o eixo, mas *ETR*, apresentou relação negativa ao eixo. Em contrapartida, os valores de *A* apresentaram uma forte relação positiva com o eixo 2, enquanto que *Nmg/g*, apresentou relação negativa neste mesmo eixo, tabela 8.

Tabela 8. Relação dos escores dos atributos Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$); Cla/b ; A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Nmg/g e Pmg/g das gramíneas invasoras obtidos a partir da análise de componentes principais (ACP) durante o período seco, $p=0,00$.

Atributos	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4	Eixo 5
Car	0,28	0,13	0,79	-0,26	-0,33
Cla/b	0,41	0,24	0,08	0,60	0,27
A	0,14	0,72	-0,32	-0,35	-0,29
E	0,45	0,29	-0,22	0,03	0,25
ETR	-0,37	0,36	0,33	-0,24	0,73
Nmg/g	0,48	-0,21	0,18	-0,01	0,13
Pmg/g	0,38	0,37	0,22	0,61	-0,31

O gráfico da análise de componentes principais (ACP) entre o primeiro e segundo eixo no período seco mostra que existe um comportamento distinto entre as espécies em relação ao período (figura 40).

Figura 40. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 4 x eixo 5) de gramíneas invasoras para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$), Nmg/g e Pmg/g, durante o período seco (número 1). As letras b em vermelho e m em azul representam respectivamente as espécies: *U. brizantha* e *M. minutiflora*.

No período seco, ao se comparar os escores médios das unidades amostrais das espécies *U. brizantha* e *M. minutiflora*, pôde-se observar que ficaram em lados opostos no eixo 1 ($p=0,01$). No segundo eixo ($p=0,00$) pôde-se visualizar que as unidades amostrais de *U. brizantha* e de *M. minutiflora* também ficaram em lados opostos do eixo (figura 40 e Tabela 9).

Tabela 9. Estatística descritiva dos escores obtidos da análise de componentes principais das gramíneas invasoras durante o período seco. E.D. Md e Dpv significam respectivamente: Estatística descritiva, Media e desvio padrão. As espécies são *Urochloa brizantha* (*U. brizantha*) e *Melinis minutiflora* (*M. minutiflora*), $p \leq 0,01$.

Período	Espécie	E.D.	Eixos				
			1	2	3	4	5
Úmido	<i>U. brizantha</i>	M.D.	-1,59	0,22	0,05	0,01	0,00
		Dpv	0,01	0,11	0,08	0,03	0,05
	<i>M. minutiflora</i>	M.D.	1,71	-0,16	0,05	0,01	0,02
		Dpv	0,04	0,11	0,04	0,06	0,01

Novamente, para categorizar o grupo de gramíneas invasoras, foi necessário avaliar os outros eixos onde as espécies invasoras realmente respondessem similarmente no período seco. Dessa forma, no terceiro ($p=0,05$) que explicou 13,31% das variabilidades dos dados foi encontrado um padrão que tipifica as gramíneas invasoras quanto ao seu comportamento em relação ao período seco (figura 41). Os componentes positivos mais importantes foram carotenóides (Car), taxa de transporte de elétrons (ETR) e fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), enquanto que os componentes negativos mais importantes foram assimilação de carbono (A) e transpiração (E).

Figura 41. Diagrama de interpolação dos escores obtidos através da análise de componentes principais (eixo 4 x eixo 5) de gramíneas invasoras para os processos fisiológicos A ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$); E (mol.m^{-2}); ETR ($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$); Cla/b; Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$), Nmg/g e Pmg/g, durante o período seco (número 1). As letras b em vermelho e m em azul representam respectivamente as espécies: *U. brizantha* e *M. minutiflora*.

As análises de correlação entre as variáveis microclimáticas e as variáveis fisiológicas indicaram algumas correlações significativas em ambos os períodos (Tabela 10). No período úmido, a variável fluxo de fótons fotossinteticamente ativos/ irradiância (FFFA) foi a que, nas gramíneas invasoras apresentou, possivelmente, a maior influência, sendo correlacionada positivamente com as variáveis: carotenóides (*Car*), razão clorofila a/b (*Cla/b*), clorofila total (*Cl*t), Assimilação de carbono (*A*), condutância estomática (*gs*), transpiração (*E*), e nitrogênio foliar por massa seca (*Nmg/g*), (Tabela 10). Em seguida, a temperatura do ar ($T^{\circ}\text{C}$ ar) foi correlacionada positivamente com as variáveis *Car*, *A*, *gs*, *E* e *Nmg/g*. A umidade relativa do ar (U.R.) esteve correlacionada positivamente com *E*, e com a eficiência no uso da água (*EUA*). Outro fator abiótico, o vento, se correlacionou positivamente somente com *EUA*. Por fim, a umidade do solo (U.S) se correlacionou positivamente com *Cla/b*, *Cl*t, *A* e *Nmg/g*. Conforme indicado na Tabela 10, fósforo foliar por massa seca (*Pmg/g*), eficiência no uso do nitrogênio (*EUN*) e eficiência no uso do fósforo (*EUP*) não apresentaram correlação com nem um fator físico.

No período seco a variável climática temperatura do ar ($T^{\circ}\text{C}$ ar) e a radiação visível (FFFA) foram as que apresentaram mais correlação com os processos fisiológicos (Tabela 10). A $T^{\circ}\text{C}$ se correlacionou positivamente com *Car*, *Cl*t, *A*, *gs*, *E*, *EUA* e *Nmg/g*. O FFFA se correlacionou positivamente com *Car*, *Cla/b*, *Cl*t, *A*, *gs*, *E*. A U.R. se correlacionou positivamente com *ETR* e *Nmg/g*. A variável U.S. se correlacionou com *Cla/b*, *Cl*t, *ETR* e *Nmg/g*. E, por fim, o fator V.vento não se correlacionou com nenhuma variável biológica. Como visto na Tabela 10, os processos fisiológicos *Pmg/g*, *EUN*, e *EUP* não tiveram influência de nenhum fator abiótico.

Tabela 10. Correlação de Pearson entre as variáveis biológicas e variáveis microclimáticas das gramíneas invasoras durante o período úmido e o período seco. Os valores com um * e dois ** significam respectivamente: $\leq 0,05$ e $\leq 0,01$. A sigla ns significa não significativo. As variáveis biológicas são: carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), clorofila total (Cl_t), assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), Transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA), taxa de transporte de elétrons (ETR), conteúdo de nitrogênio foliar por massas seca (Nmg/g), conteúdo de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP).

Origem	Variáveis	Variáveis biológicas											
		Car	Cla/b	Cl _t	A	gs	E	EUA	ETR	Nmg/g	Pmg/g	EUN	EUP
Invasora	Microclimáticas												
Úmido	T°C ar	0,42*	ns	ns	0,50**	0,47**	0,39**	ns	ns	0,25*	ns	ns	ns
	U.R. ar	ns	ns	ns	ns	ns	0,35**	0,43**	ns	ns	ns	ns	ns
	U. S.	ns	0,43**	0,31*	0,33**	ns	ns	ns	ns	0,30	ns	ns	ns
	FFFA	0,51*	0,31*	0,47**	0,36**	0,51**	0,51*	ns	ns	0,56*	ns	ns	ns
	V. vento	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,39**	ns	ns	ns	ns	ns
Seco	T°C ar	0,38**	ns	0,22**	0,37*	0,27*	0,34**	0,40**	-0,28*	0,25**	ns	ns	ns
	U.R. ar	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,44**	0,28*	ns	ns	ns
	U. S.	ns	0,28**	0,27**	ns	ns	ns	ns	0,35**	0,51**	ns	ns	ns
	FFFA	0,52*	0,21**	0,34*	0,44*	0,41*	0,23**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	V. vento	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

9.4 Gramíneas nativas versus gramíneas invasoras

Durante o período úmido ($P \geq 2^*T$), as folhas das gramíneas nativas ($N=72$) apresentaram um valor médio de carotenóides (*Car*) de $4,46 \pm 1,54 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ representando 16% a menos em comparação com o valor médio de *Car* das folhas das gramíneas invasoras $5,20 \pm 1,41 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ ($N=56$) sendo estatisticamente distinto ($p=0,00$). No período seco ($P \leq 2^*T$) ocorreu novamente uma diferença significativa de 13% a menos em folhas de gramíneas nativas ($N=113$) quando comparadas às gramíneas invasoras ($N=88$) ($p=0,00$). Os valores médios para gramíneas nativas e invasoras foram: $4,14 \pm 2,38 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e $4,69 \pm 1,34 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$, respectivamente. Houve significância estatística para o fator origem ($p=0,04$). No entanto a interação entre os fatores período e origem não foi significativa ($p=0,61$) (figura 42).

Figura 42. Diagrama de caixas comparando o conteúdo de carotenóides (Car) ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) de gramíneas nativas e invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

Em relação à razão clorofila a/b (Cla/b), as gramíneas nativas no período úmido (N=76) mostraram um valor médio de $2,28 \pm 0,79 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ que, quando comparado ao valor médio das gramíneas invasoras, neste período (N=60) $1,98 \pm 0,60 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, não foi estatisticamente significativo ($p=0,07$). Durante o período seco, as gramíneas nativas (N=11) mostraram valor médio de $2,49 \pm 1,56 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, enquanto que gramíneas invasoras

(N=88) apresentaram valor uma média de $2,25 \pm 1,29 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$, diferença esta não significativa ($p=0,07$). Igualmente, o fator origem não mostrou relevância estatística ($p=0,08$) assim como a interação entre período e origem ($p=0,82$) (figura 43).

Figura 43. Diagrama de caixas comparando a razão de clorofila a/b (Cl a/b) nas folhas de gramíneas nativas e gramíneas invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

As gramíneas nativas no período úmido (N=79) exibiram uma de clorofila por área foliar (Cl_f) 22% do que gramíneas invasoras (N=61) ($p=0,00$). O valor médio para as nativas foi de $3,71 \pm 0,47 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ e para as invasoras de $3,30 \pm 0,37 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. O mesmo

ocorrendo no período seco ($p=0,00$), quando gramíneas nativas ($N=113$) apresentaram 13% a mais na síntese de clorofila $3,46 \pm 0,64 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ quando comparadas as invasoras ($N=88$) $3,06 \pm 0,63 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$. O fator origem ($p=0,00$) também foi significativo para a separação dos dois grupos. Entretanto, não houve interação entre estes fatores ($p=0,94$) (figura 44).

Figura 44. Diagrama de caixas comparando o conteúdo de clorofila total por área (Clt $\mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$) transformado em logaritmo, nas folhas das gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

A taxa assimilatória média (A) nas gramíneas nativas no período úmido (N=79) foi de $15,87 \pm 5,95 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, próxima daquela encontrada nas gramíneas invasoras $15,38 \pm 6,54 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (N=63). Apesar de uma possível tendência de maior capacidade assimilatoria nas gramíneas nativas neste período, não houve diferença significativa ($p=0,64$). No período seco, ocorreu a mesma tendência quando gramíneas nativas (N=112) apresentaram valor médio de $11,91 \pm 5,91 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ao mesmo tempo que gramíneas invasoras (n=88) exibiram valor médio de $11,57 \pm 7,25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Mesmo as gramíneas nativas apresentando uma tendência de assimilar mais no período seco do que às gramíneas invasoras, não foi encontrada relevância estatística nesta diferença ($p=0,71$). O fator origem ($p=0,10$), assim como a interação entre os fatores ($p=0,15$), não separaram os dois grupos quanto à assimilação de carbono em ambos os períodos, (figura 45).

Figura 45. Diagrama de caixas comparando a assimilação de carbono (A) ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) nas folhas de gramíneas nativas e gramíneas invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

Os valores de condutância estomática (gs) durante o período úmido nas gramíneas nativas (N=73) foram 22% maiores $0,11\pm0,08\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ aos encontrados em gramíneas invasoras (N=59) $0,09\pm0,06\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($p=0,01$). No período seco, a mesma proporção se manteve, sendo que as nativas (N=105) expressaram valor médio de $0,09\pm0,06\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, que comparado à mediana das invasoras (N=88) $0,07\pm0,06\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ também foi significativo ($p=0,01$). O fator origem foi significativo para a separação dos grupos

($p=0,02$). No entanto, não houve interação significativa entre período e origem ($p=0,53$), (figura 46).

Figura 46. Diagrama de caixas comparando a condutância estomática (g_s) ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) das gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. Os símbolos * e ** significam respectivamente $p \leq 0,05$ e $p \leq 0,01$.

Durante o período úmido, as taxas transpiratórias médias das gramíneas nativas ($n=79$) foram de $2,98 \pm 1,60 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$, e das gramíneas invasoras ($N=63$) foram de $1,87 \pm 1,09 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ o que conduziu a uma diferença significativa ($p=0,00$) com um percentual de 60% maior nas nativas. As gramíneas nativas no período seco ($N=111$)

exibiram uma média no valor de $2,38 \pm 1,31 \text{ mol.m}^{-2}$, significativamente mais alta ($p=0,00$) à encontrada em gramíneas invasoras ($N=88$) $1,69 \pm 1,51 \text{ mol.m}^{-2}$. Neste período, a diferença no percentual transpiratório entre nativas e invasoras foi 40% maior nas nativas. O fator origem foi significativo para separar os dois grupos quanto as suas taxas transpiratórias ($p=0,00$). No entanto a interação entre eles não foi significativa ($p=0,15$) (figura 47).

Figura 47. Diagrama de caixas comparando as taxas transpiratórias (Emmol.m^{-2}) das gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

A eficiência no uso da água (EUA) em gramíneas nativas no período úmido (N=76) foi significativamente mais baixa ($p=0,00$) $5,97\pm2,82\text{mmol.mol}^{-1}$ quando comparada à das gramíneas invasoras (N=62) $9,68\pm4,58\text{mmol.mol}^{-1}$, representando uma diferença de 60% a menos em gramíneas nativas. No período seco, gramíneas nativas exibiram a mesma tendência de menores valores na EUA (N=107) $5,48\pm2,94\text{mmol.mol}^{-1}$ em comparação às gramíneas invasoras (N=88) $8,35\pm4,34\text{mmol.mol}^{-1}$ que novamente foi significativa ($p=0,00$) mantendo-se também a mesma diferença percentual ocorrida no período anterior. O fator origem foi significativo ($p=0,00$) para a separação dos grupos quanto a este processo fisiológico. Mas não houve interação entre os fatores ($p=0,30$) (figura 48).

Figura 48. Diagrama de caixas representando a eficiência no uso da água (EUA) (mmol.mol^{-1}) das gramíneas nativas e invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

Os valores das taxas de transporte de elétrons (ETR) encontrados nas folhas das gramíneas nativas ($N=59$) durante o período úmido mostraram um valor médio de $1,47 \pm 0,21 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ que não foi significativamente distinto do encontrado em gramíneas invasoras ($N=40$) $1,34 \pm 0,25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ($p=0,10$). A mesma tendência foi encontrada no período seco, não havendo diferença estatística ($p=0,45$) entre gramíneas nativas ($N=101$) $1,33 \pm 0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e invasoras ($N=88$) $1,30 \pm 0,30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. O fator origem não foi

significativo para a separação dos grupos quanto a (ETR) ($p=0,10$), assim como não houve interação entre os fatores ($p=0,16$) (figura 49).

Figura 49. Diagrama de caixas comparando as taxa de transporte de elétrons (ETR) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) transformadas em logaritmo, das gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

O conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar (Nmg/g) encontrado nas folhas das nativas no período úmido (N=60) mostrou uma média de $10,16 \pm 2,47 \text{ mg/g}^{-1}$, que foi significativamente menor ($p=0,00$) à encontrada nas gramíneas invasoras no período úmido (N=27) $20,24 \pm 2,69 \text{ mg/g}^{-1}$. O que caracterizou uma diferença de 100% a favor das gramíneas invasoras. O mesmo padrão foi mostrado no período seco, uma vez que as gramíneas nativas (N=73) exibiram valores significativamente menores ($p=0,00$) de conteúdo de Nmg/g em comparação às gramíneas invasoras (N=61): $8,87 \pm 2,81 \text{ mg/g}^{-1}$ e $15,26 \pm 2,96 \text{ mg/g}^{-1}$, respectivamente. Representando uma diferença de 85% maior em gramíneas invasoras. O fator origem foi significativo para separação dos grupos ($p=0,00$) assim como a interação entre os fatores ($p=0,00$) (figura 50).

Figura 50. Diagrama de caixas comparando o conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar (Nmg/g^{-1}) de gramíneas nativas e invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

O fósforo por massa seca foliar (Pmg/g) nas gramíneas nativas durante o período de maior aporte hídrico ($N=60$), foi de $1,64 \pm 0,32 \text{mg/g}^{-1}$. As gramíneas invasoras ($N=30$) expressaram uma média de $1,73 \text{mg/g}^{-1}$. Apesar de as gramíneas invasoras apresentarem uma tendência de maiores concentrações foliares deste nutriente, a diferença com às nativas não foi significativa ($p=0,18$). No período seco ocorreu o mesmo padrão de ausência de significância estatística ($p=0,20$), sendo que a média encontrada nas nativas ($N=71$) foi de $1,65 \pm 0,26 \text{mg/g}^{-1}$ e nas invasoras ($N=56$) de $1,75 \pm 0,44 \text{mg/g}^{-1}$. O fator origem também não foi

significativo ($p=0,22$), assim como não ocorreu interação entre os fatores ($p=0,90$) (figura 51).

Figura 51. Diagrama de caixas comparando o conteúdo de fósforo por massa seca foliar (Pmg.g^{-1}) transformado em logaritmo em gramíneas nativas e invasoras durante os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados

Os valores de eficiência no uso do nitrogênio (EUN) ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{Nmg.g}^{-1}$) encontrados nas gramíneas nativas no período úmido ($N=57$) mostraram uma média de $1,42 \pm 0,55 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ que foi 70% maior ($p=0,00$) do que a encontrada nas gramíneas invasoras neste período ($n=30$) $0,83 \pm 0,45 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$. O mesmo

ocorrendo no período seco, quando as nativas (N=81) mostraram uma média 70% maior ($p=0,00$) em relação às invasoras (N=61), $1,28 \pm 0,61 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$ e $0,73 \pm 0,39 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, respectivamente. O fator origem foi significativo para a distinção dos dois grupos quanto a EUN ($p=0,00$). Todavia, não houve interação entre os fatores ($p=0,74$) (figura 52).

Figura 52. Diagrama de caixas comparando a eficiência no uso do nitrogênio (EUN $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) em gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados. O símbolo ** significa $p \leq 0,01$.

O valor médio de eficiência no uso do fósforo (EUP $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$) encontrado nas gramíneas nativas no período úmido (N=60) foi de $8,80 \pm 2,94 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}/\text{mg.g}^{-1}$, não

foi estatisticamente distinto ($p=0,10$) das invasoras neste mesmo período ($N=30$) $8,51 \pm 0,67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. As gramíneas nativas no período seco ($N=71$) exibiram valor médio de $8,23 \pm 3,07 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Valor este, maior do que o encontrado nas invasoras no mesmo período $7,43 \pm 4,08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$. No entanto, esta diferença não foi significativa ($p=0,10$). O fator origem ($p=0,98$) não foi significativo assim como a interação entre os fatores ($p=0,58$) para distinguir os dois grupos (figura 53).

Figura 53. Diagrama de caixas comparando a eficiência no uso do fósforo ($\text{EUP} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} / \text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) transformada em logaritmo em gramíneas nativas e invasoras entre os períodos úmido e seco. As linhas centrais das caixas representam a mediana da distribuição e o intervalo entre a barra inferior e superior das linhas representa 95% dos dados.

10. Discussão

Os dois grupos de gramíneas apresentam algumas características que sugerem ser heterogêneos em suas respostas fisiológicas frente às flutuações sazonais apresentando tendências próprias em nativas e invasoras que permitem uma separação dos atributos analisados principalmente quanto ao investimento em fotoproteção, assim como diferenças no controle da condutância estomática e na concentração de nitrogênio foliar (Tabela 11). Ao mesmo tempo, existem tendências comuns entre os dois grupos, principalmente quanto à dificuldade de ajuste cromático frente à alteração do espectro de radiação, como também na semelhança dos valores assimilatórios, nas taxas de transporte de elétrons e na captação e eficiência no uso do fósforo entre os períodos úmido e seco (Tabela 11).

Tabela 11. Valores médios com seus respectivos desvios padrões dos atributos investigados em gramíneas nativas e invasoras nos períodos úmido e seco. As variáveis são: carotenóides (Car), razão clorofila a/b (Cla/b), clorofila total (Cl_t), assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), Transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA), taxa de transporte de elétrons (ETR), conteúdo de nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g), conteúdo de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e eficiência no uso do fósforo (EUP).

Gramíneas	Nativas		Invasoras	
Período	Úmido	Seco	Úmido	Seco
Variáveis				
Car	4,46±1,54	4,14±2,38	3,75±1,46	3,22±1,41
Cla/b	2,28±0,79	2,49±1,56	1,98±0,60	2,25±1,29
Cl _t	3,71±0,47	3,46±0,64	3,30±0,37	3,06±0,63
A	15,87±0,59	11,57±0,81	15,38±6,54	11,91±5,28
gs	0,11±0,08	0,08±0,06	0,09±0,06	0,07±0,06
E	2,98±1,60	2,38±1,31	1,87±1,09	1,69±1,51
EUA	5,82±2,67	4,56±2,12	9,68±4,58	8,35±4,34
ETR	1,47±0,21	1,33±0,30	1,23±0,25	1,30±0,30
Nmg/g	10,16±2,47	9,07±2,81	20,24±2,69	15,26±2,96
Pmg/g	1,64±0,32	1,65±0,26	1,73±0,26	1,75±0,44
EUN	1,42±0,55	1,28±0,61	0,83±0,45	0,73±0,39
EUP	8,80±2,94	8,23±3,07	8,80±3,28	8,23±4,08

10.1 Gramíneas nativas

Os resultados encontrados no conteúdo de pigmentos fotossintéticos das gramíneas nativas entre os períodos úmido ($P \geq 2 \cdot T$) e seco ($P \leq 2 \cdot T$), em relação aos carotenoides (Car) não são condizentes aos encontrados por (Carvalho *et al.*, 2007) que, analisando espécies nativas de Cerrado, verificaram maiores valores de carotenoides (Car) no período de maior irradiância. No entanto, condizentes em relação ao conteúdo de clorofila total (Cl_t), que decresceu no período mais sombreado. E distintos quanto à razão clorofila a/b (Cl_{a/b}) que caiu no período mais seco e de menor irradiância. Os autores atribuíram isso a uma maior capacidade de uso da luz no período de maior irradiância, assim como uma capacidade de ajuste dos pigmentos fotossintéticos frente às alterações da radiação, e aos efeitos decorrentes da seca na diminuição da síntese de pigmentos totais, principalmente através de evidências de danos foliares caracterizados por clorose. As gramíneas nativas também apresentaram maior quantidade de clorofila no período úmido como uma evidência de melhor uso da luz, ao mesmo tempo em que maior investimento em fotoproteção. No entanto, diferentemente de (Carvalho *et al.*, 2007), não foi encontrado ajuste cromático em gramíneas nativas no período seco.

Os atributos associados às trocas gasosas de gramíneas nativas, isto é, assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e eficiência no uso da água (EUA), além das taxas de transporte de elétrons (ETR), apresentaram quedas significativas no período seco. Considerando a hipótese de uma estratégia mais voltada para a sobrevivência quando comparadas às invasoras, era esperada neste período uma maior eficiência no uso da luz e da água por este grupo. Este padrão difere do encontrado por Williams & Black, (1994), que ao investigarem a gramínea nativa

Heteropogon contortus var. *hirtus* Pers. no Havaí, verificaram maiores taxas assimilatórias no período seco. No entanto, coincide com o encontrado em plantas lenhosas C3 por Ripley *et al.*, (2007) que, trabalhando com árvores nativas em uma casa de vegetação, encontram queda nas taxas assimilatórias e de eficiência no uso da água sob tratamento de suspensão de rega. Assim como Flexas *et al.*, (1999) que, avaliando as respostas fisiológicas de quatro videiras nativas entre os períodos úmido e seco, verificaram também o mesmo padrão. A queda nas taxas assimilatórias (A), de acordo com os autores, foi em decorrência do fechamento estomático como resposta primária ao estresse hídrico (Sharkey, 1990). A diminuição encontrada nas taxas de transporte de elétrons (ETR) e no conteúdo de nitrogênio no período seco condizem com o encontrado por Kato *et al.*, (2003), ao avaliarem indivíduos de *Chenopodium album* L. sob tratamentos de irradiância e adubagem nitrogenada. Eles argumentam que a queda do ETR foi em decorrência da diminuição da temperatura e a diminuição no conteúdo de nitrogênio foliar pela menor disponibilidade hídrica. Huxman *et al.*, (2004), ao analisarem a gramínea nativa *Heteropogon contortus* *hirtus* Pers. em um trabalho experimental, encontraram maiores taxas de trocas gasosas (gs e A) antes da irrigação do que posteriormente, indicando uma resposta eficiente frente a momentos de seca. Este resultado também era esperado nas gramíneas nativas do Cerrado, no entanto, estas apresentaram certa sensibilidade a flutuação dos níveis de irradiância, menores em períodos secos, além, claro, de menos água disponível, representada através da diminuição da condutância e transpiração.

A queda significativa no conteúdo de nitrogênio por massa seca foliar (Nmg/g) nas nativas durante o período seco não corrobora a hipótese de menor sensibilidade aos efeitos da seca sobre a capacidade de captar este recurso neste período. Possivelmente, esta redução tenha ocorrido devido à realocação deste nutriente para folhas mais jovens ou para

o sistema radicular como uma resposta ao estresse hídrico (Oliveras *et al.*, 2013). Por sua vez, não ocorreu diminuição no conteúdo de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g), na eficiência no uso do nitrogênio (EUN) e na eficiência no uso do fósforo (EUP) que se mantiveram sem alterações significativas. Carvalho *et al.*, (2007), ao verificarem os efeitos da sazonalidade sobre a concentração foliar de nitrogênio e fósforo em espécies nativas de Cerrado encontraram os maiores valores nas folhas do período úmido, o que, segundo os autores, é uma resposta comum em plantas heliófilas, como as gramíneas que, normalmente realocam o nutriente para o sistema radicular nos períodos secos, e maximizam a eficiência no uso da luz em períodos úmidos. Hadway *et al.*, (2002), por outro lado, ao estudar três arbustos nativos no Havaí, encontraram maior conteúdo de nitrogênio foliar em período mais sombreado e seco. Eles sugerem que tal atributo possa estar associado ao aumento no conteúdo de pigmentos fotossintetizantes, visto que este nutriente é necessário à síntese de clorofilas a e b, além de aumentar a eficiência no uso da água, porquanto, maximizaria as taxas de carboxilação, diminuindo a necessidade de transpirar para aumentar as taxas de influxo de carbono.

As análises de componentes principais (ACP) dos valores obtidos de gramíneas nativas durante o período úmido permitiram detectar uma segregação significativa entre as espécies quando consideramos os eixos que refletem as maiores fontes de variação (eixo 1 34,41% e eixo 2 20,81%). A heterogeneidade entre as gramíneas nativas só aparece suprimida no 4º eixo resultante da ACP que corresponde a 10,55% das variações. O padrão comum às gramíneas nativas no período úmido corresponde a uma relação positiva entre assimilação (A), transpiração (E) e das taxas de transporte de elétrons (ETR). A afinidade entre o conteúdo de Nmg/g e de Pmg/g visível no gradiente do 4º componente sugere que a captação, principalmente de nitrogênio, estaria condicionada ao fluxo transpiracional

(Epstein, 1999; Furlani, 2004), sendo o nitrogênio potencialmente utilizado nos sistemas de fotoproteção (Björkman & Demmig-Adams, 1995), dada a relação positiva com o conteúdo de carotenóides. Esse padrão também permite inferir que o uso da luz em gramíneas nativas pode conduzir a duas estratégias básicas: em folhas com baixo conteúdo de elementos importantes, como o fósforo e o nitrogênio, a redução no risco de fotoinibição depende de uma regulação mais livre do fluxo transpiratório, o que ajuda a suprimir os efeitos do aumento de temperatura e prejuízo aos fotossistemas (já limitados pelo pouco aporte de nitrogênio e fósforo). Por outro lado, um maior conteúdo desses elementos permitiria a exposição à luz em condições restritivas em presença de outras vias fotoprotetoras (Demmig-Adams & Adams, 1992).

No período seco a ACP dos valores obtidos das gramíneas nativas permitiu identificar uma heterogeneidade similar à encontrada no período úmido entre as espécies ao avaliar os eixos mais importantes quanto à fonte de variação (eixo 1 33,44%, eixo 2 17,53%). O padrão comum entre gramíneas nativas foi identificado no 3º eixo (13,31%), sugerindo o mesmo padrão de relação entre assimilação de carbono (A), transpiração (E) e das taxas de transporte de elétron e ETR , assim como com os nutrientes minerais Nmg/g , Pmg/g . Isso indica que as folhas que mais transpiram e assimilam são, provavelmente, as que mais possuem nutrientes minerais. No entanto, as folhas mais iluminadas são as que necessitam de maior fotoproteção devido à relação encontrada entre razão Cl/b e carotenóides (Car).

Ao relacionar os dados fisiológicos às variáveis ambientais, pôde-se verificar que os dados de pigmentos acessórios, os carotenóides, apresentam uma forte relação com a U.S. em ambos os períodos, o que fortalece a hipótese de que a luz, mesmo se mais intensa, não

apresentaria uma pressão ambiental quanto a fotodanos. A ausência de mudança desta variável entre o período úmido e seco poderia indicar uma ampla faixa de tolerância à luz e que as secas periódicas que ocorrem no campo sujo (Assad, 1994) possam não ser um agravante a estas plantas quanto aos efeitos danosos da luz. Além de permitir supor que tal resposta poderia ser uma característica geneticamente fixada, isto é, independente das variações do meio e da correlação que apresentou com a U.S.. A razão Cl_a/b e de clorofila total (Cl_t), nos dois períodos, pelo contrário, aparentam ser também influenciadas por $T^\circ C$ ar e FFFA junto com a U.S.. Relações essas poderiam explicar a queda no conteúdo de Cl_t no período mais restritivo de água e de menores irradiâncias e temperaturas do ar mais baixas devido à redução na síntese bioquímica celular. As variáveis fisiológicas relacionadas ao aparato estomático se correlacionaram positiva e linearmente com V. vento, $T^\circ C$ ar, U.S. e U.R em ambos os períodos, assim como ETR com FFFA, $T^\circ C$ ar e U.S.. Estas relações poderiam indicar uma dependência maior das respostas estomáticas em relação à água, enquanto que as taxas de transporte de elétrons podem, realmente, sofrer influência das flutuações de irradiância e temperatura (Demmig-Adams & Adams, 1992), através das relações proporcionais e positivas apresentadas com estas variáveis ambientais em ambos os períodos. O conteúdo de nutrientes minerais, Nmg/g e Pmg/g , associados com a $T^\circ C$ ar, FFFA e V. vento fortalecem a relação com a captação de água no solo através das taxas transpiratórias.

10.2 Gramíneas invasoras

Os resultados de pigmentos fotossintéticos de Car e Cl_t em gramíneas invasoras caíram significativamente do período úmido ($P \geq 2^\circ T$) para os momentos mais secos ($P \leq 2^\circ T$) e quando os níveis de temperatura do ar e luz eram menores. Bungard & Morton

(1999), ao analisarem o conteúdo de pigmentos fotossintéticos da invasora *Clematis vitalba* L. na Nova Zelândia e Feng (2008), ao verificar os efeitos das variações climáticas na invasora *Eupatorium adenophorum* Spreng. em uma floresta secundária no sudoeste da China, também encontraram queda no conteúdo de carotenoides (Car) e de clorofila total (Clt) em plantas invasoras em momentos mais secos e quando os níveis de temperatura do ar e luz eram menores. Eles atribuíram o observado a possível realocação de nitrogênio através do catabolismo das clorofilas. No entanto, também verificaram queda na razão *Cla/b* assim como Maule *et al.*, (1995), quando estudaram a invasora *Tradescantia fluminensis* (Vell.). Todos eles atribuíram estes resultados a uma eficiência de aclimação (Feng, 2008; Moule *et al.*, 1995), frente à mudança espectral da radiação (Gurevitch *et al.*, 2009), através da captação de radiação difusa (Gurevitch *et al.*, 2009). Esta característica, entretanto, não foi observada nas gramíneas exóticas no período seco. Dessa forma, é possível que a falta deste ajuste modulativo possa realmente refletir em respostas menos eficientes às flutuações sazonais. Com isso, o acúmulo de biomassa e o crescimento nos períodos secos seriam possivelmente reduzidos.

Ao avaliar as trocas gasosas de gramíneas invasoras quanto a assimilação de carbono (A), condutância estomática (gs), transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA) e nas taxas e transporte de elétrons (ETR), apenas a A mostrou queda no período seco, enquanto que as outras variáveis se mantiveram constantes. Era esperado, contudo, queda nos valores de EUA. Os resultados de trocas gasosas de gramíneas invasoras são condizentes aos encontrados por Williams & Black (1994) que, ao avaliarem a invasora *Pennisetum setaceum* (Foorsk) Chiov., verificaram queda nas taxas assimilatórias nesta espécie sobre restrição hídrica. No entanto, também encontraram diminuição das outras variáveis referentes às trocas gasosas, como resposta ao estresse hídrico. Baruch &

Fernandez (1993) também encontraram queda significativa da assimilação e dos outros componentes estomáticos na invasora *H. rufa* no período seco. Eles argumentam que a sensibilidade desta espécie à seca e a alta capacidade de captar recursos em momentos de maior disponibilidade são características de organismos oportunistas. No entanto, as gramíneas invasoras de campo sujo não apresentaram um comportamento voltado propriamente ao oportunismo em momentos de maior disponibilidade de recursos, mas sim, à conservação da água independentemente do período.

O suprimento de nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) como esperado, caiu significativamente no período seco, mas a eficiência no uso do nitrogênio (EUN), os valores de fósforo foliar por massa seca (Pmg/g) e a eficiência no uso deste (EUP), contrariamente ao esperado, mantiveram-se sem alterações. A queda no conteúdo de nutrientes foliares no período seco não é sustentada pelo estudo de Castro *et al.*, (1999) que avaliando o efeito da luminosidade e de adubação em *U. brizantha* e *M. minutiflora*, encontraram maiores concentrações de nitrogênio foliar em plantas sombreadas e com maior restrição hídrica. O mesmo padrão foi reportado por Soares *et al.*, (2009) ao analisar indivíduos de *U. brizantha* em área de sub-bosque. Tais autores sugeriram que estas espécies, mesmo em períodos mais secos e sombreados, apresentam tanto a necessidade de requerer altas doses de nutrientes quanto uma eficaz capacidade em captá-los. No entanto, quanto ao nitrogênio, esta eficiência de captura em gramíneas invasoras não foi observada no período seco.

Os resultados obtidos a partir da análise de componentes principais de gramíneas invasoras no período úmido permitiram identificar, assim como nas gramíneas nativas, uma heterogeneidade entre as espécies ao considerar os eixos que apresentam a maior fonte de variação (eixo 1 47,23% e eixo 2 19,07%). No entanto, o eixo que permite identificar um

padrão geral nas respostas de gramíneas invasoras no período úmido (eixo 4 12,54%) permite sugerir pouca influência da transpiração (E) na assimilação (A) neste eixo, o que sugere um ajuste estomático mais eficiente através de uma maximização na captação de carbono. Contudo, a associação dos componentes mais importantes deste eixo, o eixo 4: conteúdo de nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g), taxa de transporte de elétrons (ETR) e carotenóides (Car) permite inferir um comportamento sensível à luz através de um investimento em fotoproteção (Shangguan *et al.*, 2000; Fernandes *et al.*, 2002).

No período seco, no entanto, através da ACP foi possível identificar uma heterogeneidade similar à encontrada no período úmido entre as espécies ao avaliar os eixos mais importantes quanto à fonte de variação (eixo 1 33,23% e eixo 2 14,27%). O padrão comum entre gramíneas invasoras foi identificado no 3º eixo (13,31%) sugerindo um padrão de relação um pouco mais estreita entre assimilação (A) e transpiração (E) como esperado em períodos secos. Entretanto, parece que a fotoproteção foi mantida, visto que os componentes mais importantes continuaram sendo *Nmg/g*, *ETR* e *Car*.

A associação das variáveis biológicas com os fatores ambientais mostrou certa influência da T°C ar e FFFA sobre as folhas deste grupo. Os pigmentos acessórios, os carotenóides, exibiram uma relação linear e positiva com estas variáveis abióticas, o que sustentaria as evidências descritas pela ACP, onde se verificou uma evidente sensibilidade à luz e, conseqüentemente, um conspícuo investimento em rotas fotoprotetoras. A razão *Cl_a/b* e de conteúdo de clorofila total (Cl_t) associadas com U.S. e FFFA no período úmido e seco sugere uma certa influência da luz e da água sobre a síntese bioquímica de pigmentos cloroplastídicos (Larcher 2003), assim como visto nas gramíneas nativas. As trocas gasosas apresentaram maiores correlações com T°C ar e FFFA nos dois períodos, indicando uma maior dependência da luz, diferentemente das gramíneas nativas que,

mostraram maior relação com a água. As taxas de ETR, similarmente ao encontrado em gramíneas nativas, pareceu responder a T°C ar no período úmido Björkman e Demmig-Adams, (1995) e da U.S. no período seco. Nitrogênio e fósforo no período úmido apresentaram associação com U.S. e FFFA, mas diferentemente das nativas, não apresentaram resposta significativa com o vento. Isso pode indicar que as trocas gasosas é um meio pelo qual captam recursos minerais, através do fluxo transpiracional, e que o vento possa não ser um fator a influenciar suas taxas transpiratórias (Bergamashi 1992).

Vale ressaltar que a existência de correlação entre variáveis biológicas de gramíneas nativas e invasoras com as variáveis físicas não necessariamente evidencie uma relação de causa-efeito. Contudo, tais correlações poderiam, sim, sustentar os padrões observados.

10.3 Gramíneas nativas X Gramíneas invasoras

Ao comparar os dois grupos de gramíneas quanto ao conteúdo de carotenoides (Car) (figura 42), entre os períodos úmido ($P \geq 2 \cdot T$) e seco ($P \leq 2 \cdot T$), ficou evidente a maior síntese de pigmentos acessórios pelas gramíneas invasoras em ambos os períodos. Isso poderia indicar sensibilidade e estratégias fisiológicas distintas entre elas. A ausência de variação de carotenoides (Car) em nativas, mesmo aparentando uma correlação com água disponível no solo (U.S) permite dizer que as flutuações sazonais e até mesmo diárias na intensidade luminosa na produção de danos fotooxidativos não representam um problema central em suas respostas fisiológicas. O que seria esperado em plantas de áreas expostas (Demmig-Adams & Adams, 1992; 1996; Carvalho *et al.*, 2007), podendo, de fato, ser uma resposta peculiar deste grupo.

Em gramíneas invasoras, por outro lado, a associação da variável *Car* com as variáveis taxa de transporte de elétrons (ETR) e conteúdo foliar de nitrogênio por massa

seca (Nmg/g) e a queda do pigmento fotoprotetor no período seco parece indicar uma estratégia de sobrevivência frente aos problemas do excedente luminoso no aparato fotossintético (Shangguan *et al.*, 2000; Fernandes *et al.*, 2002 e Kato *et al.*, 2003) via dissipação termal de energia pelo ciclo das xantofilas (Demmig-Adams & Adams, 1992).

Algumas plantas apresentam associação do nitrogênio em vias fotoprotetoras do aparato fotossintético através do ciclo da xantofila (Fernandes *et al.*, 2002; Skillman & Osmond, 1998). E, de acordo com seu grau de ajuste com o meio, tendem a lidar com o excedente de energia através dos carotenóides pelo ciclo da xantofila e pelo transporte de elétrons. Ambos são interdependentes uma vez que os carotenóides absorvem o excedente de luz deletério à planta e dissipam em forma de calor através da cadeia transportadora de elétrons (Demmig-Adams & Adams 1996).

Este fato é possivelmente corroborado pela correlação linear com as variáveis ambientais FFFA e T°C ar (Tabela 10). Este padrão de resposta indicaria que, no período úmido, a maior intensidade luminosa e maior temperatura do ar seriam as condições que poderiam facilitar a saturação da maquinaria fotossintética (Asada & Takahashi, 1987). Uma associação entre carotenoides (Car), taxa de transporte de elétrons (ETR) e conteúdo de nitrogênio foliar por massa seca (Nmg/g) observada nas gramíneas invasoras já havia sido relatada por outros autores em outras espécies (Ramalho *et al.*, 2000; kato *et al.*, 2003). Eles encontraram maiores taxas de ETR em plantas com maior quantidade de nitrogênio foliar. Estas, por sinal, apresentaram maiores taxas fotoprotetoras via carotenóides através da extinção não fotoquímica (Demmig-Adams & Adams, 1996).

As diferenças entre nativas e invasoras quanto ao investimento em vias fotoprotetoras poderiam estar relacionadas ao possível investimento de gramíneas nativas ao alocar o nitrogênio e fósforo em biomassa e, conseqüentemente, obter maior área

transpiratória. Como visualizado nas análises de componentes principais (ACP) aplicadas aos dados obtidos de gramíneas nativas nos dois períodos, foi possível perceber que, estes nutrientes, possivelmente ao serem captados via fluxo transpiratório (Epstein, 1999; Furlani, 2004), aparentemente, seriam utilizados na síntese de tecidos e, provavelmente, nos processos de captação de carbono (Baruch, 1984; Baruch *et al.*, 1985). Dessa forma, seria coerente associar a linearidade entre o investimento em biomassa foliar e as taxas transpiratórias. Consequentemente, nativas se resfriariam mais, o que diminuiria os efeitos deletérios do calor no interior das células foliares (Adams *et al.*, 1990). O contrário ocorreria com gramíneas invasoras que, transpirando menos, necessitariam investir mais em vias não fotoquímicas para dissipar o calor excedente e manter as atividades no aparato fotossintético íntegras (Asada & Takahashi, 1987; Björkman, 1987).

As diferenças encontradas entre gramíneas nativas e invasoras quanto ao investimento em fotoproteção poderia estar relacionada às distintas arquiteturas foliares que elas apresentam (Evans & Pooter, 2001; Rossato *et al.*, 2010). Pardi *et al.*, (2011 dados não publicados) ao analisarem a arquitetura de copa das mesmas gramíneas nativas e invasoras deste atual trabalho no Parque Estadual do Juquery verificaram que gramíneas nativas apresentam folhas com maior inclinação à incidência luminosa. Sendo assim, essas folhas tenderiam a ser mais paralelas (erectófilas) à irradiância (figura 55). Enquanto gramíneas invasoras exibiriam folhas tanto erectófilas quanto perpendiculares à luz (planófilas) apresentando assim, menor inclinação à irradiância (figura 54). Dessa forma, a exposição à radiação direta sobre gramíneas nativas seria menor (Rossato *et al.*, 2010) em comparação com as invasoras, e assim, menor a necessidade de investimento em vias não fotoquímicas.

Figura 55. Diagrama de interpolação dos escores obtidos da Análise de Componentes Principais (PCA) incluindo espécies Nativas e Invasoras. IN. Inclinação Foliar; AFE. Área Foliar Específica; CMS. Conteúdo de Massa Seca; CA. Clorofila a; CB. Clorofila b; Ca/Cb. Razão Clorofila a/b. As siglas N e I significam respectivamente: nativas e invasoras (adaptado de Pardi *et al.*, 2011, dados não publicados).

A semelhança encontrada nos dois grupos quanto à ausência de variação na razão *Cla/b* e queda no conteúdo de clorofila total (Clt) no período seco e suas correlações positivas com a água (U.S e U.R) observadas na análise de correlação, sugerem uma ausência de aclimação de ambos os grupos quanto ao ajuste cromático da razão *Cla/b* (Larcher, 2000). É possível que, sujeitas à restrição hídrica (Sanchez *et al.*, 1982), a síntese bioquímica dos pigmentos fotossintéticos (clorofila a e b) tenha sido comprometida (Larcher 2000; Golding & Johnson 2003), assim como pela menor acessibilidade ao nitrogênio no solo em períodos secos (Embrapa Cerrados, 2007). Os dados obtidos apontariam para uma variação em uma escala de tempo menor, dada a correlação com as variáveis ambientais umidade relativa do ar e umidade do solo. Assim, as variações no conteúdo de clorofila poderiam variar de acordo com as flutuações diárias do ambiente e não necessariamente entre os períodos do ano.

De uma forma geral, gramíneas nativas apresentariam um ajuste mais eficiente no acoplamento com o ambiente luminoso sob alta exposição, o que, na ausência de outros fatores limitantes (Burton 1955), as permitiria utilizar a luz em condições típicas de um campo sujo, além de um possível limite de tolerância mais amplo em relação a fotodanos do que o apresentado por gramíneas invasoras. Possivelmente, esta característica poderia conferir a elas uma vantagem ecológica importante em ambientes expostos e bem iluminados. Gramíneas invasoras, no entanto, investem mais recursos em fotoproteção, o que indicaria um limite superior de tolerância à luz mais estreito, principalmente na existência de outros fatores limitantes (Burton 1955), permitindo inferir nichos de uso da luz distintos. No entanto, estas afirmações são levantadas com cautela, porquanto os padrões que tipificam nativas e invasoras tanto no período úmido quanto no seco encontrados através dos valores obtidos das ACP não possuem tanta robustez . Sendo

assim, é possível que tais respostas possam estar mais relacionadas a uma ou outra espécie e não exatamente a esta ou aquela origem.

Ao confrontar os resultados assimilatórios de carbono entre gramíneas nativas e invasoras, foi verificada uma eficiência na captura de carbono equiparável entre nativas e invasoras, assim como nas taxas de ETR; no entanto, condutância estomática (gs) e transpiração (E) foram menores nas invasoras, conduzindo a maior eficiência no uso da água (EUA) nas gramíneas invasoras nos dois períodos. Baruch & Goldstein (1999), ao compararem nativas e invasoras também encontraram o mesmo padrão. No entanto, Baruch *et al.*, (1985) e Zinnert *et al.*, (2013), encontraram maiores valores de *A* e de *EUA* em invasoras em períodos mais favoráveis. Segundo eles, é característico de espécies oportunistas. Todavia, este padrão não foi encontrado nas gramíneas invasoras do Cerrado, ao contrário, independente do período, estas gramíneas apresentaram um comportamento mais voltado à conservação dos recursos, principalmente quanto à água.

Knapp & Smith (2001), ao compararem as respostas fisiológicas da gramínea nativa *Andropogon gerardii* (Vitman.) e da invasora *Lespedeza cuneata* (Dum. Cors.) em um período mais úmido do que normal, encontraram taxas assimilatorias mais baixas nas invasoras. Segundo estes autores, os resultados indicaram ausência de vantagem competitiva em organismos normalmente oportunistas. De modo similar, neste estudo não foi encontrada uma esperada vantagem por parte de gramíneas invasoras em assimilar carbono, visto que, em ambos os períodos, gramíneas invasoras não exibiram taxas assimilatórias de carbono significativamente distintas das nativas. No entanto, Baruch *et al.*, (1985) e Zinnert *et al.*, (2013), encontraram maiores taxas assimilatórias, de *ETR* e de *EUA* em espécies invasoras em momentos de maior disponibilidade de recursos. De acordo com estes autores, tais resultados corroboraram a hipótese de maior eficiência das invasoras

em captar recursos quando estes estão mais disponíveis. As gramíneas invasoras de campo sujo também apresentaram maiores valores de *EUA*, não somente no período úmido, mas também no seco. Desta forma, diferentemente do comentado por estes autores, esta característica ocorreu, não em decorrência de um comportamento oportunista, mas sim, por uma resposta voltada à conservação da água.

Em relação ao conteúdo foliar de nitrogênio e fósforo, os maiores valores de nitrogênio encontrados em gramíneas invasoras também foram encontrados por Baruch & Goldstein (1999). Entretanto, eles também encontraram maiores concentrações de fósforo e não encontraram diferenças entre nativas e invasoras quanto à eficiência no uso destes recursos. Tais autores relatam a alta exigência nutricional de invasoras devido à menor eficiência em utilizá-los (Chapin, 1991). Silva & Haridasan (2007), ao compararem a concentração de nutrientes foliares entre indivíduos de *M. minutiflora* com gramíneas nativas do Cerrado, também encontraram maiores teores de nitrogênio na invasora, ao mesmo tempo em que a concentração de fósforo foi similar entre elas.

As taxas assimilatórias equivalentes entre nativas e invasoras não corroboram a premissa de que plantas invasoras essencialmente são mais oportunistas quanto à captação de recursos como citado por Baruch *et al.*, (1985), D'Antonio & Vitousek, (1992) e Zinnert *et al.*, (2013). Ao mesmo tempo, indicam ausência de vantagem competitiva quanto ao uso do carbono (Smith & Knapp, 2001). Uma possível explicação para o encontrado seria o maior investimento de nativas nas vias fotoquímicas demonstrado pela associação entre taxas de transporte de elétrons (ETR) e assimilação de carbono em ambos os períodos através das análises de componentes principais, além da alocação de nitrogênio e fósforo, especialmente quanto ao fósforo que apresentou quantidade e eficiência similares entre nativas e invasoras. Contribuíram também as maiores taxas evaporativas em gramíneas

nativas devido a diferenças na regulação da condutância estomática (figura 46), aumentando, com isso, o influxo de carbono além, claro, de maior eficiência no uso do nitrogênio. Invasoras, por outro lado, mesmo estando mais expostas à radiação, não conseguem maior eficiência devido aos gastos energéticos voltados à fotoproteção e menores conteúdos de clorofila total nos dois períodos. Sendo assim, em relação à assimilação de carbono entre gramíneas nativas e invasoras, pode-se sugerir que este resultado seria um atributo importante para a permanência em consórcio de ambos os grupos em áreas de campo sujo.

As distintas influências das variáveis ambientais sobre o aparato estomático de nativas e invasoras estariam associadas ao padrão de concentração de nitrogênio foliar. O aparato estomático de nativas parece sofrer maior influência da água e do vento (Tabela 5) nos dois períodos, embora tenham apresentado correlações com T°C e FFFA, enquanto que, gramíneas invasoras parecem ser mais influenciadas por T°C ar e FFFA (Tabela 10). Devido às folhas das nativas, de um modo geral, serem mais finas, elas seriam mais suscetíveis à ação do vento sobre a camada limítrofe (Larcher, 2000; Gurevitch *et al.*, 2009), o que alteraria o equilíbrio dinâmico entre folha e atmosfera, aumentando as taxas transpiratórias (Ometto & Caramori, 1981) o que diminuiria a eficiência no uso da água (Larcher, 2000) sendo esta, no Cerrado, um recurso limitante (Arens, 1958), porém, maior influxo de carbono quando a água está mais acessível (Larcher, 2000). Por sua vez, gramíneas invasoras por apresentarem folhas mais largas, são, presumivelmente, menos sensíveis ao efeito do vento sobre a camada de ar circundante (Larcher, 2000; Gurevitch *et al.*, 2009), o que pode conduzir a menores taxas transpiratórias (Ometto & Caramori, 1981) e maior eficiência no uso da água (Larcher, 2000). Contudo, conduzindo ao menor ganho

de carbono (Winter, 1973; Larcher, 2000), o que explicaria a importância da T°C ar e FFFA sob as respostas estomáticas.

As maiores concentrações de nitrogênio foliar em invasoras, mesmo que aparentando uma função mais fotoprotetora (Shangguan *et al.*, 2000), poderiam, em parte, aumentar a eficácia carboxilativa destas plantas (Funk, 2013) já que este nutriente pode ser usado para amplas funções (Funk, 2013). Dessa forma, maximizaria a carboxilação (Wand *et al.*, 1994), equiparando as taxas fotossintéticas com nativas, além de diminuir a necessidade de abertura estomática (Wright *et al.*, 2004). Isso aumentaria a eficiência no uso da água (EUA) (Wright *et al.*, 2004; Tjoelker *et al.*, 2005,).

Os nutrientes minerais, além disso, apresentam associações sinérgicas entre si (Mengel & Kirby, 1982), sendo que o nitrogênio exibe uma relação proporcional com o potássio (Cogo *et al.*, 2006). Devido à elevada função osmótica que este bioelemento exerce nos estômatos das plantas (Vilela & Büll, 1999), a regulação da turgidez celular em invasoras seria mais eficiente do que em gramíneas nativas, devido à ação deste macronutriente nas células-guarda, o que justificaria a maior eficiência do ajuste estomático em prol da conservação de água em invasoras.

As características de maiores taxas transpiratórias (E) e, conseqüentemente, de menores valores de eficiência no uso da água (EUA), indicariam uma menor sensibilidade à seca por gramíneas nativas o que as tornariam mais tolerantes às flutuações no conteúdo hídrico (Daehler, 2003; Huxman *et al.*, 2004). Sendo assim, o fato é que gramíneas nativas apresentaram menor economia hídrica, conferindo a elas um comportamento funcional mais hidrolábil (Larcher, 2000). Dessa forma, poder-se-ia sugerir que o limite de tolerância à disponibilidade de água seria mais amplo (euriídricas) e, por isso, mais gastadoras no uso da água. Por outro lado, uma característica mais conservadora de gramíneas invasoras em

relação à água, distinta do encontrado por Baruch *et al.*, (1985) e Zinnert *et al.*, (2013), pode ser condicionada por uma maior sensibilidade à dessecação mesmo em momentos mais oportunos quanto à disponibilidade de água, podendo-se supor um tipo funcional mais hidroestável (Larcher, 2000). Tal comportamento, mesmo que contrário ao esperado de plantas invasoras poderia conferir a elas uma vantagem de economia hídrica significativa sobre as nativas principalmente em períodos não continuamente secos ou mesmo em veranicos, muito comuns em áreas de campo sujo. Sendo uma característica importante para a sua permanência nestas áreas, além de indicar um limite de tolerância à disponibilidade da água menor (estenoídricas), respondendo de forma mais eficiente quanto maior for à disponibilidade de água. Isso poderia explicar o observado por Baruch (1994) e por Pivello *et al.*, (1999a), que verificaram, empiricamente, que indivíduos de *M. minutiflora* obtinham uma maior abundância populacional decorrente de uma vantagem competitiva com nativas em áreas mais úmidas. Dessa forma, poderiam restringir menos a abertura estomática e aumentar o influxo de carbono (Baruch *et al.*, 1985), este aliás, potencializado pela maior quantidade de nitrogênio foliar (Silva & Haridasan, 2007). E, dessa forma, investir em biomassa e crescimento, o que é característico de invasoras de sucesso (Baruch *et al.*, 1985).

A queda no conteúdo de nitrogênio foliar no período seco em nativas e invasoras poderia indicar uma estreita relação entre as flutuações do meio ambiente e a facilidade em captar este recurso no solo. Através das análises de correlação pôde-se perceber que, independente da origem, a mobilização deste macronutriente é condicionada pelo efeito da irradiância (FFFA) sobre as folhas e pela disponibilidade de água (U.S), sendo pelo fluxo transpiratório um dos meios mais importantes pelos quais elas conseguem captar este nutriente. A menor quantidade de nitrogênio foliar em gramíneas nativas, quando

comparada às invasoras, em ambos os períodos conferiu às nativas, maior eficiência no uso deste recurso (Chapin, 1980). Estes resultados foram distintos daqueles obtidos por Baruch & Goldstein (1999) e Baruch & Gómez (1996), que atribuíram a maior eficiência na utilização de recursos em invasoras. Fato este que não foi corroborado em gramíneas invasoras do Cerrado campo sujo, uma vez que gramíneas nativas foram mais eficientes em utilizar o nitrogênio tanto no período úmido quanto no seco. Enquanto que a concentração de fósforo e a eficiência no uso deste foram similares entre elas. Os dados de fósforo são condizentes aos encontrados por Schoenfelder *et al.*, (2010) e por Silva e Haridasan (2007). Os autores atribuíram tal resultado a dificuldade de captar este recurso do solo devido à alta adsorção deste nutriente nas moléculas do solo.

Os solos de Cerrado são reconhecidamente distróficos (Aguiar & Camargo, 2004; Embrapa Cerrados, 2007), assim, se a diferença significativa na eficiência no uso do nitrogênio (EUN) encontrada entre nativas e invasoras estiver associada a distintas exigências nutricionais, de fato, isso configuraria às gramíneas nativas uma vantagem competitiva. Castro *et al.*, (1999), ao avaliarem o conteúdo de nitrogênio em *U. brizantha* e *M. minutiflora*, perceberam a grande exigência destas espécies em captar este nutriente independentemente do período do ano. Este fato foi mais tarde corroborado em *U. brizantha* pelos estudos agronômicos em áreas de Cerrado realizados pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Aguiar & Camargo, 2004). Sendo assim, a maior eficiência no uso do nitrogênio, principalmente no período seco, poderia explicar a permanência em consórcio, até o momento, destas gramíneas com as gramíneas invasoras em áreas de Cerrado campo sujo.

Se a alta demanda de nitrogênio encontrada em gramíneas invasoras estiver relacionada com maior disponibilidade deste recurso pela associação com bactérias

nitrificantes no solo, o nitrogênio não se constituiria um fator limitante à ocupação destas gramíneas. Ou se apresentar associação com uma maior deposição de serrapilheira no solo devido à senescência foliar, provavelmente, a possível desvantagem associada à aparente exigência ao nitrogênio para manter a *EUA* em áreas de campo sujo deixaria de existir. Dessa forma, o nitrogênio não se constituiria, também, em um fator limitante ao estabelecimento das invasoras, assim como explicaria o porquê da maior concentração deste nutriente mesmo com baixas taxas transpiratórias. Além disso, a ausência de significância estatística observada pela análise de variância entre os grupos de nativas e invasoras e entre os períodos no conteúdo foliar de fósforo e de eficiência em utilizá-lo poderia indicar necessidades nutricionais similares quanto a um recurso de alta indisponibilidade e extremamente necessário ao crescimento e sobrevivência das plantas, tornando-as, provavelmente, competidoras equiparáveis quanto a este recurso limitante. Além disso, poderia explicar, pelo menos em parte, a pouca influência das variáveis físicas no período úmido, em ambos os grupos (Tabela 5 e Tabela 10) e a ausência de correlações do fósforo com as variáveis ambientais em nativas e invasoras no período seco. Isso permite sugerir que, talvez, as flutuações do meio físico possam não ter efeito sobre a capacidade das plantas em adquirir o fósforo, visto sua baixa mobilidade na matriz do solo, além da sua provável escassez. Dessa forma, devido sua essencialidade e baixa disponibilidade, o fósforo poderia ser um fator de permanência às gramíneas invasoras e de resistência de gramíneas nativas, frente o potencial invasor de gramíneas exóticas africanas em áreas de campo sujo.

11. Considerações Finais

A expectativa de que as gramíneas invasoras apresentassem atributos de plantas oportunistas, principalmente no período úmido, não foi sustentada para várias respostas fisiológicas, exceto para o nitrogênio. Era esperado que as invasoras fossem distintas das nativas, apresentando maiores valores de assimilação e baixa eficiência no uso da água no período úmido e alta sensibilidade ao estresse hídrico no período seco. Para o conjunto de atributos investigados, o grupo que representou as gramíneas invasoras mostrou maior sensibilidade às variações hídricas do que o observado nas gramíneas nativas. As gramíneas nativas, por sua vez, se mostraram eficazes em muitos atributos quanto à utilização de recursos no período úmido, mostrando-se eficazes em captar recursos em momentos mais oportunos. No período seco, como esperado, as gramíneas nativas apresentaram menor sensibilidade ao déficit hídrico, mesmo apresentando algumas variações em suas respostas fisiológicas em comparação ao período úmido.

Ao comparar os dois grupos quanto às variáveis fisiológicas pôde-se observar ausência de significância estatística na razão Cl_a/b , nas taxas assimilatórias e nas taxas de transporte de elétrons, assim como no conteúdo de fósforo foliar e eficiência no uso deste recurso. Provavelmente, estes resultados foram encontrados pela alta variabilidade de respostas fisiológicas entre as espécies de ambos os grupos.

Uma sugestão futura é analisar individual e comparativamente as espécies que compõem os dois grupos, nativas e invasoras, visto que apresentaram respostas distintas entre si em vários atributos fisiológicos observados nas análises de componentes principais. Análises comparativas em casa de vegetação com tratamentos envolvendo mudanças de intensidade luminosa frente a níveis de hidratação poderiam explicar com mais robustez a

faixa de tolerância de cada espécie analisada quanto à luz e a água. Além disso, seria interessante avaliar em campo, o curso diário das respostas fisiológicas das espécies estudadas tanto no período úmido quanto no seco. Dessa forma, seria possível conhecer mais profundamente os mecanismos de respostas fisiológicas das gramíneas nativas de um campo sujo de Cerrado, o que pode, sem dúvida, ser uma ferramenta essencial para projetos de recuperação ambiental nestas áreas, além de fomentar previsões mais tangíveis sobre o potencial invasor tanto de *U. brizantha* quanto de *M. minutiflora*.

A hipótese de que o maior conteúdo de nitrogênio foliar encontrado em gramíneas invasoras possa ocorrer através de uma relação simbiótica com bactérias nitrificantes e/ou por maior deposição de serrapilheira poderia ser testado através de coletas de solos das espécies que compõem os grupos de nativas e invasoras segundo (Pupin, 2008). Assim como instalar coletores quadrados ou cônicos próximos aos indivíduos de cada espécie para captar as folhas destacadas para comparar a produção de serrapilheira entre nativas e invasoras.

A linearidade entre nitrogênio e potássio e, conseqüentemente, a hipótese de maior concentração de potássio nas folhas de gramíneas invasoras do que nas nativas, poder ser testada através de uma análise quantitativa, assim como as de nitrogênio e fósforo. A metodologia para quantificação de potássio foliar pode ser vista em (Kurihara, 2004).

12. Conclusões

- Os resultados apresentados pelas gramíneas nativas através de suas respostas fisiológicas não rejeitam a hipótese de menor sensibilidade frente ao estresse hídrico.
- Os resultados encontrados em gramíneas invasoras não corroboraram a hipótese de comportamento totalmente oportunista no uso dos recursos, principalmente durante o período de maior aporte hídrico.

13. Referências Bibliográficas

- Adams, W. W. III; Demmig-Adams, B., Winter, K. Relative contributions of zeaxanthin-unrelated types of high energy-state quenching of chlorophyll fluorescence in spinach leaves exposed to various environmental conditions. **Plant Physiology**, v. 92: p. 302-9, 1990.
- Aguiar, L. M.S., Camargo, A.J.A. Cerrado: Ecologia e Caracterização. Planaltina, DF; Embrapa Cerrados; Brasília: **Embrapa Informação Tecnológica**, 249p. 2004.
- Alvarez, V. V. H. Correlação e calibração de métodos de análise de solos. In: Alvarez V., V. H.; Fontes, L.E.F. & Fontes, M.P.F. O solo nos grandes domínios morfoclimáticos do Brasil e o desenvolvimento sustentado. Viçosa, SBCS/UFV/DPS, p. 615-646, 1996.
- Alvarez, J. M., Rocha, J. F., Machado, S. R. Estrutura foliar de *Loudetiopsis chrysotrix* (Nees) Conert e *Tristachya leiostachya* Nees (Poaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n.1, p. 23-37, 2005.
- Arens, K. Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. **Boletim de botânica da F.F.C.L.USP**. v. 15, p. 25-56, 1958.
- Asada, K., Takahashi, M.. Production and scavenging of active oxygen in chloroplasts. In DJ Kyle, CB Osmond, CJ Arntzen, eds, *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam, p. 227–287, 1987.
- Baker, W. H., Thompson, T. L. Determination of Total Nitrogen in Plant Samples by Kjeldahl. **Plant Anal. Ref. Proc. for S. US (SCSB # 368)** 1992.
- Baitello, J. B., Aguiar, O. T., Pastore, J. A. e Arzolla, F. A. R. D. P. Parque Estadual do Juquery: refúgio de cerrado no domínio atlântico. **Série Registros**. IF Sér. Reg. São Paulo n. 50, p. 1-46, 2013.
- Baker, E. A. The influence of environment on leaf wax development in *Brassica oleracea gemmifera*. **New Phytologist**, v. 73, n. 5, p. 955-966, 1974.
- Baruch, Z. Comparative ecophysiology of native and introduced grasses in a neotropical savanna. In: Ross J.P., Lynch P.W. and Williams O.B. (eds), *Rangelands, a resource under siege: Proceedings of the 2nd international rangeland congress*, Adelaide, South Australia. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 449–450, 1984.
- Baruch, Z., Ludlow, M. M., Davis, R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grasses from Venezuelan savannas. **Oecologia**, v. 67, p. 388-393, 1984.
- Baruch, Z., Fernandez, D. S. Water relations of native and introduced C4 grasses in a neotropical savanna. **Oecologia**, v. 96, p. 179–185, 1993.

Baruch, Z., Goldstein, G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. **Oecologia**, v. 122, p. 183–92, 1999.

Bates, T. E. Factors affecting critical nutrient concentrations in plants and their evaluation. A review. **Soil Science**, v. 112, p.116-130, 1971.

Bergamashi, H. Desenvolvimento de déficit hídrico em culturas. In: ERGAMASCHI, H. Agrometeorologia aplicada à irrigação. Porto Alegre: UFRGS, **Editora Universidade**. p. 25-32, 1992.

Björkman, O., Demmig, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origin. **Planta**, New York, v.170, p.489-504. 1987.

Bungard, R. A., Morton, J. D. Effects of irradiance and nitrogen on Clematis vitalba establishment in a New Zealand Lowland podocarps forest remnant. **New Zealand Journal of Botany**, vol. 36, p. 661- 670, 1998.

Burton, G. W. Factors Limiting Growth of Turf Grasses. **USGA Journal and Turf Management**: September, p. 1-4, 1955.

Carvalho, M. M., Xavier, D. F., Freitas, V. P., Verneque, R. S. Correção da Acidez do Solo e Controle do Capim-Sapé. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, p. 33-39, 2000.

Carvalho, A. P. F., Bustamante, M. M. C., Kozovits, A. R., Asner, G. P. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n.1, p. 19-27, 2007.

Castro, C.R.T., Garcia, R., Carvalho, M. M., Couto, L. Produção forrageira de gramíneas cultivadas sob luminosidade reduzida. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 28, n. 5, p. 919-927, 1999.

CDB. Convenção da diversidade biológica, 1992.

Cesar, H. L. Efeitos da queima e corte sobre a vegetação de um campo cujo na Fazenda Água Limpa, Brasília -DF. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil. 1980.

Chapin, F. S.III. The mineral nutrition of wild plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst**, v.11, p. 233-60, 1980.

Chapin, F. S. III. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In: MOONEY, H.A.; WINNER, W.E.; PELL, E.J. (eds.). **Response of plants to multiple stresses**. San Diego: Academic Press, p.67-88, 1991.

Chaves M. M., Oliveira M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, p. 2365-2384, 2004.

Costa, N. de L., Townsend, C. R. Desempenho agronômico de gramíneas forrageiras tropicais sob sombreamento de eucaliptos na Amazônia Ocidental. In: Congresso Brasileiro De Sistemas Agroflorestais: Sistemas Agroflorestais, Tendência Da Agricultura Ecológica nos Trópicos: Sustento da Vida e sustento de vida, 4, Ilhéus. **Anais...** Ilhéus: Ceplac, 2002. Cd-Rom.

Coutinho, L. M. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado . São Paulo: **EDUSP**, 173p, 1976 (Tese, Livre Docência em Ecologia Vegetal).

Coutinho, L. M. Aspectos ecológicos do fogo no cerrado. II - As queimadas e a dispersão de sementes de algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 5, p. 57-64, 1977.

Cogo, C. M., Andriolo, J. L., Bisognin, D. A., Godoi, R. S., Bortolotto, O. C., Luz, G. L. Relação potássio-nitrogênio para o diagnóstico e manejo nutricional da cultura da batata. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, Brasília, v. 41, p. 1781-1786, 2006.

Daehler C. C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 34, p. 183–211, 2003

Dajoz, R. Ecologia Geral. Editora Vozes. 472 p. 1971.

D'Antonio C. M., Vitousek, P. M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 23, p. 63–87, 1992.

Demmig-Adams; Adams, W.W.III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review Plant Physiologist Plant Molecular Biology**, v. 43, p. 599-626, 1992.

Demmig-Adams, B., W. W. Adams III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. **Planta**, v. 198, p. 460–470, 1996.

Demmig-Adams, Bjorkman. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O₂, evolution in leaves of higher plants. **Planta**, v. 171, p. 171-184, 1987.

Eiten, G. The cerrado vegetation of Brazil. **The Botanical Review**, v. 38, n. 2, p. 201-341, 1972.

Elton , C. S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* . Methuen, London , 1958.

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Embrapa Cerrados. Cerrado; Uso eficiente de corretivos e fertilizantes em pastagens. Geraldo Bueno Martha Júnior et al., editores técnicos. Planaltina, DF: **Embrapa Cerrados**, 224 p. 2007.

Evans, J. R., Poorter, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, p. 755–767, 2001.

Farias, J. R. B. Dinâmica da água no sistema solo-água-atmosfera: déficit hídrico em culturas. ITEM. n. 68, p. 32-37, 4º trimestre, 2005.

Feng, X., Liu, G., Chen, J. M., Liu, J., Ju, W. M., Sun, R., Zhou, W. Net primary productivity of China's terrestrial ecosystems from a process model driven by remote sensing. **Journal of Environmental Management**, v. 85, n. 3, p. 563-573, 2007.

Feng, Y. L. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. **Physiologia Plantarum**, v. 133, p. 318-326, 2008.

Fernandes, J., Chaloub, R. M., Reinert, F. Influence of nitrogen supply on the photoprotective response of *Neoregelia cruenta* under high and low light intensity. **Func. Plant Biology**, v. 29, p. 757-762, 2002.

Ferri, M. G. Contribuições ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. Estudo comparativo do balanço d'água de sua vegetação. – **Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. USP 195, Botânica**, v. 12, p. 1-170, 1955.

Ferri, M. G., Lamberti, A. Informações sobre a economia d'água de planta, de um tabuleiro no município de Goiana - PE. **Bol Fac. Fil. Ciênc. Letras da USP**. São Paulo: USP, v. 17, p. 133-145, 1960.

Feuer, R. An exploratory investigation of the soils and agricultural potential of the soils of the future Federal District in the central plateau of Brazil. Ithaca, Cornell University, 432p. 1956. (Tese de Doutorado).

Flexas, J., Badger, M., Chow, W. S., Medrano, H., Osmond, C. B. Analysis of the Relative Increase in Photosynthetic O₂ Uptake When Photosynthesis in Grapevine Leaves Is Inhibited following Low Night Temperatures and/or Water Stress. **Plant Physiology**, v. 121, p. 675-684, 1999.

Fulton, C. Environmental factors influencing the growth of *Cordylophora*. **Journal of Experimental Zoology**, v. 151, p. 61-78, 1962.

Gaussen, H., Bagmouls, F. Saison seche et indice xerother mique. Faculté de Sciences, Toulouse, 1953.

Gooden, B., French, K., Turner, P. J. Invasion and management of a woody plant, *Lantana camara* L., alters vegetation diversity within wet sclerophyll forest in southeastern Australia. **Forest Ecology and Management**, v. 257, p. 960–967, 2009.

Gniazdowska, A., Krawczak, A., Mikulska, M., Rychter, A.M. Low phosphorus nutrition alters beans plants' ability to assimilate and translocate nitrate. **J. Plant Nut.**, 22:551-563, 1999.

Golding, A. J., Johnson, G. N. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. **Planta**, Berlin, v. 218, n. 1, p. 107-114, 2003.

Gurevitch, J., Scheiner, S.M., FOX, G. A. *Ecologia Vegetal*. 2ed. Artmed, Porto Alegre, 592p. 2009.

Guimarães, E. C.; Oliveira, J. A.; Tavares, M. Comportamento espacial de chuvas de verão no estado de Minas Gerais. In. Simpósio de Estatísticas Aplicada à Experimentação Agrônômica, 11.; 2005, Londrina. **Anais**. Londrina: RBRAS, v.1. p. 1-5, 2005.

Hadway, L. J., Cabin, R. J., Cordell, S. Physiological ecology of native and alien dry forest shrubs in Hawaii. **Biological Invasions**, v. 4, p. 387-396, 2002.

Haridasan, M. Nutrição mineral das plantas nativas do Cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 12, p. 54-64, 2000.

Holford, I. C. R. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. **Aust. J. Soil Res**, v. 35, p. 227-239, 1997.

Hughes, F., Vitousek, P. M. Barriers to shrub establishment following fire in the seasonal submontane zone of Hawaii. **Oecologia**, v.93, n.4, p.557-563, 1993.

Human, T. E., Cable, J. M., Ignace, D. D., English, N., Weltzin, J., Williams, D.G. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semiarid grassland: the role of native versus non-native grasses and soil texture. **Oecologia**, v. 141, p. 295-305, 2004.

Instituto de Astronomia, Geofísica e Ciências (IAG) da Universidade de São Paulo (USP). Boletim Climatológico Anual da Estação Meteorológica do IAG/USP – 2012.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). *Mapa de biomas brasileiros*. Rio de Janeiro: IBGE, 2004. Escala 1:5.000.000.

Instituto Hórus – Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental/The Nature Conservancy. Base de Dados sobre Espécies Exóticas Invasoras em I3N-Brasil. Consultado em: fevereiro de 2014 - <http://www.institutohorus.org.br>, 2014.

Kato, M. C., Hikosaka, K., Hirotsu, N., Makino, A. and Hirose, T. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms

determines the rate of photoinactivation in Photosystem II. **Plant Cell Physiol**, v. 44, p. 318–325, 2003.

Klink, C. A. Effects of clipping on size and tillering of native and African grasses of the Brazilian savannas (the cerrado). **Oikos**, v. 70, p. 365-376, 1994.

Klink, C. A., A. G. Moreira. Past and current human occupation and land-use. In: P.S. Oliveira & R.J. Marquis (eds.). *The Cerrado of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. p. 69-88, 2002.

Kolar, C., Lodge, D.M. Progress in invasion biology: predicting invaders. **Trends Ecol. Evol**, v. 16, p. 199–204, 2001.

Köppen, W. 1948. *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fundo de Cultura Econômica, México.

Kurihara, C. H. Demanda de nutrientes pela soja e diagnose de seu estado nutricional. Viçosa, MG, Universidade Federal de Viçosa, 101p. 2004 (Tese de Doutorado).

Larcher, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: Rima Artes e Textos, 2000. 531p.

Legendre, P., Legendre, L. **Numerical ecology**. 3rd. Edition. Elsevier. 2012.

Leite, L. L., Saito, C. H. Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado. Trabalhos Seleccionados do 3º Congrso de Ecologia do Brasil. Brasília, Dept. Ecologia- Universidade de Brasília, 1997.

Levine, J. M., D'Antonio, C. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. **Oikos**, v. 87, p. 15–26, 1999.

Longhi-Wagner, H. M. Tribo Arundinelleae. In: Wanderley, M. G. L.; Shepherd, G. J. and Giulietti, A. M. **Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo, Poaceae**. Fapesp - Hucitec, São Paulo. v.1, p.119-123, 2001.

Lyshede, O. B. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. In-**The plant cuticle**, ed. D. F. Cutler; K. L. Alvin and C. E. Price. Academic Press, London, p. 87-98, 1982.

Ministério do Meio Ambiente, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade Parque Nacional de Brasília. *Espécies Exóticas Arbóreas, Arbustivas e Herbáceas que ocorrem nas zonas de uso especial e de uso intensivo do Parque Nacional de Brasília: Diagnósticos e Manejo*, 51p. 2007.

Mack. R. N. Invading plants: their potential contribution to population biology. Pages 127-142 in J. White, editor. *Studies on plant demography: John L. Harper festschrift*. Academic Press, London, UK. 1985.

MacArthur, R. Species packing and competitive equilibrium for many species. **Theor Popul Biol**, v. 1, p.1-11, 1970.

MacArthur, R.H. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. **Theoretical Population Biology**, v. 1, p.1-11, 1972.

Martins, C. R.; Leite, L. L.; Haridasan, M., Capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma gramínea exótica que compromete a recuperação de áreas degradadas em unidades de conservação. **Revista Árvore**, v. 28, n. 5, p. 739-747, 2004.

Maule, H. G., Andrews, M., Morton, J. D., Jones, A.V., Daly, G. T. Sun/shade acclimation and nitrogen nutrition of *Tradescantia fluminensis*, a problem weed in New Zealand forest remnants. **New Zealand Journal of Ecology**, v. 19, p. 34-46. 1995.

Marcuzo, F. F. N., Melo, D. C. R., Costa, H. C. Sazonalidade e Distribuição Espaço-Temporal das Chuvas do Bioma do Cerrado do Estado do Mato Grosso do Sul. **Revista Brasileira de Recursos Hídricos**, v. 17, n.1, p. 77-86, 2012.

Mengel, K., Kirby, E. A. Principles of plant nutrition. 3 ed. Bern: International Potash Institute, p. 295-318, 1982.

Millennium Ecosystem Assessment - MEA. **Ecosystems and human well-being**: general synthesis report. Washington: Island Press, 2005. Disponível em: <<http://www.millenniumassessment.org/en/Synthesis.aspx>> Acessado em 12/2/2014.

Moraes, J. A. P. V., Prado, P. R. Photosynthesis and water relations in Cerrado vegetation. In Scarano, F. R. and A. C. Franco (eds.). Ecophysiological strategies of Xerophytic and amphibious plants in the neotropics. Séries **Oecologia Brasiliensis**, PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brazil, v. 4, p. 45-63, 1998.

Moore, K. P. Determination of Phosphorus in Plant Tissue by Colorimetry. **Plant Anal. Ref. Proc. for S. US (SCSB # 368)** 1992.

Mota, F.S. **Meteorologia Agrícola**. 2 ed., São Paulo, Nobel, 376p.1976.

Nimer, E. Clima. In Geografia do Brasil. SERGRAF-IBGE, Rio de Janeiro, v. 4, p. 35-57, 1997.

Oliveira, J. B. de, Camargo, M. N. de, Rossi, M. & Calderano Filho, B.1999. Mapa pedológico do Estado de São Paulo: legenda expandida. Campinas: **Instituto Agrônomo/EMBRAPA Solos**, v.1. 64p.1999.

Oliveras, I., Meirelles, S. T., Hirakuri, V. L., Freitas, C. R., Miranda, H. S. and Pivello, V. R. Effects of fire regimes on herbaceous biomass and nutrient dynamics in the Brazilian savanna. **International Journal of Wildland Fire**, v. 22, p. 368-380, 2013.

Ometto, J. C. Bioclimatologia vegetal. São Paulo, Agronômica Ceres, 440p. 1981.

Ometto, J. C., Caramori, P. H. Características do vento e suas implicações em algumas plantas. In: **Resumos do Congresso Brasileiro de Agrometeorologia**, v. 2, Pelotas, RS., p. 260-7, 1981.

Pardi, M. M., Belo, R. M., Sanches, R. F. E., Meirelles, S. T. Variações em Atributos Foliares de Gramíneas Nativas e Exóticas do Cerrado no Parque Estadual do Juquery, São Paulo.

Parsons, J. J. Spread of African pasture grasses to the American Tropics. **Journal of Rangeland Management**, v. 25, p.12-17, 1972.

Pivello, V. R., Shida, C. N., Meirelles, S. T. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity Biodiversity and Conservation, v. 8: p. 1281-1294, 1999a.

Pivello, V. R.; Carvalho, V.M.C.; Lopes, P.F.; Peccinini, A.A. & Rosso, S. Abundance and distribution of native and alien grasses in a "cerrado" (Brazilian savanna) Biological Reserve. **Biotropica**, v. 31, p. 71-82, 1999b.

Pivello, V. R. The use of fire in Brazil: past and present. **Fire Ecology**, v. 7, p. 24-39, 2011.

Prado, C. H. B. A., Casali, C. A. Fisiologia Vegetal: Práticas em Relações Hídricas, Fotossíntese e Nutrição Mineral. 1.ed. Manole., 2006. 450 p.

Pupin, B., Freddi, O. S., Nahas, E. Microbial Alterations of the soil influenced by induced compaction. **Revista Brasileira Ciência do Solo**, v. 33, p.1207-1213, 2009.

Ramvalho, J. C. et al. Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophyllis, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. Aust. **Journal Plant Physiology**, v. 27, p. 43-51, 2000.

Raven, P. R.; Evert, R. F.; Eichhorn, S. E. Biologia Vegetal, 6ª ed., rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

Rawitscher, F., Ferri, M.G. & Rachid, M. Profundidade dos solos e vegetação em campos cerrados do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 15, p. 267-294, 1943.

Rejmanek, M., Richardson, D. M. What attributes make some plant species more invasive? **Ecology**, v. 77, p.1655-1661, 1996.

Ribeiro, J. F., Walter, B. M. T. Fitofisionomias do Cerrado. In: Sano, 1998.

Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F. D., West, C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions**, v. 6, p. 93-107, 2000.

Ricklefs, R. E. Seabird life histories and the marine environment: some speculations. **Colonial Waterbirds**, v. 13, p. 1-6, 1990.

Ripley, B. S.; Gilbert, M. E.; Ibrahim D. G.; Osborne, C. P. Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. **Journal of Experimental Botany**, v.58, p.1351-1363, 2007.

Rocha, A. E. S., S. R. S. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. **Acta bot. Bras.** v. 18, p. 295-304, 2004.

Rossato, D. R., Takahashi, F. S. C., Silva, L. C. R., F. A.C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta bot. Bras**, v. 24, p.640-647, 2010.

Sánchez, P. A., Bandy, D. E., Villachica, J. H, Nicholaides, J. J. III. Amazon Basin soils: management for continuous crop production. **Science**, v. 216, p. 821-827, 1982.

Santos, R. F.; Carlesso, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

Santos, A. R.; Monteiro, F. A. Produção e perfilhamento de *Brachiaria decumbens* Stapf. em função de doses de enxofre. **Scientia Agrícola**, v. 56, p.689-692, 1999.

Santos, N. B. F., Júnior, L. G. F., Ferreira, N. C. Análise Espacial da Temperatura de Superfície no Cerrado: Uma Análise Sazonal a Partir de Dados Orbitais de Resolução Moderada, para o Período de 2003 a 2008. **Cienc. Cult.** v. 63, n.3. São Paulo, Julho 2011.

Sarmiento, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. **Harvard University Press, England**, 235 p.

Schoenfelder, A. C, Bishop, J. G, Martinson, H. M, Fagan, W. F. Resource use efficiency and community effects of invasive *Hypochaeris radicata* (Asteraceae) during primary succession. **Am. J. Bot.** v. 97, p. 1772–1779, 2010.

Shangguan, Z. P., Shao, M. A., Dyckmans, J.: Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat, **Env. Exp. Botany**, v. 44, p.141–149, 2000.

Sharkey, T. D. Water stress effects on photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 24, p. 651-656, 1990.

Silva, J. S. O., Haridasan, M. Acúmulo de biomassa aérea e concentração de nutrientes em *Melinis minutiflora* P. Beauv. e gramíneas nativas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, p. 337-344, 2007.

Sinclair, L. R., Bigram, G. B., Lemon, E. R. Allen júnior, R.H. Water use efficiency of field-grown maize during moisture stress. **Plant Physiology**, v. 56, p. 245- 249, 1975.

Skillman, J. B., Osmond, C. B. Influence of nitrogen supply and growth irradiance on photoinhibition and recovery in *Heuchera americana* L. Saxifragaceae. **Physiologia Plantarum**, v. 103, p.567–573, 1998.

Smith, M. D., Knapp, A. K. 2001. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, p.785-792, 2001.

Soarez, A. B. et al. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v.38, n.3, p.443-451, 2009.

Solbrig, O. T., Medina, E., Silva, J. F. Determinants of Tropical Savannas. In Solbrig, O.T., Medina, E., Silva, J. F. (Eds). Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes. A Global Perspective. **Ecological Studies**: v.121. Springer. 1996.

Taiz, L., Zeiger, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 719 p. 2004.

Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P.B., Tilman, D. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. **New Phytologist**, v. 167, p. 493–508, 2005.

Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J., Kuris, A. M. Introduced species and their missing parasites. **Nature**, v. 421, p. 628–30, 2003.

Turner, N. C. Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. II. At low soil water potential. **Plant Physiology**, Rockville, v. 53, n.3, p.360-5, 1974.

Vilela, E. F. & Büll, L. T. Avaliação do crescimento de plantas de milho em função de doses de potássio e estresse hídrico. **Revista Brasileira Ciência do Solo**, v. 23, p. 281-289, 1999.

Wand, S. J. E., Midgley, G. F., Jones, M. H., Curtis, P. S. Responses of wild C₄ and C₃ grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a metaanalytic test of current theories and perceptions. **Global Change Biology**, v. 5, p.723-741, 1999.

Warming, E. Lagoa Santa. In: Warming, E.; Ferri, M. G. **Lagoa Santa**; a vegetação de cerrados brasileiros. São Paulo: Edusp/Itatiaia, p.1-284, 1973.

Wellburn, A. R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **J. Plant Physiol.**, v. 144, n. 3, p. 307-313, 1994.

Whiteman, P. C. Tropical pasture science. New York, Oxford University Press, 392p. 1980.

Winter, E. G. A água, o solo e a planta. EPU, **EDUSP**, São Paulo, 170 p. 1973.

Williams, D. G., BLACK, R. A. Drought responses of a native and introduced Hawaiian grass. **Oecologia**, v. 97, p. 512–519, 1994.

White, A. J.; Critchley, C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. **Photosynth. Res**, v. 59, p. 63-72, 1999.

Wright, I. J., Groom, P. K., Lamont, B.B., Poot, P., Prior, L.A., Reich, P.B., Schulze, E. D., Veneklas, E. J., Westoby, M. Leaf trait relationships in Australian plant species. **Functional Plant Biology**, v.31, p.551-558, 2004.

Zar, J.H. 1999. **Biostatistical Analysis** (4a edição).